

**MORTALITE MASSIVE DES GORGONES ROUGES
(*PARAMURICEA CLAVATA*) EN MEDITERRANEE
DURANT L'ETE 1999.**

LISTE RECAPITULATIVE DES ENSEIGNANTS

REMERCIEMENTS

A Monsieur le Professeur Jean FONVIEILLE
Professeur des Universités
Praticien hospitalier
Zoologie et Parasitologie.

Qui nous fait l'honneur d'accepter la présidence de notre jury de thèse.
Respectueux hommage.

A monsieur le Professeur Jacques DUCOS de LAHITTE
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Parasitologie et maladies Parasitaires

Qui nous a guidé dans l'élaboration de notre travail.
Qu'il trouve ici l'expression de notre profonde reconnaissance.

A Monsieur le Professeur Yves LIGNEREUX
De l'Ecole Nationale Vétérinaire de Toulouse
Anatomie

Qui nous fait l'honneur de participer à notre jury de thèse.
Sincères remerciements.

A mes parents,
Que mes pudeurs ne vous cachent pas mon amour absolu.

A Sandrine,
Pour son amour et sa patience envers mes lubies.

A mon frère Stéphane,
Pour m'avoir ouvert la voie de la vie avec tant de plaisir.

A mes amis plongeurs Marco et Séverine, Thomas, Sandy et Manu, Rémy et tous les autres.

Qu'ils trouvent ici une excuse à mon retard systématique.

A mes amis terrestres Gégé et Laure, Fabrice et Christelle, Patrice et Florence, Pan et bien sûr ma belle-sœur Corinne.

Nos rencontres sont toujours trop courtes et mes absences trop longues.

A tous les docteurs qui m'ont fait confiance, particulièrement Jeff et Frédérique ; et à mes « assistantes » pour leur soutien : Audrey, Aurore, Cathy, Corinne, Fanny, Julie et Stéphanie.

Remerciement spécial à Bernard pour son calme à toutes épreuves.

A l'institut océanographique Paul-Ricard des Embiez et aux Professeurs Harmelin et Perez du centre océanographique d'Endoume pour leur aide précieuse.

A tous les membres du CRAV Provence pour leur plaisir à partager leur savoir et leurs photos.

A la génération future Agathe, Bastien, Camille, Gabriel, Justine, Laura, Loïc, Martin, Mélissa, Théo et ceux à venir.

Qu'ils puissent pardonner nos erreurs.

« La terre ne nous appartient pas, nous l'empruntons à nos enfants. »

SITTING BULL, XIX^e siècle.

« Notre maison brûle et nous regardons ailleurs. »

ANONYME, XXI^e siècle.

TABLE DES MATIERES

LISTE RECAPITULATIVE DES ENSEIGNANTS	3
REMERCIEMENTS.....	5
TABLE DES MATIERES	11
TABLE DES ILLUSTRATIONS.....	13
INTRODUCTION.....	15
I. PRESENTATION DES GORGONES ROUGES : <i>PARAMURICEA CLAVATA</i>.....	17
I.1. Classification	17
I.2. Milieu de vie et distribution.....	29
I.3. Alimentation	33
I.3.1. Le zooplancton	33
I.3.2. Les autres sources de nourriture	35
I.4. Reproduction et croissance	37
II. DESCRIPTION DE L'EPIDEMIE	43
II.1. Diversité des espèces touchées	43
II.1.1. Les spongiaires	43
II.1.2. Les cnidaires.....	44
II.1.3. Les mollusques bivalves	45
II.1.4. Les ascidies	45
II.1.5. Les bryozoaires	45
II.2. Evolution spatio-temporelle de l'atteinte de <i>Paramuricea clavata</i>	47
II.3. Evolution de l'atteinte d'une colonie de <i>Paramuricea clavata</i>	49
II.4. Variations de l'atteinte des populations de <i>Paramuricea clavata</i>	51
III. LES DIFFERENTES CAUSES CONNUES DE MORTALITE MASSIVE DES ANTHOZOAIRES	53
III.1. Pollution	53
III.2. Infections	55
III.2.1. Infection mycosique	55
III.2.2. Infection bactérienne	57
III.3. Température.....	61
III.3.1. Action directe de la température.....	61
III.3.2. Action indirecte de la température.....	61
III.4. Facteurs du milieu autres que la température	63
III.4.1. Orages	63
III.4.2. Variations du milieu dues aux travaux d'excavation	63
IV. MODELES D'EXPLICATION DE L'EPIDEMIE.....	65
IV.1. Pollution transportée par le courant Ligure	65
IV.2. Sensibilité à la température.....	67
IV.3. Epidémie infectieuse.....	69
CONCLUSION.....	71
BIBLIOGRAPHIE.....	73
ANNEXES.....	79

TABLE DES ILLUSTRATIONS

Figure 1 : Arbre phylogénique simplifié de la vie marine selon Martin [26].	17
Figure 2 : A : cnidoblaste avec son filament urticant enroulé en spirale ; B : le même après projection du filament ; d'après Parker J.	19
Figure 3 : Arbre phylogénique des cnidaires , d'après Péron F. [26].	19
Figure 4 : A : coupe longitudinale schématique d'un <i>Schizophoplype</i> ; B : coupe transversale du même passant vers le fond de la cavité gastrique ; C : coupe transversale passant vers le milieu du tube oesophagien ; d'après Yung.	20
Figure 5 : Portion d'une tige de corail rouge dont l'écorce a été fendue et extrémité de colonie de corail rouge avec les polypes épanouis et rétractés ; d'après Vayssiere	21
Figure 6 : Polypes bourgeonnant à divers hauteurs et communiquant par leurs cavités gastriques, cg, et par des canalicules endodermiques, en ; d'après Yung.	22
Figure 7 : Calice à fuseaux simples ; d'après Carpine.	23
Figure 8 : Evolution du nombre de proies pour 1000 polypes et de la quantité de zooplancton au cours d'une année.	34
Figure 9 : Nombre de proies capturées par 100 polypes selon l'ordre de la branche.	34
Figure 10 : Croissance de différentes proies possibles de <i>Paramuricea clavata</i> placées dans des circuits fermés sans et avec des gorgones.	35
Figure 11 : Estimation mensuelle de l'ingestion de carbone ($\mu\text{g C} / \mu\text{g C tissu} / \text{h}$) de <i>Paramuricea clavata</i> selon différentes sources de carbone, POC=particule organique dissoute.	36
Figure 12 : Biomasse des gonades (mg de matière sèche) des colonies mâles et femelles de <i>Paramuricea clavata</i> selon la taille de la colonie (cm).	37
Figure 13 : Evolution mensuelle de la température de l'eau des îles Mèdes.	39
Figure 14 : Impact de la mortalité sur les spongiaires en deux sites de Port-Cros : la Gabinière (taux de mortalité = 74%, fréquence d'individus nécrosés = 63%) et la pointe de la Galère (taux de mortalité = 51%, fréquence d'individus nécrosés = 15%).	43
Figure 15 : Comparaison des pourcentages de colonies nécrosées et mortes de <i>Paramuricea clavata</i> en 1998 et 2000 sur 3 sites de la région marseillaise.	44
Figure 16 : Evolution du pourcentage de fouling de <i>Myriapora truncata</i> en 3 sites de la région marseillaise.	45
Figure 17 : Extension chronologique et géographique des cas de mortalité massive des gorgones rouges.	47
Figure 18 : Fréquence de blanchiment d' <i>Oculina patagonica</i> de méditerranée entre 1994 et 1996 en fonction de la température mensuelle de la mer.	57
Figure 19 : Pourcentage de colonies d' <i>Oculina patagonica</i> blanchies après inoculation de Vibriion AK-1 à différentes températures.	58
Figure 20 : Multiplication de Vibriion AK-1 en fonction de la température d'eau de mer.	59
Figure 21 : Courbes de température à 24 mètres de profondeur à Carry-le-Rouet des étés 1998 et 1999.	67
Figure 22 : Comparaison entre l'année 1999 et la moyenne de 1995 à 1998 du nombre de vents du secteur Nord supérieure à 4 m/s.	68
Figure 23 : Résultats IFEMER du réseau REMI 1999.	79
Figure 24 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour <i>Dinophysis</i> .	80
Figure 25 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour <i>Alexandrium</i> .	81
Figure 26 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour <i>DSP</i> .	82
Figure 27 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Cadmium.	83
Figure 28 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Plomb.	84
Figure 29 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Cuivre.	85
Figure 30 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Zinc.	86

Tableau 1 : Biomasse par groupe systémique pour 0.75 m ² de 3 peuplements.	29
Tableau 2 : Milieu de vie typique de 3 gorgonaires méditerranéens.	30
Tableau 3 : Densité de différentes populations en colonies par mètre carré selon les paramètres du milieu selon Weinberg.	30
Tableau 4 : Régime alimentaire de <i>Paramuricea clavata</i> par analyse du contenu stomacal mensuelle.	33
Tableau 5 : Sexe ratio et proportion des colonies immatures selon la taille de <i>Paramuricea clavata</i>	37
Tableau 6 : Pourcentage de polypes fertiles, de nombre de gonades par polype fertile et du volume de gonade par polype fertile des colonies mâles et femelles de <i>Paramuricea clavata</i> selon l'ordre de la branche.	38
Tableau 7 : Les variations dans la reproduction de différentes espèces de gorgonaires.	40
Tableau 8 : Récapitulatif des organismes affectés par l'épidémie de 1999.	46
Tableau 9 : Pourcentage moyen de colonies vivantes selon les différentes expositions au courant.	53
Tableau 10 : Caractéristiques de <i>Vibrion AK-1</i>	58
Tableau 11 : Pourcentage de colonies endommagées de <i>Paramuricea clavata</i> entre 29 et 39 m de profondeur selon 4 niveaux de dénudation des axes et la hauteur moyenne des colonies.	62

Photo 1 : Publicité en faveur du tourisme dans la région marseillaise, mise en avant de la présence des gorgones rouges.	15
Photo 2 : Différents types de calices et d'aiguillons selon l'espèce de <i>Paramuricea</i> ; d'après Carpine.	24
Photo 3 : Identification de <i>Paramuricea clavata</i> par les sclérites ; d'après Carpine C.	25
Photo 4 : Rare cas de colonie de gorgone bicolore, polypes rentrés.	26
Photo 5 : Gorgone rouge typique, polypes sortis.	27
Photo 6 : Milieu de vie typique des gorgones rouges : tombant à l'abri de la lumière et exposé à un courant modéré.	31
Photo 7 : Œufs de <i>Paramuricea clavata</i> fixés à la surface des colonies, d'après Gillet A. [17].	39
Photo 8 : <i>Spongia officinalis</i> partiellement nécrosé.	43
Photo 9 : <i>Eunicella singularis</i> atteintes partiellement.	44
Photo 10 : Un exemple d'ascidie atteinte : <i>Clavelina lepadiformis</i>	45
Photo 11 : Colonie de <i>Paramuricea clavata</i> partiellement nécrosée.	49
Photo 12 : Extrémité d'une colonie de <i>Paramuricea clavata</i> recouvert d'un voile microbien.	49
Photo 13 : <i>Paramuricea clavata</i> présentant des zones de nécrose, de surinfection bactérienne et de colonisation par des bryozoaires.	50
Photo 14 : Colonie typique de <i>Gorgonia ventalina</i> des British Virgin Islands.	55
Photo 15 : Un mérrou brun, <i>Epinephus marginatus</i> , dont les populations augmentent.	71

INTRODUCTION

Durant l'été 1999, une rumeur d'épidémie des gorgones rouges sur les côtes Ligu-Provençales se répand parmi les plongeurs en scaphandre autonome. L'information est constatée in-situ et relayée par les magazines spécialisés. Devant l'ampleur de la maladie, les biologistes marins spécialisés demandent le soutien des amateurs pour une vaste campagne de recensement, qui est, par son échelle et la forte participation, une première dans le domaine sous-marin en France. L'émoi chez les amateurs, dont l'auteur de cette thèse, tient en l'importance dans le paysage sous-marin provençal des gorgones rouges, animaux fleurs ayant une taille respectable et de couleurs chatoyantes. La simple présence de colonies de gorgones rouges justifie amplement une plongée d'exploration. Cette attirance des amateurs est relayée par les professionnels du tourisme subaquatique : en effet la plongée, maintenant largement démocratisée, génère une source économique importante aussi bien directe par les centres de plongée qu'indirecte par les hôtelleries et restaurations. Or la prolifération de *Caulerpa toxifolia* dans le Var a déjà largement dénaturé de nombreux sites autrefois très cotés dont la fréquentation a lourdement chuté.



Photo 1 : Publicité en faveur du tourisme dans la région marseillaise, mise en avant de la présence des gorgones rouges.

L'importance des études sur cette épidémie est également due à l'importance de la mortalité des organismes touchés, de l'étendue géographique concernée, de Gênes à la rade Est de Marseille, et de la diversité des groupes zoologiques atteints. Une telle épidémie n'avait jamais été observée dans cette région depuis la création des nombreux centres d'études marins, Port-Cros, les Embiez, Marseille, Banyuls,... dans les années 1950. Cette catastrophe écologique n'est pas sans rappeler le blanchiment des coraux dans les zones tropicales et pose de nombreuses questions quant au devenir des organismes marins méditerranéens face aux premiers signes d'un réchauffement de la méditerranée.

Nous ferons un rappel général sur les gorgones rouges, puis une description de l'épidémie. Ensuite, nous étudierons les causes déjà répertoriées des mortalités massives de Gorgonaires afin, dans un dernier chapitre, de tester les différentes hypothèses de cette épidémie.

I. Présentation des gorgones rouges : *Paramuricea clavata*

I.1. Classification

L'étude de la faune méditerranéenne a commencé très tôt. Au XVIII^e siècle, elle est liée aux noms de Linné, Pallas et Esper; au début du XIX^e siècle, à ceux de Cuvier, Bertoloni, Lamarck, Risso, Philippi, Valenciennes, Milnes Edwards et Haime. C'est alors que de nouveaux genres furent décrits permettant à Koch d'y classer les espèces en 1887, puis Kukenthal en 1924 et Stiasny en 1942.

Nous nous appuyons sur le traité de zoologie des animaux invertébrés de Yung E. [48], tout en gardant à l'esprit que les descriptions d'espèces sont valides jusqu'à ce qu'elles soient réfutées par de nouveaux faits.

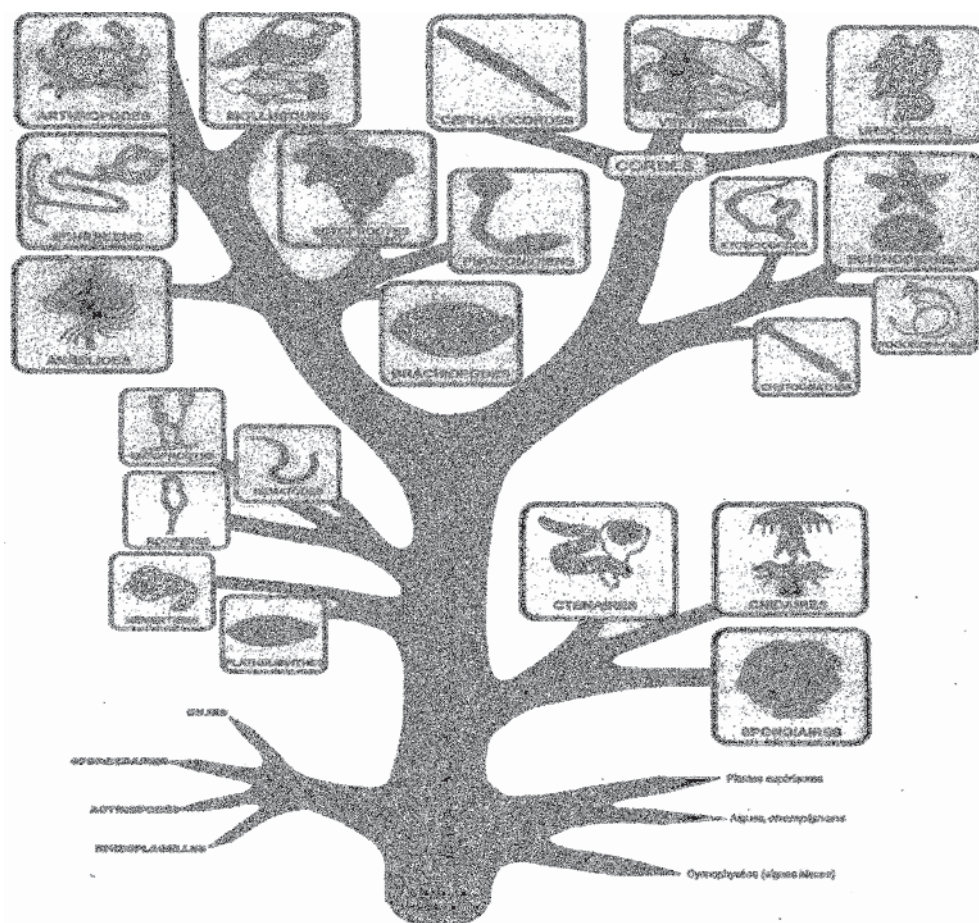


Figure 1 : Arbre phylogénétique simplifié de la vie marine selon Martin [26].

Règne : animal ; cellule ne possédant ni paroi cellulosique ni plaste ; présence d'un centrosome visible et d'un appareil de Golgi.

Sous-règne : métazoaire ; animal pluricellulaire.

Embranchement : cnidaires

Anciennement cœlentérés (qui vient du grec koilos = creux et enteron = intestin), métazoaires les plus primitifs dont le plan d'organisation se caractérise par une symétrie radiale et seulement 2 feuillets embryonnaires (diploblastique). Un feuillet cellulaire intermédiaire, ou mésoglée, est produit à partir de l'ectoderme mais il ne donne jamais naissance aux organes internes complexes observés dans les phylums triploblastiques. Le corps de ces animaux ne possède qu'une cavité, reste de la cavité gastrulaire embryonnaire, dite cavité du coelentéron ou cavité gastrovasculaire. Cette cavité débouche par un orifice unique, qui sert donc de bouche et d'anus, entouré de tentacules. Ces invertébrés uniquement aquatiques mènent alternativement une vie errante (méduse) et une vie fixée (polype).

Ces deux formes de vie possèdent des cellules particulières, les cnidoblastes d'où le nom de cnidaire, qui se rencontrent dans leur ectoderme et aussi, quoiqu'en moindre quantité, dans leur endoderme. Ces cellules caractéristiques se distinguent parce qu'elles contiennent une capsule urticante ou nématocyste ; véritable appareil d'attaque et de défense capable de se contracter à la suite d'un contact d'un animalcule et d'expulser un filament urticant [26].

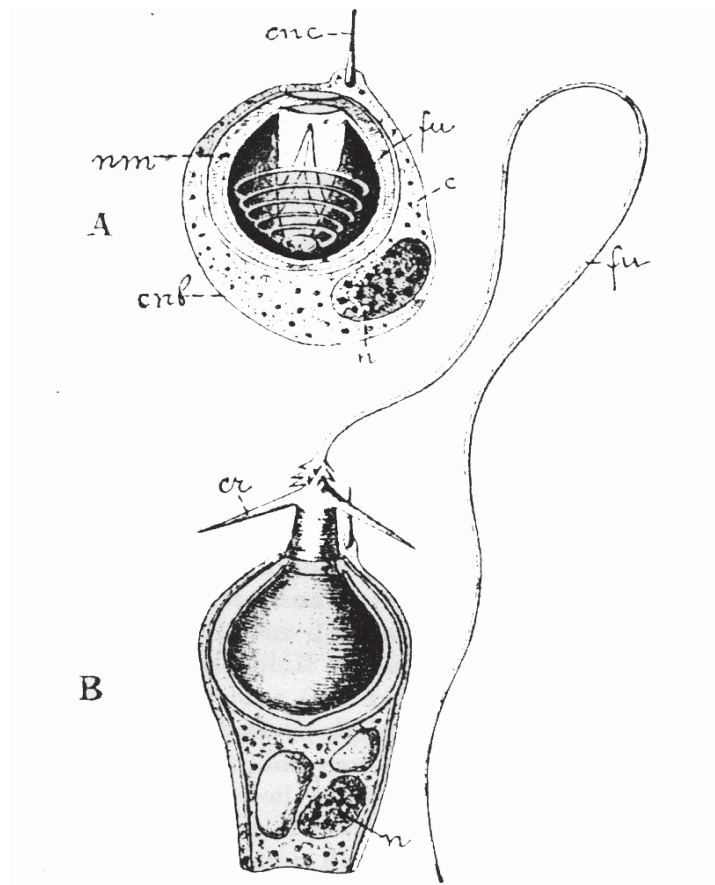


Figure 2 : A : cnidoblaste avec son filament urticant enroulé en spirale ; B : le même après projection du filament ; d'après Parker J.

Cnb : cnidoblaste ; c : cytoplasme ; n : noyau ; nm : nématocyste ; fu : filament urticant ; cr : crochets ; cnc : cnidocil.

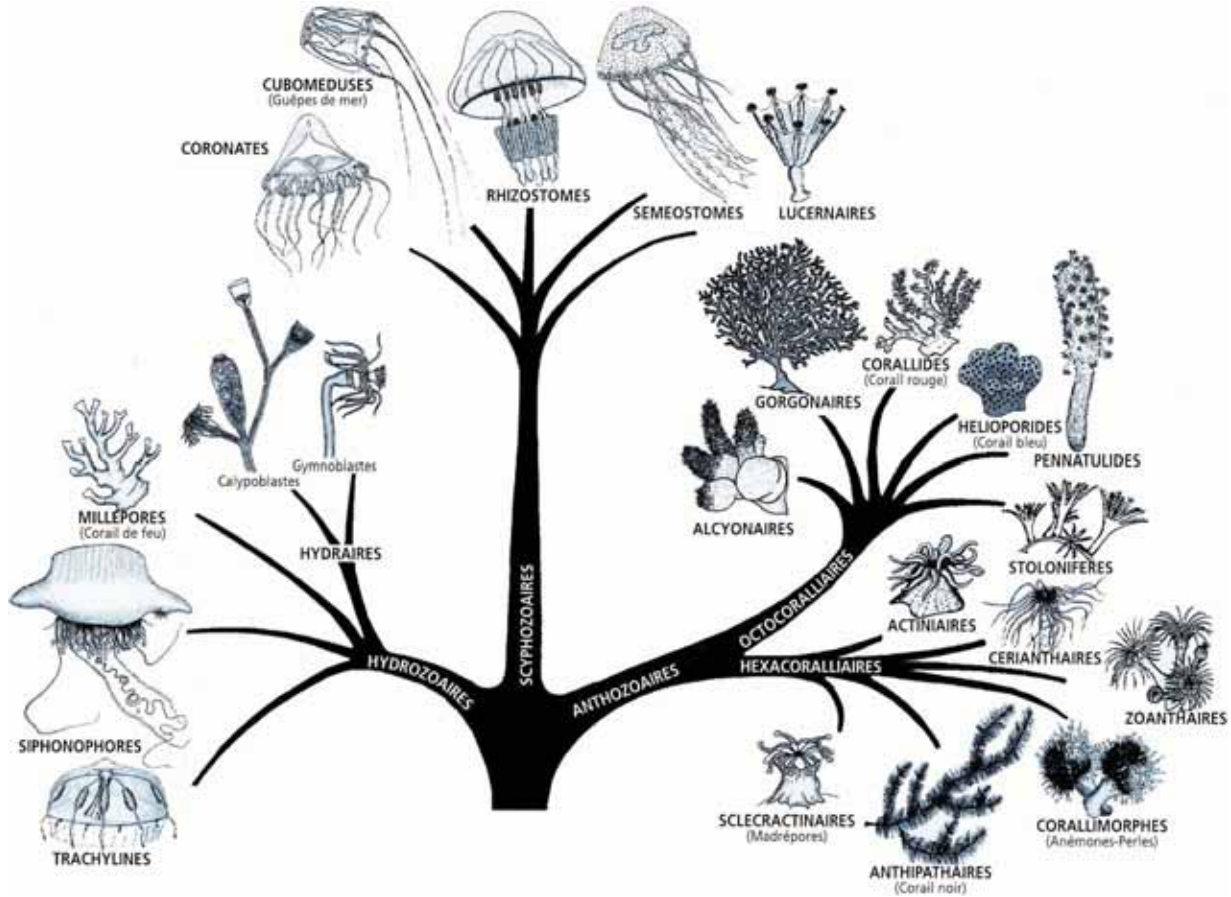


Figure 3 : Arbre phylogénique des cnidaires , d'après Péron F. [26].

Classe : anthozoaires (= animaux fleurs)

Cette classe ne contient que des animaux vivant dans l'eau salée en colonies ou solitaires. Le stade de méduse se trouve éliminé du cycle de développement. A la place, les gamètes sont produits par le polype, et l'œuf fécondé se transforme en planula qui se métamorphose directement en polype.

L'animal a la forme d'une coupe plus ou moins profonde et plus ou moins évasée à son sommet, sur lequel se trouve la bouche, fente longitudinale entourée de tentacules creux. Cette bouche n'est que l'orifice supérieur de l'invagination du disque buccal qui donne naissance au tube oesophagien aplati transversalement et tapissé d'ectoderme ; l'orifice inférieur débouche sur la cavité gastrique divisée par 6 ou 8 cloisons verticales et autant de loges. La bouche étant fermée, il reste à une extrémité de son grand axe une petite ouverture qui sert à la circulation de l'eau dans une gouttière communiquant au tube oesophagien. Cette ouverture est considérée comme ventrale.

Les cloisons, ou septa, sont formées par une lamelle de mésoglée recouverte par l'endoderme, chacune porte sur l'une de ses faces un muscle longitudinal, le faon, saillant comme un bourrelet et qui sert au retrait des tentacules. C'est dans la paroi des cloisons, sous l'endoderme, que se développent les produits génésiques. Au-dessous du tube pharyngien, les cloisons se terminent par un bord libre souvent frangé et par des replis mésentériques garnis de cnidoblastes, de phagocytes, de cellules glandulaires et de cellules sensorielles. Les loges que délimitent ces cloisons sont largement ouvertes sur la cavité centrale. Au haut du corps, les cloisons s'étendent jusqu'au tube pharyngien, de sorte qu'à ce niveau la cavité est divisée en autant de chambres que se prolongent dans les tentacules [48].

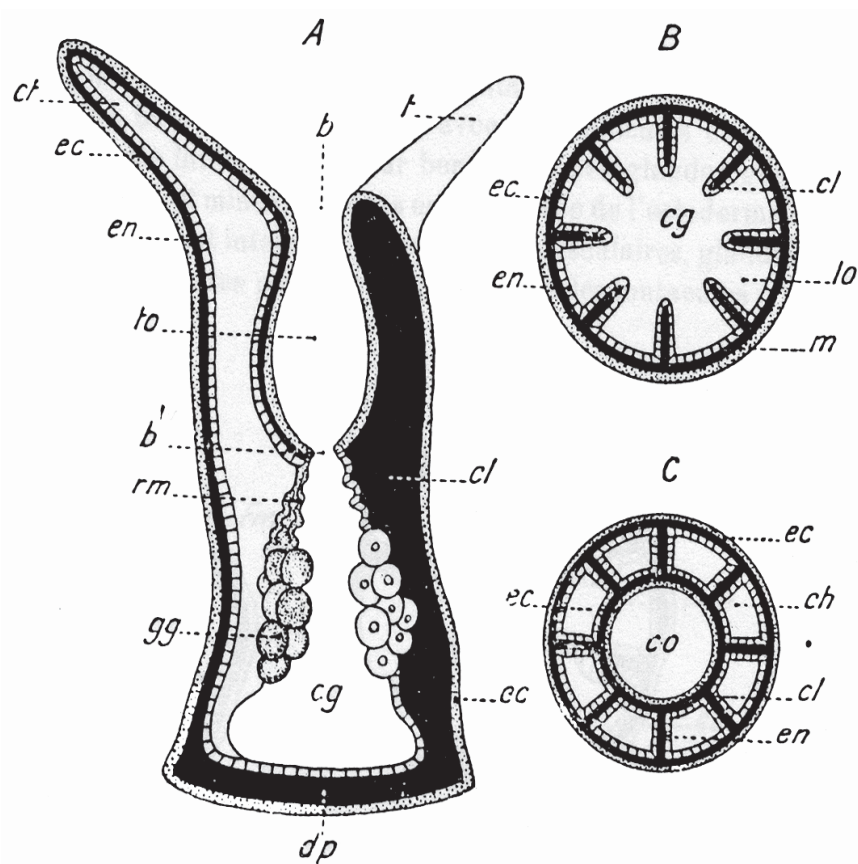


Figure 4 : A : coupe longitudinale schématique d'un *Schyphopoplype* ; B : coupe transversale du même passant vers le fond de la cavité gastrique ; C : coupe transversale passant vers le milieu du tube oesophagien ; d'après Yung.

b : bouche ; to : tube oesophagien ; b' : entrée dans la cavité gastrique ; cg : cavité gastrique ; ct : cavité tentaculaire ; rm : replis mésentériques ; gg : gonades ; ec : ectoderme ; en : endoderme ; m : mésoglée (en noir) ; cl : cloisons ; lo : loges ; ch : chambres ; co : cavité oesophagienne ; dp : disque pédieux ; t : tentacule.

Sous-classe : octocoralliaires

Les polypes, généralement de petite taille, portent autour de la bouche un cercle de 8 tentacules pinnés. Leur cavité gastrique offre donc 8 cloisons dont 6 seulement portent des glandes génitales. La lame de mésoglée contient des spicules calcaires, les sclérites, parfois très nombreux, formés par des scléroblastes d'origine ectodermique. Ces spicules ou sclérites sont des corpuscules silicieux présent dans les tissus et sont des éléments déterminants de la diagnose des octocoralliaires par leur couleur, leur répartition et leur forme [3]. Il est rare que les polypes nés d'un planula demeurent solitaires. Dans la règle, ils bourgeonnent et commencent parfois à le faire avant même d'avoir atteint leur entier développement, de sorte qu'ils forment des colonies plus ou moins nombreuses [39].



Figure 5 : Portion d'une tige de corail rouge dont l'écorce a été fendue et extrémité de colonie de corail rouge avec les polypes épanouis et rétractés ; d'après Vayssiere .

P : polype ouvert ; P' : polype rentré ; tt : tentacule ; k : bouche ; oe : œsophage ; i : sphincter inférieur de l'œsophage ; a : festons du calice.

Ordre : Gorgonaires

Le polype initial bourgeonne sur ses côtés et à différentes hauteurs, ce qui donne une colonie arborescente. Les polypes sont partiellement immergés dans une masse commune de mésoglée, parcourue de canaux nourriciers mettant en relation leurs cavités gastriques. Cette masse dans laquelle les polypes peuvent se contracter entièrement, prend le nom de sarcome et entoure un endosquelette composé de gorgonine et de sclérite.

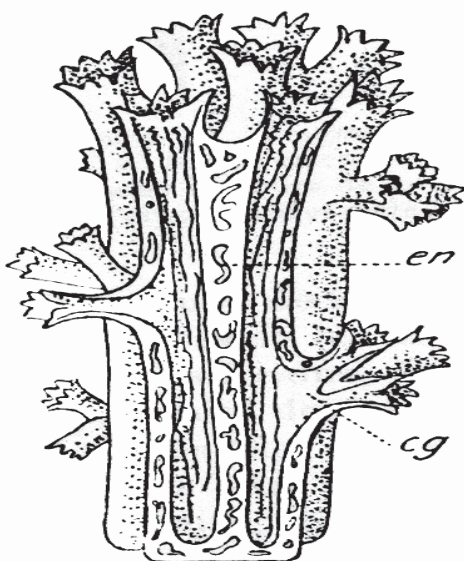


Figure 6 : Polypes bourgeonnant à divers hauteurs et communiquant par leurs cavités gastriques, cg, et par des canalicules endodermiques, en ; d'après Yung.

Sous-ordre : Holaxoniens

La gorgonine représente une forte proportion, ce qui donne un axe corné plus ou moins élastique, à la différence des Scléraxoniens (corail rouge) où la gorgonine en faible quantité permet aux sclérites calcaires de se souder pour former un axe rigide.

Pour différencier les différents familles, genres et espèces, il nous faut comparer les sclérites grâce à la monographie des Gorgonaires de la Méditerranée de C.Carpine et M.Grasshoff publiée en 1975 [6].

Famille : *Paramuriceidae*

Cette famille est caractérisée par des sclérites en forme de fuseaux, fuseaux à aiguillon, plaques à aiguillon, étoiles à aiguillon ou en corbeilles. S'il n'existe que des fuseaux simples verruqueux et des sclérites ellipsoïdes courts verruqueux, les anthocodia portent de gros sclérites en bâtonnets le long des tentacules.

REMARQUE : *Paramuricea clavata* est la seule espèce de la famille *Paramuriceidae* à être fréquente sur presque tout le littoral à profondeur modérée. Par contre, elle est relativement éloignée du point de vue taxinomique par rapport aux *Paramuriceidae* de l'Atlantique.

Genre : *Paramuricea*

Dans les plaques à aiguillon, la forme originelle du fuseau peut être reconnue plus ou moins distinctement. L'écorce contient seulement des fuseaux simples ou ramifiés.

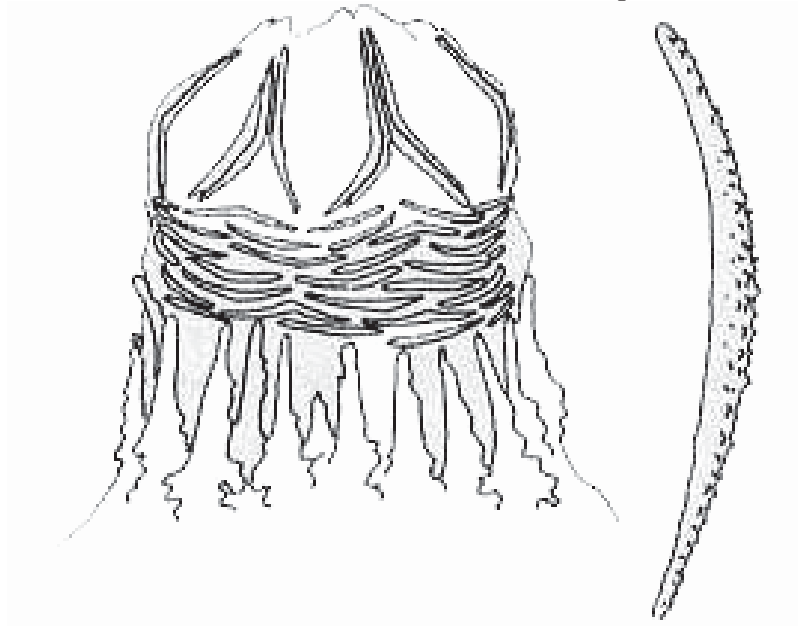


Figure 7 : Calice à fuseaux simples ; d'après Carpine.

Espèce : *clavata*

Le calice, qui est le tube corné ou chitineux s'épanouissant autour de chaque polype, est bas avec des plaques à aiguillon souvent en un seul rang autour de la paroi; quelquefois le calice est plus haut avec des plaques à aiguillon en un rang et demi ou deux rangs, l'un au-dessus de l'autre.

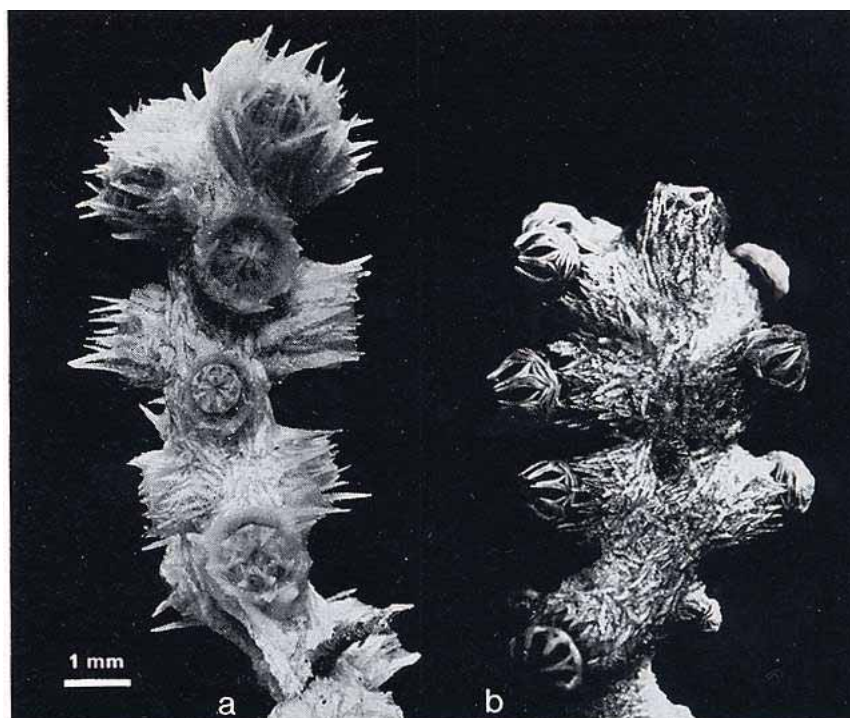


Photo 2 : Différents types de calices et d'aiguillons selon l'espèce de *Paramuricea* ; d'après Carpine.

a : polypes avec des plaques à aiguillon grandes et des sclérites operculaires saillants ; b : polypes avec des plaques à aiguillons petites et des sclérites operculaires normaux.

Dans de très rares cas, les calices sont encore plus hauts, les plaques à aiguillon et les fuseaux simples sont disposés en huit rangs, en chevron. Ces calices ont alors quelques similitudes avec les courts calices épineux existant chez *Paramuricea macrospina* : les plaques à aiguillon sont plus ou moins larges, l'aiguillon est court et plus ou moins verruqueux, souvent à peine visible et les plaques munies d'un long aiguillon lisse semble être rares.

Les clefs d'identification de *Paramuricea clavata* sont un anthocodium avec 5 à 8 rangées transversales de sclérites (colliers) lesquels ont des verrues uniquement sur leurs partie extérieure.

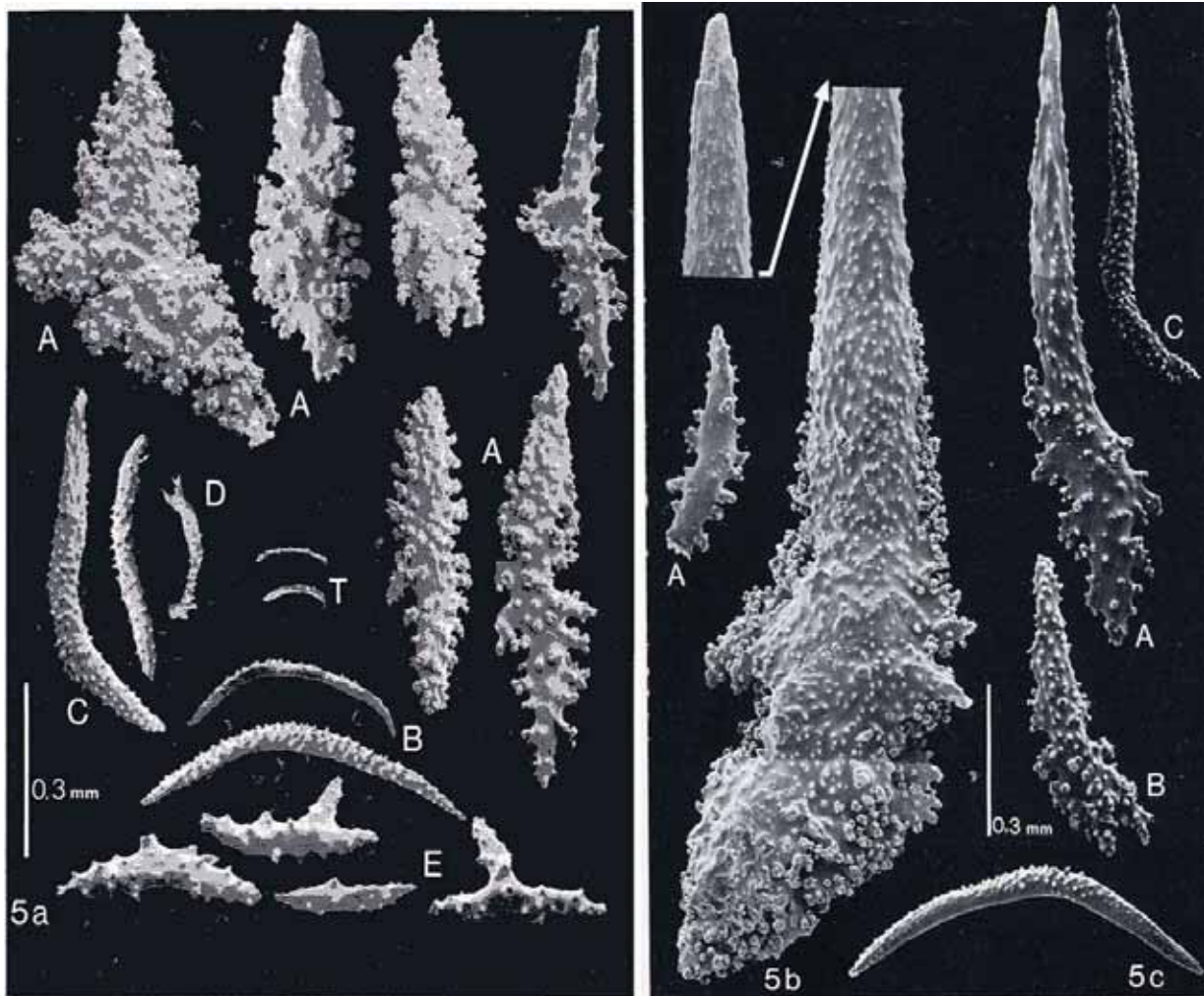


Photo 3 : Identification de *Paramuricea clavata* par les sclérites ; d'après Carpine C.

5a : les plaques à aiguillons sont courtes, et larges ou étroites ; A ; plaques à aiguillon du calice ; B : fuseaux du « collier » de l'anthocodium ; C : sclérites incurvés de l'opercule ; D : bâtonnets de l'opercule ; E : sclérites du coenenchyme ; T : bâtonnets des tentacules.

5b : dans le même calice, les plaques à aiguillons sont très grandes (2,3 mm) ou petites (0,45 mm).

5c : plaque à aiguillon grêle et grand sclérite operculaire provenant du même calice.

REMARQUE : le nom de *clavata* fut utilisé pour la première fois par Risso en 1826. Il fut remplacé par *chamaelon* en 1887 par Koch, probablement du fait que les branches ramenées à la surface perdent rapidement leur couleur pour un aspect gris cendré ou bien, parce qu'il existe des colonies dont les extrémités des rameaux sont jaunes. Il faudra attendre 1963 pour retrouver le nom de *clavata* avec Carpine [5] qui le réutilisa du fait de l'antériorité de la description de Risso et pour clarifier ainsi la confusion taxinomique fréquente entre *P.chamaelon* et *P.macrospina*.

On trouve parfois des colonies bicolores rouge à la base et jaune à la partie supérieure des rameaux (photo4); rarement des colonies entièrement jaunes. Les dimensions peuvent atteindre 1 m de hauteur et de largeur avec une vitesse de croissance de l'ordre de 1 à 6 cm par an [36].



Photo 4: Rare cas de colonie de gorgone bicolore, polypes rentrés.

Paramuricea clavata est une colonie de grandes dimensions disposée en éventail sur un seul plan (perpendiculaire au courant) avec des ramifications denses et irrégulières. Les rameaux, minces et flexibles, sont subdivisés en primaires et secondaires, les terminaux sont courts et claviformes. Le squelette corné peut atteindre 3-4 cm d'épaisseur à sa base et 2 mm pour les plus fins. La surface est très rugueuse, à cause de la présence des spicules qui entourent et protègent les polypes. Le coenenchyme est moyennement épais. Les polypes sont répartis irrégulièrement, de façon dense aux extrémités des rameaux. Ils sont entièrement rétractables, munis d'un opercule et mesurent 8mm. A l'état rétracté, les verrues sont légèrement resserrées à la base et mesurent 1 à 2 mm de hauteur. La couleur est rouge foncé, pourpre ou violacée [15] et [40].



Photo 5 : Gorgone rouge typique, polypes sortis.

I.2. Milieu de vie et distribution

Une étude faite en 1970 par True [38] qui préleva et analysa 12 surfaces de 625 cm² d'une population de *Paramuricea clavata*, permit une première étude quantitative. *Paramuricea clavata* cohabite avec 111 espèces dont des spongiaires (26 espèces avec surtout *Spongia officinalis* et *Spongia virgultosa*), d'autres cnidaires (8 espèces avec *Leptopsammia pruveti* et *Caryophyllia smithi*) et des bryozoaires (6 espèces dont *Celleporina caminata*).

Ainsi la concurrence pour la place est extrêmement forte, ce qui pousse un grand nombre d'espèces sessiles à se fixer sur les branches des gorgonaires (phénomène d'épibiose) surtout des bryozoaires (*Hippodiplosia fascialis*, *Schismopora avicularis*, *Adeonella calveti* et *Retepora sp.*), des alcyonnaires (*Alcyonium coralloide*) et des annélides polychètes (*Salmacina sp.*) [16].

Groupes systémiques	<i>Paramuricea clavata</i>				<i>Eunicella cavolini</i>				<i>Corallium rubrum</i>			
	Poids sec en grammes		pourcentages		Poids sec en grammes		pourcentages		Poids sec en grammes		pourcentages	
	Cal.	M.O.	%Cal.	%M.O.	Cal.	M.O.	%Cal.	%M.O.	Cal.	M.O.	%Cal.	%M.O.
Algues	0	0	0	0	64.95	65.55	6.64	17.38	0	0	0	0
Foraminifères	0.92	0.06	0.05	<0.01	4.43	0.27	0.45	0.07	0	0	0	0
Spongiaires	69.97	89.07	4.22	12.28	22.37	20.04	2.29	5.31	153.19	177.64	6.14	48.37
Cnidaires	485.21	588.77	29.30	81.21	21.32	229.05	2.18	60.72	1837.78	160.89	73.62	43.81
Annélides	321.94	14.84	19.44	2.05	47.34	4.23	4.84	1.12	178.97	7.76	7.17	2.11
Bryozoaires	203.05	5.49	12.26	0.75	325.73	18.87	33.29	5.00	120.13	2.17	4.81	0.59
Mollusques	16.42	1.79	0.99	0.25	3.28	0.37	0.33	0.10	9.54	0.52	0.38	0.14
Crustacés	0.12	0.02	<0.01	<0.01	0.45	0.01	0.05	<0.01	0	0	0	0
Tuniciers	2.05	4.38	0.12	0.60	2.53	3.18	0.26	0.84	0.66	0.85	0.02	0.23
Divers	556.42	20.59	33.60	2.84	486.05	35.66	49.67	9.45	195.82	17.39	7.84	4.74
Totaux	1656.10	725.01	99.99	100	978.45	377.23	100	100	2496.09	367.22	99.98	99.99

Tableau 1 : Biomasse par groupe systémique pour 0.75 m² de 3 peuplements.

Ces résultats furent affinés par Weinberg qui fit une étude auto-écologique aussi bien dans la région de Banyuls-sur-mer [42] que sur les côtes de Marseille, la Côte d'Azur et la Corse [45], il put ainsi définir les milieux préférentiels de vie de *Paramuricea clavata* :

* la profondeur est de 5 à 38 mètres avec une moyenne de 22 m.

* la température ne paraît pas spécifique à l'espèce dans ces études dans les limites usuelles des températures usuelles trouvées en Méditerranée. Par contre, dans les recueils d'aquariophilie, il est spécifié une température inférieure à 18°C.

*l'irradiance, par contre, est toujours relativement faible avec des valeurs comprise entre 0.12 % et 27.6% et une moyenne de 7.6%.

Espèces	Profondeur (m)		Température (°C)		Irradiance relative(%)	
	moyenne	écart-type	moyenne	écart-type	moyenne	écart-type
<i>Paramuricea clavata</i>	22	1	17	NS	7.6	2.4
<i>Eunicella singularis</i>	24	2	17.5	1.5	18.6	8
<i>Corallium rubrum</i>	21	2	15.5	1	1.8	0.8

Tableau 2 : Milieu de vie typique de 3 gorgonaires méditerranéens.

NS = non significatif entre les valeurs de 13° à 20°C.

* l'absence de sédiments est également très significative de la présence des gorgones rouges, ainsi que sa présence sur des parois verticales ou des surplombs supportant un courant allant de modéré à fort.

Espèces	Pente			Sédiment		Mouvement d'eau			
	H+P	V+S	A+T	absent	présent	calme	modérée	forte	turbulent
<i>Paramuricea clavata</i>	0.11	11.21	0	7.89	0.13	0.28	9.12	2.64	0
<i>Eunicella singularis</i>	21.65	4.61	0.67	1.94	26.70	3.93	20.96	20.10	0
<i>Corallium rubrum</i>	0	19.86	136.00	33.63	0	58.48	18.34	0	0

Tableau 3 : Densité de différentes populations en colonies par mètre carré selon les paramètres du milieu selon Weinberg.

H = horizontal, P = en pente, V = vertical, S = surplomb, A = anfractuosité, T = trou.

Une dernière expérience de Weinberg sur *Paramuricea clavata* [44] montre que des colonies adultes supportent des conditions différentes par rapport à la niche écologique habituelle: une irradiance de 1100 cal/cm²/an ne permet pas dans le milieu naturelle le développement des colonies, mais une irradiance de 5100cal/cm²/an permet la survie et même une croissance de 11 à 20 mm/an des colonies adultes. Ainsi, ces colonies adultes ont une croissance supérieure, ce qui montre que l'optimum physiologique ne coïncide pas avec la niche écologique de l'espèce. Cette niche doit donc être déterminée par la sélection au stade larvaire ou par la tolérance des juvéniles.

REMARQUE : d'une façon générale, le développement d'un peuplement à dominante algale implique la présence d'un petit nombre d'espèces animales. Au fur et à mesure qu'on descend dans des zones moins éclairées, les espèces végétales s'appauvrissent et sont remplacées par un peuplement à dominante animale.

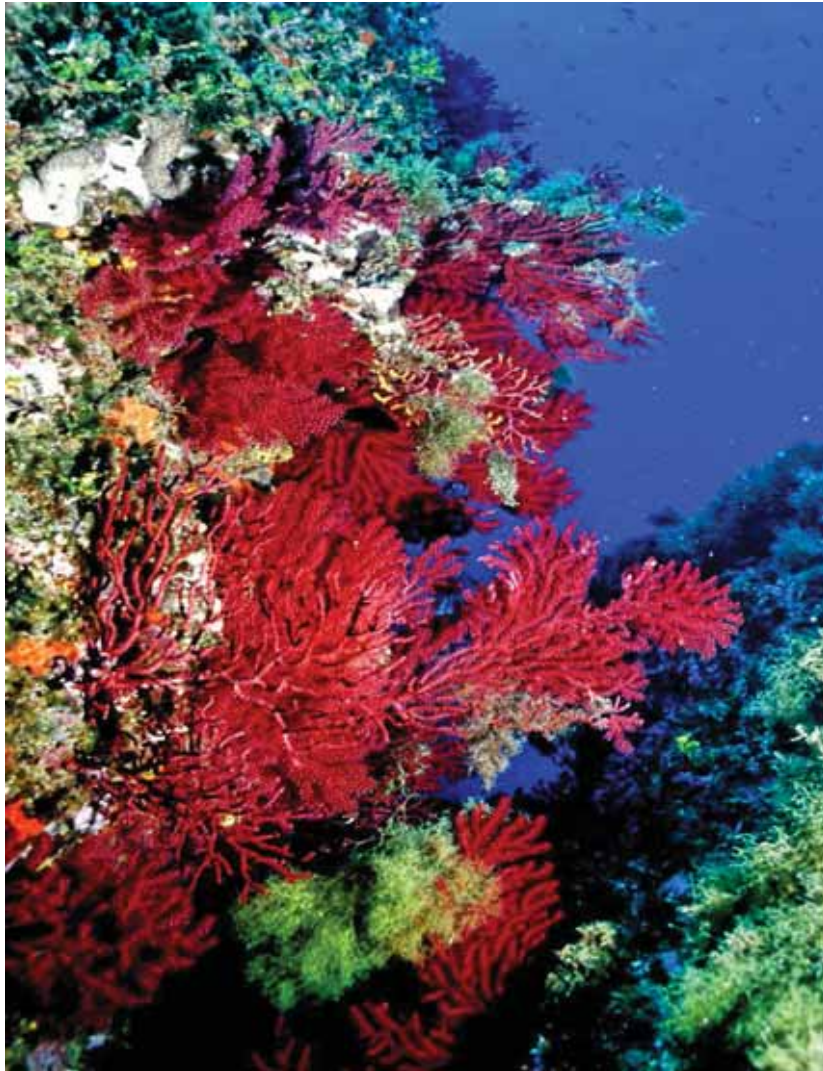


Photo 6 : Milieu de vie typique des gorgones rouges : tombant à l'abri de la lumière et exposé à un courant modéré.

La gorgone rouge est typique des fonds rocheux du circalittoral. On la trouve sur des tombants et des surplombs de 10 à 100 m de profondeur (surtout 15 à 30 m) en absence de sédiments, avec un courant modéré. L'espèce est plutôt sciaphile [46].

La niche écologique de *Paramuricea clavata* recouvre ainsi d'autres espèces d'octocoralliaires comme des alcyonaires (*Alcyonium acaule* , *Maasella edwardsii*) ou des gorgonaires (*Eunicella singularis*) ce qui fait de *Paramuricea clavata* une espèce dont la stratégie de survie est la compétition.

Hormis des signalisations ponctuelles de colonie en Atlantique, colonie entièrement jaune sur les côtes Sud du Portugal décrite par Weinberg [41] ou sur les côtes basques en 2001, *Paramuricea clavata* est très certainement une espèce spécifique à la Méditerranée. Elle est présente à peu près sur tout le pourtour du bassin occidental et en Adriatique, mais ne parait ne pas avoir été signalée dans la partie orientale.

1.3. Alimentation

Paramuricea clavata est une colonie animale asymbiotique, à la différence des coraux symbiotiques ou d'*Eunicella singularis* par exemple. Ses polypes doivent donc capturer des proies apportant les nutriments et l'énergie nécessaire pour couvrir des besoins basaux plus importants.

1.3.1. Le zooplancton

De 1990 à 1991, Coma et son équipe disséquèrent mensuellement le contenu stomacal de polypes de *Paramuricea clavata* pour déterminer le régime alimentaire selon la densité de zooplancton présent dans la colonne d'eau [8].

Les colonies de *Paramuricea clavata* capturent régulièrement des proies du zooplancton, principalement des nauplius, des oeufs de copépodes ou d'invertébrés qui ont en commun une taille réduite (100 à 200 μ) et une faible mobilité. Néanmoins, le régime alimentaire est assez varié, et de grandes proies avec une nage forte peuvent être observées comme par exemple des copépodes adultes.

Proies	Juil	Aoû.	Sep.	Oct	Nov.	Dec.	Jan.	Fév.	Mar.	Avr.	Mai	Jui.	Juil	Aoû.	Sep.	n	%
Nauplius	7	33	6	20	27	18	18	32	8	58	66	29	9	2	1	334	31.1
Oeufs de copépodes	8	185	2	7	41	14	10	18	0	8	4	1	16	3	11	328	30.5
Oeufs d'invertébrés	5	1	9	3	31	4	5	7	0	25	17	23	19	13	16	178	16.6
Larves de bivalves	1	1	1	0	1	0	0	3	59	4	2	1	1	0	0	74	6.9
Pelotes fécales	3	0	0	1	13	2	1	3	0	3	10	0	9	4	4	53	4.9
Copépodes	0	0	0	3	4	0	0	3	3	1	4	0	1	0	0	19	1.8
Fragments de crustacés	1	0	0	8	1	0	6	1	0	0	0	0	0	0	0	17	1.6
POM	4	0	0	0	0	0	0	0	0	8	4	1	0	0	0	17	1.6
Harpactinoïde	1	1	0	3	7	0	0	3	0	1	0	0	0	0	0	16	1.5
Larves d'invertébrés	0	10	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	13	1.2
Autres	0	0	1	2	8	3	2	3	0	2	2	1	2	0	0	26	2.5
Polypes capteurs	n	15	11	16	32	55	18	28	40	61	54	51	26	29	16	17	
	%	30	11	16	32	55	33	28	40	24	38	49	26	29	17	16	
Nbe de proies par polype	m	0.6	0.3	0.2	0.5	1.3	0.8	0.4	0.7	0.3	0.8	1.1	0.6	0.6	0.2	0.3	
	Γ	1.3	1.6	0.5	0.9	3.6	1.3	1.1	1.2	0.6	1.5	1.5	1.2	1.8	0.6	0.9	

Tableau 4 : Régime alimentaire de *Paramuricea clavata* par analyse du contenu stomacal mensuelle.

POM = particule organique, n = nombre, m = moyenne, Γ = écart-type.

Les anthozoaires capturent leurs proies grâce à leurs nématocystes. Or, chez *Paramuricea clavata*, les nématocystes sont peu nombreux par tentacule (moins de 50 par fragment de 0,5 mm de longueur) et faiblement armés. Donc les tentacules pinnés, le type et la densité de nématocyste peuvent expliquer la capture des proies les plus lentes mais pas celles des grosses proies rapides. La seule explication serait une coopération des polypes voisins à la capture d'une grosse proies comme cela a été décrit chez les hydraires coloniaux.

La fréquence de capture dépend évidemment de la densité du zooplancton dans l'habitat, avec néanmoins des variations qualitatives (préférence des petites proies cf. table 6), quantitatives (désolidarisation durant l'hiver) et intracoloniales.

L'unique désolidarisation entre la concentration de zooplancton et le taux de capture apparaît en janvier où le plancton est principalement composé de copépodes adultes qui peuvent s'échapper par leur nage rapide. Par contre, durant l'été où les proies potentielles sont rares, on observe un fort pourcentage de colonies rétractées, ce qui leur permet de diminuer leur métabolisme.

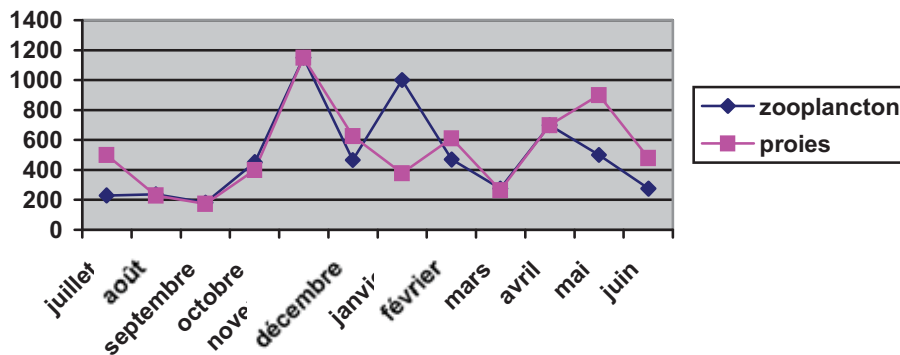


Figure 8 : Evolution du nombre de proies pour 1000 polypes et de la quantité de zooplancton au cours d'une année.

Les variations intracoloniales se traduisent par le fait que les branches apicales des colonies capturent significativement plus de proies que les autres branches grâce à un meilleur hydrodynamisme.

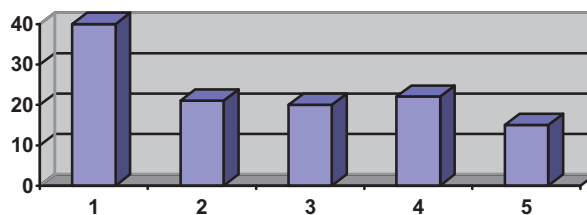


Figure 9 : Nombre de proies capturées par 100 polypes selon l'ordre de la branche.

L'énergie et les nutriments nécessaires à la vie de *Paramuricea clavata* furent estimés par les chercheurs. Or le zooplancton fournit environ 42% de l'énergie nécessaire au métabolisme basal et à la reproduction ce qui implique que *Paramuricea clavata* doit également se nourrir de particules de matières et de substance organique dissoute.

1.3.2. Les autres sources de nourriture

Au vu des résultats, Coma et son équipe placent des colonies de *Paramuricea clavata* dans des chambres d'isolement permettant de contrôler les entrées et les sorties de matières [30].

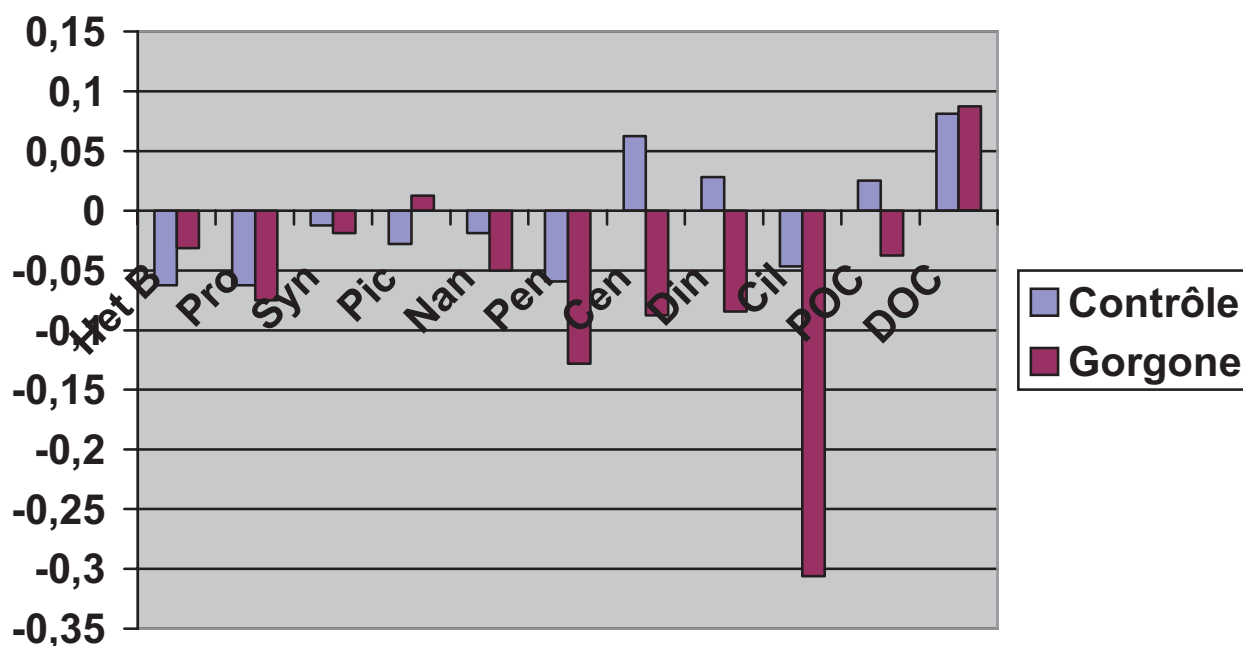


Figure 10 : Croissance de différentes proies possibles de *Paramuricea clavata* placées dans des circuits fermés sans et avec des gorgones.

Het B =bactéries hétérotrophiques, Pro = *Prochlorococcus* sp., Syn = *Synechococcus* sp., Pic = picoeucaryotes autotrophiques, Nan = nanoeucaryotes autotrophiques, Pen = diatomes pennés, Cen = diatomes centrés, Din = dinoflagellés, Cil = ciliés, POC = particule organique dissoute, DOC = carbone dissout.

Les colonies de *Paramuricea clavata* ingèrent régulièrement des nanoeucaryotes, du phytoplancton, des ciliés et des particules de carbone organique détritique. Par contre, elles ne peuvent capturer des proies plus petites que les nanoeucaryotes (<3µm) et du carbone organique dissout.

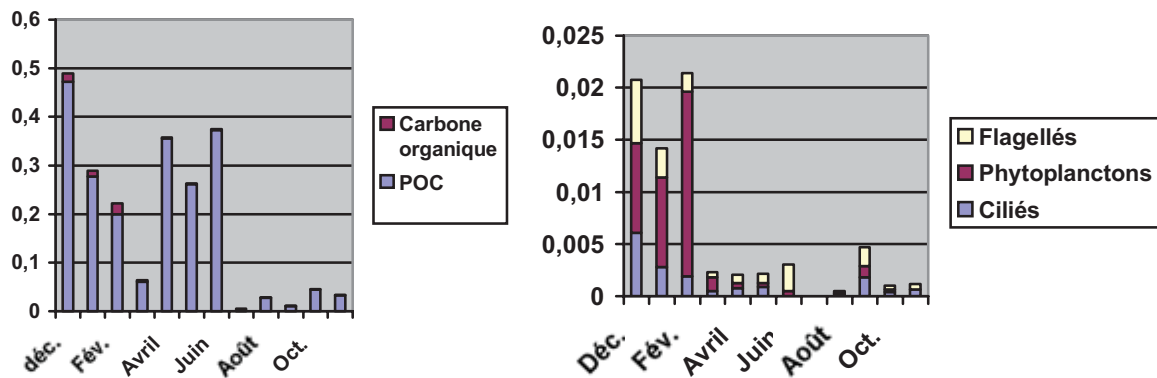


Figure 11 : Estimation mensuelle de l'ingestion de carbone ($\mu\text{g C} / \mu\text{g C tissu} / \text{h}$) de *Paramuricea clavata* selon différentes sources de carbone, POC=particule organique dissoute.

Le phytoplancton représente la majorité des apports de carbone issus de ces organismes vivants (figure 11b) mais ces apports sont minimes par rapport à ceux issus des particules de carbone organique détritique (figure 11a).

La couverture des besoins de *Paramuricea clavata* est assurée à 48% par le zooplancton, à 48% par le carbone organique détritique et à 4% par le microplancton. Le phytoplancton est très faiblement utilisé comme source de nourriture, ce qui est un trait commun à tous les coelentérés. Les proies de *Paramuricea clavata* peuvent aller de 3,8 à 700 μ . Cette grande variété de nourriture se retrouve chez les gorgonaires tropicaux. Les petits éléments sont capturés plus facilement par les tentacules grâce au courant entrant dans la cavité gastrovasculaire.

I.4. Reproduction et croissance

La reproduction asexuée de *Paramuricea clavata*, aussi bien par fragmentation que par stolonisation, a une importance quantitative très faible, de l'ordre respectivement de 0.2% et 2% dans l'étude de Coma à la différence de nombreux gorgonaires tropicaux [9].

La taille moyenne de maturité sexuelle est de 20 cm (de 11 à 31 cm), correspondant à 13 ans (de 6 à 19 ans) ce qui place *Paramuricea clavata* comme l'espèce la plus tardive des gorgonaires connus pour la maturité sexuelle.

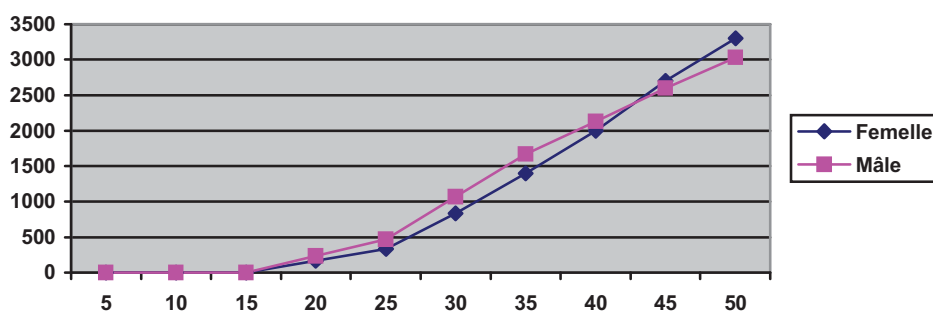


Figure 12 : Biomasse des gonades (mg de matière sèche) des colonies mâles et femelles de *Paramuricea clavata* selon la taille de la colonie (cm).

Les sexes sont séparés avec une différence de couleur des gonades (jaunes pour les mâles et bleus pour les femelles); une seule colonie hermaphrodite a été signalée sur une population totale de 302 colonies. De même, aucun cas d'hermaphrodisme successif n'est apparu sur 3 ans d'étude. Le sexe ratio est proche de 1 et ne présente pas de variation selon la taille. L'énergie consacrée à la reproduction est similaire chez les mâles et les femelles [9].

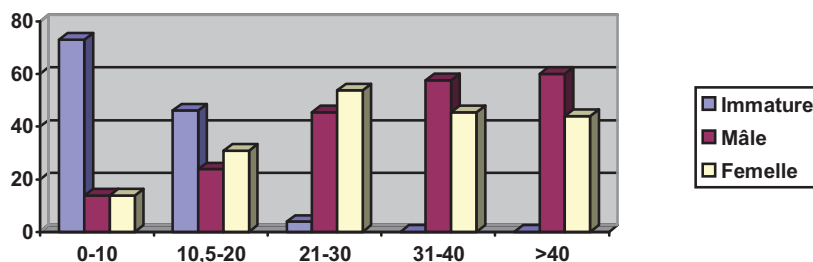


Tableau 5 : Sexe ratio et proportion des colonies immatures selon la taille de *Paramuricea clavata*.

Cette lenteur est due à la nécessité d'atteindre une taille minimum permettant une nutrition suffisante avant de consacrer de l'énergie à la reproduction. De même, plus la colonie atteint une grande taille, plus elle consacre d'énergie à la reproduction; ainsi une colonie de 10 cm investie entre 0.2 et 2% de sa biomasse à la reproduction alors qu'une colonie de 40 cm investie près de 80% (augmentation du nombre de polypes fertiles et du nombre de gamètes par polypes).

Le développement complet des ovocytes dure de 13 à 18 mois, commençant entre février et juillet. Deux cohortes d'ovocytes peuvent se chevaucher chaque année, les ovocytes nouvellement formés étant reconnaissables par leur petite taille (100 μ). Le développement des ovocytes n'est pas synchrone, du moins au début, entre les colonies d'une même population ou entre les polypes d'une colonie. La moyenne des ovocytes par polype reste constante entre leur formation et leur mûrissement durant lesquels leur taille augmente exponentiellement entre janvier et début juin. A ce moment les colonies montrent une remarquable synchronisation, entre fin juin et début juillet tous les ovocytes supérieurs à 200 μ m ont disparu.

Le développement des gonades mâles est plus court : 6 à 7 mois, mais le volume gonadal est plus important. On ne trouve pas de spermatoocytes avant le début de l'année, puis ils augmentent rapidement en nombre et en diamètre jusqu'au mois de juin où la masse testiculaire occupe 80% de la cavité gastrovasculaire.

En plus d'une variation de fertilité selon la taille de la colonie, il existe une forte variation intra-coloniale : les polypes des rameaux apicaux ont plus de polypes fertiles et un nombre de gamètes par polype plus grand. Ainsi les rameaux apicaux contribuent à 85% à la fourniture des gamètes.

Ordre de branche		Pourcentage de polypes fertiles	Nombre de gonades	Volume (mm ³)
Mâle	1°	100	25.2 \pm 4.5	0.53 \pm 0.16
	2°	95.5 \pm 10.1	14.3 \pm 4.8	0.26 \pm 0.16
	3°	59 \pm 39.2	5.2 \pm 2.2	0.07 \pm 0.04
	4°	31.1 \pm 37.9	2.8 \pm 0.6	0.03 \pm 0.01
	5°	0	0	0
Femelle	1°	93.3 \pm 14.1	12.8 \pm 6.4	0.27 \pm 0.14
	2°	82.2 \pm 21.6	7.4 \pm 4.2	0.15 \pm 0.09
	3°	67.7 \pm 30.7	4.2 \pm 2.3	0.09 \pm 0.06
	4°	23.3 \pm 39.4	6.3 \pm 3.1	0.14 \pm 0.09

Tableau 6 : Pourcentage de polypes fertiles, de nombre de gonades par polype fertile et du volume de gonade par polype fertile des colonies mâles et femelles de *Paramuricea clavata* selon l'ordre de la branche.

Cette variation est expliquée, en 1978, par une plus forte proportion des proies capturées par les rameaux apicaux transportées par le courant marin. Cette explication limiterait la distribution des métabolites au sein de la colonie par le coenenchyme à une zone restreinte centrée sur le polype capteur.

L'émission des gamètes est simultanée entre les mâles et les femelles durant 1 à 8 jours avec généralement 2 émissions à quelques jours d'intervalle durant les mois de juin et juillet. La période de ponte semble être déclenchée par une augmentation de température de l'eau (augmentant dans les zones étudiées début avril) et le cycle lunaire.

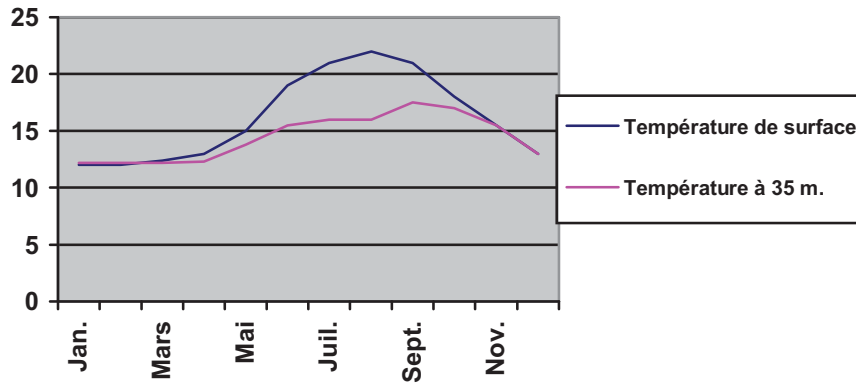


Figure 13 : Evolution mensuelle de la température de l'eau des îles Mèdes.

La production d'œufs est estimée à 730000 par m² et celle des spermatozoïdes est de 2 millions par m², ce qui est supérieur à de nombreux gorgonaires mais le pourcentage de fécondation est inconnu.

Les colonies femelles sécrètent alors un mucus où l'œuf se fixe. Le mode de fécondation n'a pu être déterminé, la fécondation interne et externe ayant été décrite chez les gorgonaires.

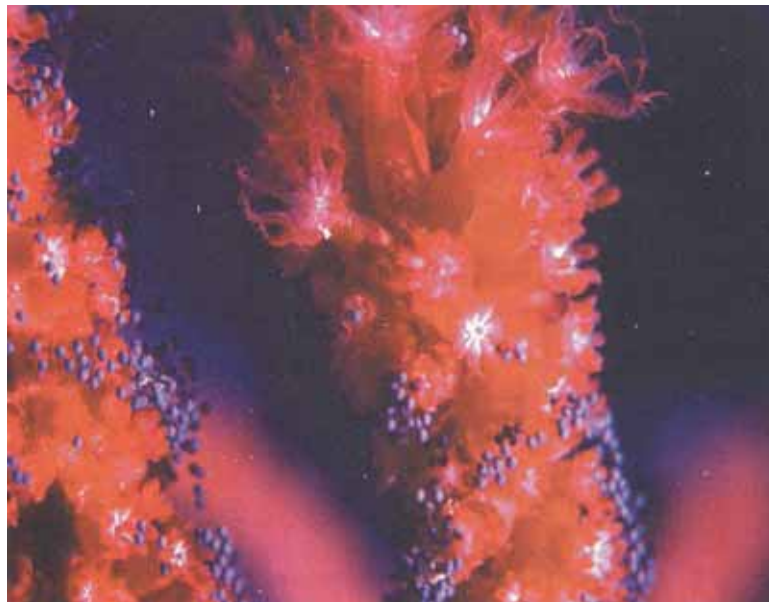


Photo 7 : Œufs de *Paramuricea clavata* fixés à la surface des colonies, d'après Gillet A. [17].

L'embryogenèse et la maturation finale de la planula se déroule dans le mucus sans communication cellulaire entre l'embryon et la colonie mère. Dans tous les cas, cette fixation permet de protéger l'embryon des dommages physiques comme l'abrasion par les sédiments ou l'action des vagues. Ce mode de protection est rare chez les cœlentérés puisqu'il n'a été décrit que chez 3 espèces sur 42 d'alcyonaires, 16 sur 800 d'actinies et 2 sur 10 de gorgonaires.

Espèces	Fécondation	Sexe ratio	Durée d'ovogenèse (mois)	Durée de spermatogenèse (mois)	Diamètre max. de l'ovocyte (µm)	Nombre d'œufs par polype fertile	Première reproduction	
							Taille (cm)	Age (an)
<i>Paramuricea clavata</i>	?	1:1	13-18	6-7	400-500	13	11	6-13
<i>Corallium rubrum</i>	Interne	1:1	24	12	300-330	3-6	?	?
<i>Eunicella singularis</i>	Interne	?	?	?	?	4	?	?
<i>Muricea californica</i>	Interne	1:1	?	?	700	1.6	25	10
<i>Plexaura homomalla</i>	Externe	1 :1	18	6-8	315-640	2	25-35	4-11
<i>Briareum asbestinum</i>	Interne	2.2 :1	11-12	5	600-900	2.25	10-20	2-3

Tableau 7 : Les variations dans la reproduction de différentes espèces de gorgonaires.

La première planula apparaît 48 heures après fécondation; elle est de couleur rose du fait de sa réserve vitelline, seule source d'énergie durant sa phase mobile. Elle est en forme de poire et mesure 2 mm de long sur 0.5 mm de largeur. Son épiderme est cilié, ce qui permet une mobilité relative. In situ, après détachement du mucus, sa phase de dispersion est très courte, de l'ordre de quelques minutes.

In vitro, les seules études de la planula d'octocoralliaires concernent *Corallium rubrum* (scléroxonien) [43] et surtout *Eunicella singularis* (holaxonien symbiotique) [47] et [36]. Les planulas de même dimension que celles de *Paramuricea clavata* sont également ciliés, ce qui leur permet de nager à une vitesse relativement lente, en moyenne 2,5 cm/min. et un maximum de 12 cm/min. Cette vitesse est insuffisante pour lutter en présence de courant. Les 2/3 des planulas nagent de façon active vers le fond. Le contact avec un substrat défavorable déclenche une reprise d'activité anarchique. Les planulas d'*Eunicella singularis* présentent une photopositivité absente chez celles de *Corallium rubrum*, sans doute par participation de leurs zooxanthelles symbiotiques. Dans tous les cas, l'induction de la fixation et la transformation sont déclenchées par une chimionégativité (aucune fixation sur une partie vivante d'un organisme quelconque) et une stéréognosie (rugosité du substrat, 90% des planulas déposées sur du coralligène se transforment).

La survie des planulas en phase pélagique est expérimentalement longue, de l'ordre de 4 mois, mais la fixation déclenche très rapidement, moins de 10 heures, la transformation qui dure environ 4 jours. Les polypes secondaires sont formés au bout d'une quinzaine de jours après le polype primaire, et au bout de 4 mois la colonie bourgeonne de 4 à 5 polypes avec une taille de 8 mm. Puis la croissance de chaque branche est indépendante avec une vitesse de 8 à 30 mm par an, cette vitesse diminuant avec l'âge.

La mortalité des jeunes est très forte : 95% à 98% des colonies meurent avant la première année. Par contre, après cette phase critique, la longévité des colonies de *Paramuricea clavata* est de l'ordre de 50 ans. Les polypes de la base, les plus âgées théoriquement, sont aussi actifs même dans les grandes colonies (remplacement des polypes morts au sein de la colonie ?). Les chercheurs n'ont pas trouvé d'âge maximum ou de sénescence sexuelle dans les conditions naturelles. Les causes de mort sont soit d'origine naturelle (recouvrement par des sédiments, arrachement du point de fixation), soit par prédation (surtout par des mollusques tels que les *Simnias* et les *Cyphoma*), ou enfin par parasitisme envahissant le squelette par des octocoralliaires à croissance rapide (*Parerythrodium coralloide* ou *rolalandia rosea*). Une cause de mort fréquente est la fixation sur une petite portion de la colonie dénudée, par une blessure, de bryozoaires *Porella cervicornis*, *Pentapora fascialis* qui, par leurs poids élevés et leur résistance aux courants, entraînent la chute de la colonie.

Paramuricea clavata est une espèce à sexe séparé et à reproduction annuelle. Elle utilise la plus grande quantité d'énergie chez les gorgonaires étudiés pour la reproduction sexuée. La faible dispersion larvaire permet de maintenir la population locale stable sans recours à la reproduction asexuée mais limite la conquête de nouveaux sites. De plus, la fécondité augmentant avec la taille induit une dominance d'un petit nombre de colonies sur la reproduction : les colonies supérieures à 40 cm représentent 3% de la population totale et contribuent à 40% pour la production de gamètes femelles et à 33% pour les gamètes mâles. Cette dominance risque de faire apparaître une population à diversité génétique faible [10].

La croissance de *Paramuricea clavata* est extrêmement lente, de l'ordre d'un centimètre par an. Par contre, la durée de vie est longue car on trouve des colonies mesurant jusqu'à un mètres.

II. Description de l'épidémie

II.1. Diversité des espèces touchées

Les espèces les plus fréquemment touchées appartiennent toutes aux communautés de substrats durs de l'infralittoral et du circalittoral. Nous les présenterons selon le taux d'atteinte décroissant [29].

II.1.1. *Les spongiaires*

Parmi cet embranchement les espèces les plus sensibles sont les éponges cornées à squelette fibreux: *Spongia spp.* et *Hippospongia communis* avec des taux de mortalité de 50 à 75% ; taux de mortalité qui ne dépend pas de la taille et semble augmenter sur les sites exposés au courant. Les autres espèces présentent des degrés d'atteinte plus faibles et variables selon le site.

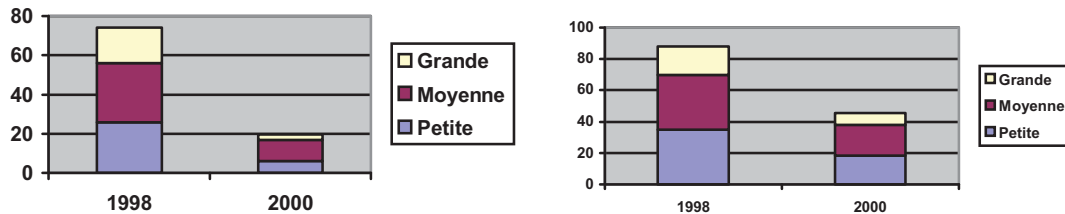


Figure 14 : Impact de la mortalité sur les spongiaires en deux sites de Port-Cros : la Gabinière (taux de mortalité = 74%, fréquence d'individus nécrosés = 63%) et la pointe de la Galère (taux de mortalité = 51%, fréquence d'individus nécrosés = 15%).

Le premier signe d'atteinte est l'apparition d'une attaque microbienne de l'épiderme se traduisant par un voile blanchâtre. Puis les tissus internes sont atteints en un ou deux jours, ce qui entraîne une nécrose partielle de l'individu ou la mort. En cas de mort, on observe le squelette fibreux restant fixé sur le substrat durant environ un mois avant d'être arraché par le courant.



Photo 8 : *Spongia officinalis* partiellement nécrosé.

II.1.2. Les cnidaires

Les gorgonaires présentent le taux d'atteinte le plus important parmi les cnidaires, notamment *Paramuricea clavata* et *Eunicella singularis* qui peuvent présenter des taux de nécrose supérieurs à 75%.

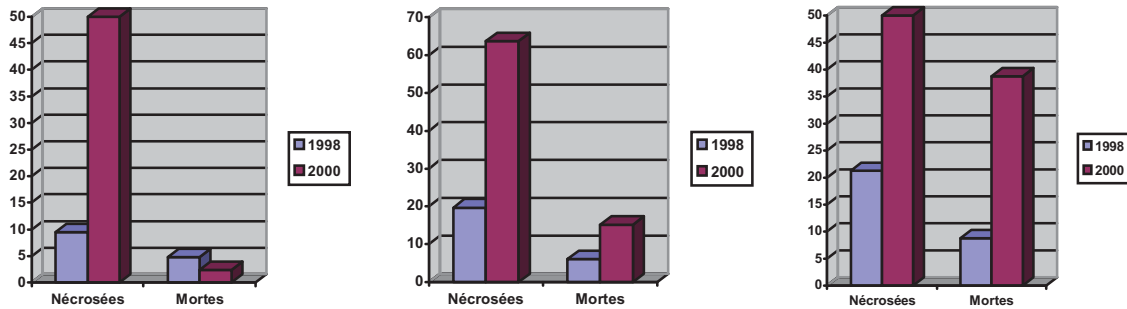


Figure 15 : Comparaison des pourcentages de colonies nécrosées et mortes de *Paramuricea clavata* en 1998 et 2000 sur 3 sites de la région marseillaise.

Eunicella cavolinii présente des atteintes plus rares et toujours moins importantes que *Paramuricea clavata*. De même, *Eunicella verrucosa* et *Corallium rubrum* présentent des mortalités partielles uniquement dans les zones les moins profondes avec un maximum de 30 mètres.



Photo 9 : *Eunicella singularis* atteintes partiellement.

Chez les scléactinaires symbiotiques *Cladocora caespitosa* et *Oculina patagonica*, on a observé de nombreux cas de blanchiment par expulsion des zooxanthelles, phénomène comparable au blanchiment des coraux tropicaux. Toutefois, ces atteintes sont en général partielles, surtout pour *Oculina patagonica*, et les colonies sont retrouvées normales au début de l'année 2000.

II.1.3. Les mollusques bivalves

De nombreux individus morts retrouvés au bas des tombants attestent d'une atteinte partielle des colonies de *Lima lima* et de *Neopycnodonte cochlear*.

II.1.4. Les ascidies

Les cas de mortalité se traduisent par la découverte du squelette externe, la tunique, resté fixé sur les roches peu profondes des Alpes-Maritimes et des Bouches-du-Rhône. Les espèces les plus touchées sont *Halocynthia papillosa*, *Pyura dura*, *Clavelina lepadiformis* et surtout *Microcosmus spp.*



Photo 10 : Un exemple d'ascidie atteinte : *Clavelina lepadiformis*.

II.1.5. Les bryozoaires

L'atteinte se traduit dans cet embranchement par une augmentation significative du nombre d'épibiontes (phénomène de fouling), notamment pour *Pentapora fascialis* et *Adeonella calveti*. *Myriapora truncata* et *Turbicellepora avicularis* sont également touchés mais de manière plus aléatoire selon les sites.

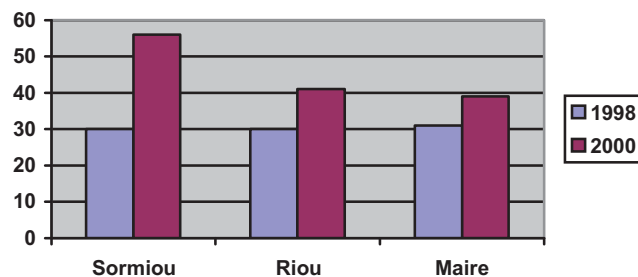


Figure 16 : Evolution du pourcentage de fouling de *Myriapora truncata* en 3 sites de la région marseillaise.

Cette étude générale sur une grande zone géographique n'a pu être faite que sur des espèces remarquables; de nombreuses autres espèces plus discrètes ayant pu être atteintes sans être remarquées.

Phylum	Nom latin	Nom vernaculaire	Prof. max. d'atteinte	Degré d'atteinte		
				Dépt.13	Dépt.83	Dépt.06
PORIFERA	<i>Ircinia variabilis</i>		10 m	+++	+++	+++
	<i>Spongia officinalis</i>	Éponge de toilette	25 m	++	+++	+++
	<i>Spongia agaricina</i>	Eponge agaric	25 m	++	+++	+++
	<i>Hippospongia communis</i>		25 m	++	+++	+++
	<i>Cacospongia scalaris</i>	Eponge cornée noire	20 m	++	+++	+++
	<i>Ircinia dendroides</i>		10 m	∅	+	+++
	<i>Ircinia oros</i>		10 m	∅	+	+++
	<i>Cacospongia mollior</i>		10 m	?	?	++
	<i>Reniera fulva</i>		25 m	∅	∅	++
	<i>Crambe crambe</i>	Eponge encroûtante orange	10 m	∅	+	+
	<i>Clathrina clathrus</i>	Clathrine jaune	15 m	+	∅	∅
	<i>Aplysina cavernicola</i>	Eponge cavernicole jaune	15 m	+	?	?
	CNIDARIA	<i>Paramuricea clavata</i>	Gorgone rouge	45 m	+++	+++
<i>Eunicella singularis</i>		Gorgone blanche	30 m	+++	+++	+++
<i>Eunicella cavolinii</i>		Gorgone jaune	30 m	++	+++	+++
<i>Corallium rubrum</i>		Corail rouge	30 m	+++	?	?
<i>Cladocora caespitosa</i>			15 m	++	++	++
<i>Oculina patagonica</i>			10 m	++	?	?
<i>Eunicella verrucosa</i>		Gorgone verruqueuse	38 m	∅	?	+
BRYOZOA	<i>Adeonella calveti</i>		30 m	+	?	?
	<i>Myriapora truncata</i>	Faux corail	30 m	+	?	?
	<i>Turbicellepora avicularis</i>		30 m	+	?	?
	<i>Pentapora fascialis</i>	Rose de mer	30 m	+	?	?
MOL. BIVALVIA	<i>Neopycnodonte cochlear</i>		15 m	+	?	?
	<i>Lima lima</i>	Lime brillante	45 m	+	?	?
ASCIDIACEA	<i>Microcosmus spp.</i>	Violet	15 m	+++	?	+++
	<i>Halocynthia papillosa</i>	Ascidie rouge	10 m	+	?	+
	<i>Pyura dura</i>		10 m	+	?	?

Tableau 8 : Récapitulatif des organismes affectés par l'épidémie de 1999.

II.2. Evolution spatio-temporelle de l'atteinte de *Paramuricea clavata*

Les premiers cas répertoriés ont été observés en Italie et en zone frontalière sur des gorgones et des éponges nécrosées durant la deuxième quinzaine d'août. La profondeur maximale des cas répertoriés dans cette zone initiale est de 65 mètres. Puis l'épidémie se propage vers l'ouest avec une atteinte des Alpes-Maritimes et de l'est du Var touchés à la mi-août. L'ouest du Var sera atteint la première quinzaine de septembre. La surveillance continue de la réserve intégrale marine de Port-Cros permet une description détaillée de la propagation de cette épidémie. Ainsi, les populations de *Paramuricea clavata* étaient indemnes jusqu'à la fin du mois d'août, les premiers cas de nécrose apparaissent à la mi-septembre à une profondeur comprise entre 10 et 28 mètres. Début octobre, alors que la mortalité des colonies de *Paramuricea clavata* s'intensifie et descend jusqu'à 40 mètres de profondeur, les autres espèces, et notamment les éponges, commencent à être touchées. Les populations de *Paramuricea clavata* des Bouches-du-Rhône seront atteintes de mi-septembre à mi-octobre. Les sites de plongées réputés, ayant de fortes populations de *Paramuricea clavata*, comme la Ciotat et l'île de Planier distants d'une soixantaine de kilomètres seront touchés à 4 jours d'intervalle. Enfin, la rade Ouest de Marseille sera atteinte début novembre et sera la limite de propagation de l'épidémie. La Corse, le Languedoc-Roussillon et l'Espagne semblent avoir été épargnés [34].



Figure 17 : Extension chronologique et géographique des cas de mortalité massive des gorgones rouges.

II.3. Evolution de l'atteinte d'une colonie de *Paramuricea clavata*

Dans un premier temps, la maladie apparaît par une variation de coloration de la colonie sur des portions plus ou moins étendues. La distribution de ces zones de nécrose au sein de la colonie semble ne pas répondre à un schéma général. Le cortex prend une coloration grisâtre, ce qui traduit la disparition du tissu vivant, le coenenchyme, ne laissant que les sclérites agrégés pour un court laps de temps. Les sclérites finissent par tomber, laissant le squelette corné à nu.



Photo 11 : Colonie de *Paramuricea clavata* partiellement nécrosée.

Le second temps de la maladie correspondrait à une surinfection ; ainsi, des micro-organismes commencent à coloniser l'axe corné dans les jours qui suivent sa mise à nu. L'analyse de ce voile microbien montre la présence principalement de bactéries, de diatomées et de coccolithophores.



Photo 12 : Extrémité d'une colonie de *Paramuricea clavata* recouvert d'un voile microbien.

Si les zones de nécrose sont très importantes, la colonie peut mourir à ce stade. Sinon dans un troisième temps, en quelques semaines, les axes dénudés sont colonisés par des organismes macroscopiques : d'abord des hydraires ou des algues dans les sites éclairés, puis par des bryozoaires et des vers polychètes serpulides. En cas de colonisation importante d'organismes épibiontes, l'augmentation du poids et de l'hydrodynamisme entraîne la rupture de l'axe corné.



Photo 13 : *Paramuricea clavata* présentant des zones de nécrose, de surinfection bactérienne et de colonisation par des bryozoaires.

II.4. Variations de l'atteinte des populations de *Paramuricea clavata*

Les nombreuses plongées d'exploration sur les colonies de *Paramuricea clavata* atteintes permettent de mettre en évidence de multiples variations dans l'intensité de l'épidémie.

Des variations de type quantitatif sont les premières constatées : ainsi, sur de nombreux sites fortement touchés, il subsistait des colonies sans aucune atteinte au milieu d'une forêt de squelettes. Cette variation individuelle démontre une capacité de résistance à la maladie d'origine probablement génétique.

Les chercheurs eurent également la surprise de constater la faible mortalité des colonies de *Paramuricea clavata* exposées au rejet des eaux usées de Marseille sur le site de Callelongue. Cette variation quantitative de résistance fut expliquée par la sélection de colonies de *Paramuricea clavata* résistantes à un stress chronique de pollution.

Au sein d'un même site marseillais, 3 mois après le début de l'atteinte, on pouvait observer les différents stades de la maladie, depuis l'axe fraîchement dénudé jusqu'à des organismes épibiontes de bonnes tailles, ce qui prouve la présence de plusieurs vagues de mortalité, voir photo 13.

Des variations de type qualitatif sont mises en évidence sur des tombants d'un même site selon leur exposition au courant. Le versant exposé au courant le plus fort montre ses populations de *Paramuricea clavata* significativement plus atteintes que l'autre versant. Encore plus frappant, dans des anfractuosités de site décimé, à l'abri du courant, on trouve des colonies de *Paramuricea clavata* absolument indemnes. On peut donc en conclure que l'exposition au courant semble augmenter la sensibilité des gorgones. Des observations de même type conduisent à la même conclusion pour les spongiaires, alors que les autres animaux atteints par cette épidémie ne montrent pas cette sensibilité au courant.

L'épidémie a débuté au mois d'août pour se terminer au mois de novembre de l'année 1999. Les limites de la propagation de la maladie sont à l'est l'île d'Elbe et à l'ouest la rade de Marseille. La propagation se fait d'est en ouest, commençant près de la surface pour s'étendre ensuite en profondeur. En Italie, des cas de nécrose anormale de gorgones ont été observés jusqu'à 65 mètres de profondeur alors qu'en France, la profondeur limite semble être 45 mètres.

En tout, 28 espèces de 5 ordres différents d'invertébrés du macrobenthos ont présenté une mortalité importante entre août et novembre 1999. Tous les animaux atteints sont des invertébrés sessiles et filtreurs, susceptibles d'avoir un rôle majeur dans les réseaux trophiques, ce qui pourrait nous donner une piste d'explication de cette épidémie. Ils présentent également comme facteurs d'aggravation une dynamique très lente avec un taux de croissance, de dispersion larvaire et de recrutement très faibles comme cela a été étudié pour *Paramuricea clavata*.

On constate de très nombreuses variations de l'atteinte selon la zone géographique, la profondeur et entre les colonies d'un même site.

La maladie se traduit par la mort du coenenchyme, plus ou moins étendu, suivie par une surinfection et le parasitisme du squelette corné dénudé.

III. Les différentes causes connues de mortalité massive des anthozoaires

III.1. Pollution

Lors d'une campagne d'observation des fonds de 80 à 200 m de profondeur au large des côtes provençales en 1986-1987, une importante mortalité des gorgones et du corail rouge est mise en évidence [32]. Les auteurs considèrent la mortalité comme inhabituelle lorsque le pourcentage de colonies vivantes est inférieur à 90%.

Exposition	Corail rouge		Gorgones	
	% de colonies vivantes	Nombre de sites étudiés	% de colonies vivantes	Nombre de sites étudiés
Ouest	86.5%	17	91%	16
Est	52.8%	16	62%	11
Sud	74.4%	35	90%	30

Tableau 9 : Pourcentage moyen de colonies vivantes selon les différentes expositions au courant.

La mortalité apparaît anormale pour 73% des sites de corail rouge, surtout pour les sites exposés Est, avec pourtant des colonies absolument indemnes à l'abri des courants dans des renforcements. Les gorgones présentent des taux de mortalité anormale dans 74% des sites, avec également une sensibilité, bien que moins forte, des expositions Est.

Au vu de la concrétion des squelettes, les auteurs estiment la mortalité ancienne de 1 à 4 ans. Ils suggèrent comme cause de ces mortalités une pollution des eaux profondes transportée par le courant Ligure, ce qui expliquerait l'orientation des sites les plus atteints, la survie des colonies à l'abri du courant et le fait qu'elle est d'autant plus importante que l'on se rapproche de la frontière italienne.

Cette hypothèse fut confirmée par l'analyse ultérieure de prélèvements de l'éponge *Reiera plana* [1]. La recherche de polluant fut effectuée et révéla un plus fort taux de contamination par les métaux lourds et les PCB sur le versant Est, exposé au courant Ligure.

III.2. Infections

III.2.1. Infection mycosique

Les conséquences des épidémies de mortalité massive de gorgonaires aux Caraïbes sont observées depuis plus de 20 ans. Les premiers cas décrits se situent à Trinidad en novembre 1981 sur *Gorgonia ventalina*. Puis l'affection se développe au Costa Rica (1982), au Panama (1982-1983), en Colombie (1986-1987) et enfin en Jamaïque (1990). Les premières études faites à Santa Marta, Colombie, révèlent en 1992 que 90 hectares de surface rocheuse, par ailleurs très riche en biocénose, ont vu disparaître 99% des colonies de *Gorgonia ventalina* et la majorité des colonies de *Gorgonia flabellum*. La rapidité de la mortalité et surtout l'exclusivité aux seules *Gorgonia spp.*, appelées communément éventails de mer, suggèrent l'action d'un agent pathogène spécifique combiné avec une température anormalement élevée [13].



Photo 14 : Colonie typique de *Gorgonia ventalina* des British Virgin Islands.

Il faudra attendre 1996 et G. Smith et son équipe pour avoir confirmation de l'origine infectieuse de l'épidémie [35]. En examinant les tissus des éventails de mer affectés, ils décrivent une récession du coenenchyme exposant ainsi le squelette axial. Ce squelette est colonisé par une cyanobactérie similaire à *Phormidium corallyticum*, organisme responsable de la maladie des bandes noires du corail dur tropical. Bien que cette colonisation soit extensive, elle apparaît secondaire à l'atteinte par un champignon des tissus vivants grâce à l'observation, à la jonction tissu sain - tissu mort, de la présence de très nombreux hyphes, c'est-à-dire de filaments de champignon, enfoncés dans les tissus sains.

Ils comparent alors la totalité des champignons et bactéries isolés à partir des tissus de chaque site de prélèvement. Seul un type de champignon est présent dans tous les tissus malades et absent des tissus sains. Les observations au microscope identifient un champignon du genre *Aspergillus*.

Ils inoculent alors ce champignon, après isolation, à *Gorgonia ventalina* en aquarium. Après 3 jours, la zone inoculée montre les symptômes de la maladie. L'observation au microscope démontre la présence de très nombreux hyphes en croissance. Pour identification, ils comparent la séquence d'ARN du nucléotide ribosomal 18S et démontrent ainsi qu'il s'agit d'*Aspergillus sydowii*.

Pourtant *Aspergillus sydowii* est un champignon saprophyte, commun et cosmopolite que l'on retrouve des terres glacées d'Alaska aux sols tropicaux, la contamination marine ayant pu se faire par les sédiments de terre suite à la déforestation côtière importante dans les îles Caraïbes. *Aspergillus sydowii* n'est pas connu pour déclencher des maladies aux plantes et animaux terrestres, mais certaines espèces d'*Aspergillus* sont des agents pathogènes opportunistes d'animaux ayant un déficit immunitaire.

En comparant diverses sources d'*Aspergillus sydowii* terrestre et marin, ils démontrent l'absence de virulence des souches terrestres et une variation de 1.1% du génome entre les souches terrestres et marines. Cette variation pourrait permettre la sécrétion d'une mycotoxine ou d'un métabolite secondaire [14].

L'épidémie des éventails de mer des Caraïbes est donc causée par une infection mycosique d'*Aspergillus sydowii* dont la virulence serait due à un facteur pathogène spécifique des souches marines, sans exclure un opportunisme suite à un stress de pollution ou d'autres pathogènes ou encore des facteurs environnementaux, notamment une élévation de la température.

III.2.2. Infection bactérienne

Oculina patagonica est un cnidaire symbiotique, de la sous-classe des hexacoralliaires, observé en Méditerranée pour la première fois en 1966 suite à une introduction probablement d'Amérique du Sud. Les populations très nombreuses le long des côtes israéliennes de 1 à 50 mètres de profondeur ont montré à l'été 1993 un processus de blanchiment des colonies situées entre 1 et 6 mètres de profondeur. Ce blanchiment se poursuit dès lors avec une augmentation rapide du nombre de cas entre mai et septembre, suivant la température de l'eau montant jusqu'à 29°C.

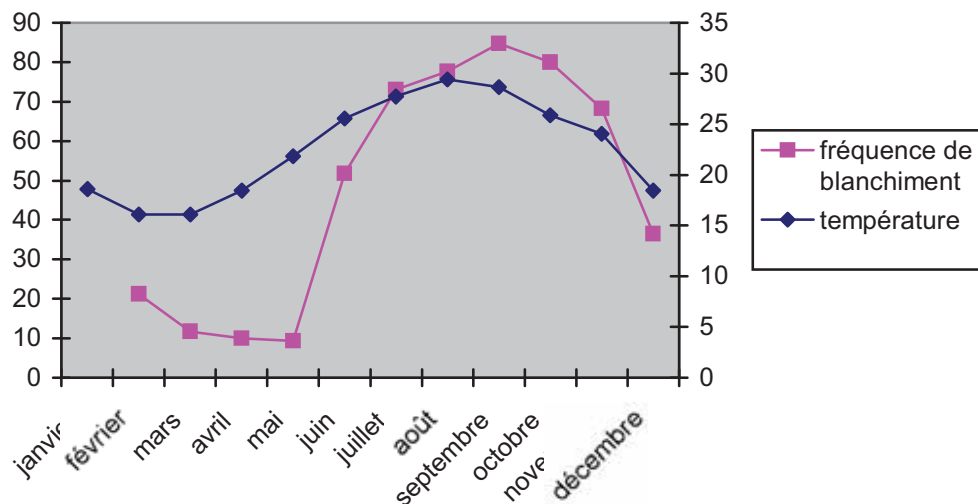


Figure 18 : Fréquence de blanchiment d'*Oculina patagonica* de méditerranée entre 1994 et 1996 en fonction de la température mensuelle de la mer.

La piste infectieuse a été explorée dès 1995 par l'équipe de A. Kushmaro avec le prélèvement de colonies blanchies et non blanchies d'*Oculina patagonica* [20]. La mise en présence dans un même aquarium à 25°C de colonies saines et malades entraîne la contamination des colonies saines en 20 jours, ce qui renforce la piste infectieuse. L'équipe isole alors diverses souches bactériennes, la seule souche présente sur toutes les colonies malades et absente des colonies saines est nommée AK-1. Cette souche qui a la capacité de déclencher la maladie, est un gram -, flagellée et caractérisée du genre *Vibrion* [2].

Culture sur milieu Marin	Colonie couleur crème, diamètre de 5 mm après 3 jours.	
Culture sur milieu TCBS	Colonie jaune, diamètre de 5 mm après 3 jours	
Morphologie cellulaire	Bâtonnet, 1,1 * 0,5 μ	
Gram	Négatif	
Mobilité	Présente par flagelles	
Croissance sur milieu Vibriostatique 0129	Négative	
Croissance avec concentration de NaCl de 2 à 4%	Positive	
Tests biochimiques	Production d'indole	-
	Transformation de nitrate en nitrite	+
	Acidification d'un milieu gélose	+
	Dihydrolase d'arginine	+
	Oxydase	+
	Hydrolase d'esculine	+
	Gélatinase	-
	β -galactoside	+
	Sensibilité antibiotique	Ampicilline, érythromycine, pénicilline G, tétracycline, kanamycine et streptomycine.

Tableau 10 : Caractéristiques de Vibrion AK-1.

L'équipe démontre ensuite l'importance de la température de l'eau pour la virulence du Vibrion AK-1 [21]. Ainsi, l'inoculation du Vibrion AK-1 cause un blanchiment à *Oculina patagonica* rapide à 29°C (nécrose à 92% en 22 jours), plus lent et incomplet entre 20 et 25°C et absent à 16°C.

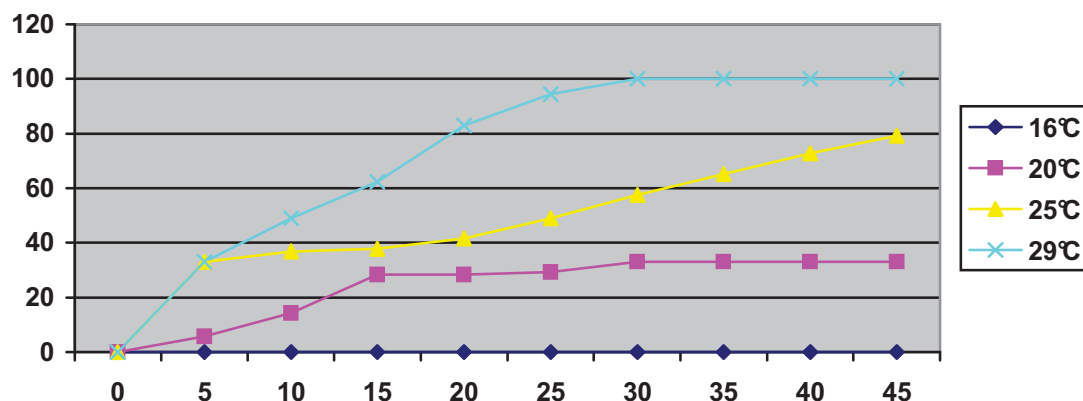


Figure 19 : Pourcentage de colonies d' *Oculina patagonica* blanchies après inoculation de Vibrion AK-1 à différentes températures.

Pourtant, la bactérie a un taux de croissance rapide à 16°C, doublement de la population bactérienne en 2 heures, ce qui indiquerait que la croissance n'est pas le facteur critique d'infection en hiver.

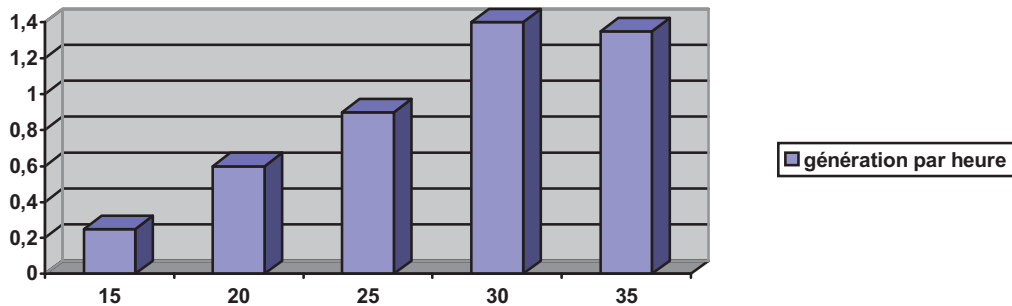


Figure 20 : Multiplication de Vibron AK-1 en fonction de la température d'eau de mer.

Par contre, il est impossible d'identifier Vibron AK-1 durant l'hiver. On peut donc supposer que Vibron AK-1 entre dans un état viable mais non cultivable lorsque la température est basse, comme cela fut déjà démontré pour de nombreux vibrions marins par Olivier [28].

Toren et son équipe [37] ont démontré que le pathogène Vibron AK-1 adhère au corail *Oculina patagonica* d'une manière spécifique. L'adhésion est bloquée par du D-galactose et par une très faible concentration de β -D-méthylgalactopyranoside. De même, l'adhésion ne se produit pas lorsque le Vibron AK-1 a été cultivé à 16°C sur des coraux maintenus à 16° ou à 25°C. Par contre, l'adhésion se produit lorsque Vibron AK-1 est cultivé à 25°C sur des coraux à 16° et à 25°C. Ainsi, l'adhésine de Vibron AK-1, dont la synthèse est thermorégulée, reconnaît la présence de résidu de β -D-méthylgalactopyranoside sur la surface du corail.

Les colonies *Oculina patagonica* subissent un blanchiment provoqué par une bactérie du genre Vibron dont le facteur de virulence est la synthèse d'une adhésine dépendant de température élevée. De nombreux cas d'infections bactériennes sont rapportés chez les coraux durs des régions tropicales avec toujours un facteurs déclenchant : la température. Ainsi *Phormidium corallyticum*, cyanobactérie qui déclenche la maladie des bandes noires des coraux exposés à un température supérieure à 28°C [11] ou la bactérie du genre *Sphingomonas* pour les coraux de Floride [31].

III.3. Température

III.3.1. Action directe de la température

Depuis ces 20 dernières années, les récifs coralliens ont été affectés par un phénomène de mortalité massive connu sous le nom de blanchiment des coraux, qui se traduit par l'expulsion des zooxanthelles ou par la perte des pigments photosynthétiques des zooxanthelles. Ce phénomène touche principalement les coraux durs mais également des invertébrés symbiotiques dont de nombreux gorgonaires. Or, de nombreuses études démontrent l'intervention directe de la température de l'eau de mer dans cet arrêt de symbiose. Ainsi Lesser a montré qu'une température voisinant les 31°C entraîne une augmentation des concentrations intracellulaires en radicaux oxydatifs et en peroxydes d'hydrogène [23]. Ce stress oxydatif est à l'origine du rejet des zooxanthelles. Il faut toutefois remarquer que cette expulsion des zooxanthelles est réversible si la température redescend dans les valeurs usuelles, mais durant un court laps de temps, avant que les coraux ne soient recouverts par des algues.

La température a également un effet direct même sur les gorgonaires non symbiotiques, ce qui explique la difficulté de maintenir des spécimens de *Paramuricea clavata* en aquarium. Martin et son équipe ont constaté en aquarium stérile, pour des températures supérieures à 23°C, des nécroses de 50% en 15,95 jours et des nécroses à 90% en 22,12 jours, alors que pour une température inférieure à 21°C, aucune nécrose n'est apparue en 2 semaines [25].

III.3.2. Action indirecte de la température

Près du détroit de Messine, Italie du Sud, un cas de mortalité partielle de *Paramuricea clavata* a été observé entre septembre et octobre 1993. Cette mortalité était due au recouvrement des gorgones par un mucilage épais et anoxique [27].

L'explication de cette production de mucilage fait intervenir les conditions climatiques particulières de l'été 1993 : un temps chaud et calme, sans vent ni vagues. Ce climat a conduit à l'isolement d'une masse d'eau riche en nutriments venant de la mer Ionienne, le long de la côte Calabraise, alors qu'habituellement cette eau ne fait que transiter par le détroit de Messine jusqu'à la mer Tyrrhénienne.

La température exceptionnellement haute combinée avec la présence de nutriments en grande quantité a conduit à la multiplication de microorganismes, notamment des algues bleues vertes, des diatomées et des flagellés, et donc d'une population productrice de mucilage (surtout *Tribanema marinum*). Cette explosion démographique s'est traduite dans un premier temps, début septembre, par la présence dans la colonne d'eau inférieure à 15 m d'une masse gélatineuse en suspension telle une « neige aquatique ». Cette masse gélatineuse transportée par le courant se fixe sur toutes les surfaces érigées. Mi-septembre, les gorgones sont recouvertes par des filaments gélatineux issus de l'agglutination du mucilage. On constate alors l'impossibilité des polypes à s'ouvrir et donc l'arrêt du métabolisme des gorgones. Le coenenchyme commence alors à prendre une coloration verdâtre et à nécroser.

Fin septembre, le mucilage en suspension disparaît, ne subsistent que les filaments accrochés aux gorgones qui présentent alors des zones dénudées sur son axe corné. Il faudra attendre fin octobre pour la disparition des filaments et la mesure des dégâts.

Niveaux de dénudation	Pourcentage de colonies	Hauteur moyenne des colonies
0-10%	28	23 ±14.5
11-30%	28	28 ± 14.7
31-60%	24	23.9 ± 8.6
61-100%	20	14.9 ± 4.2

Tableau 11 : Pourcentage de colonies endommagées de *Paramuricea clavata* entre 29 et 39 m de profondeur selon 4 niveaux de dénudation des axes et la hauteur moyenne des colonies.

Des animaux érigés, seules les colonies de *Paramuricea clavata*, dont la grande majorité est atteinte, montrent des zones de nécrose : plus de 5000 présentent des zones de nécrose sur une surface géographique de 1000 m².

III.4. Facteurs du milieu autres que la température

III.4.1. Orages

Des mortalités brutales de gorgonaires sont rapportées après de violents orages, notamment dans la baie de la Ciotat durant l'été 1983 [32]. En quelques jours, le corail rouge et les gorgones sont retrouvés morts sur les parois. La repousse apparaît rapidement au bout d'une année, ce qui montre que la cause de mortalité a disparu rapidement. Cette cause pourrait être une variation brutale de salinité ou une pollution aiguë transportée par les eaux de ruisselage.

III.4.2. Variations du milieu dues aux travaux d'excavation

Du 7 au 9 septembre 2000, des travaux de creusement d'une petite marina sur la côte de Blue Bay de l'île Coco, île Maurice, ont été effectués. Le 9 septembre à 15H15, une charge en particules de 27,9 g/l fut mesurée alors que la capacité d'épuration maximale des coraux durs de la baie est de 10 mg/l. Une semaine après travaux, toutes les espèces fixées, principalement les acropores tubulaires (*Acropora cythera*) et les coraux-laitues (*Pavona spp.*), se retrouvaient étouffés sous une couche de vase de près de 15 cm. De plus, l'eau analysée à la fin des travaux avait un pH nettement acide, mesuré à 6,4 ; et même une semaine après avec des valeurs comprises entre 7,6 et 7,8. Or, l'eau de mer est normalement basique avec des valeurs supérieures à 8, ce qui permet aux coraux la construction de leurs squelettes par précipitation du carbonate de calcium [24].

De telles conséquences, malheureusement moins documentées, se produisent également sur la façade Méditerranéenne suite à des travaux de création de port, de digue, ... L'exemple le plus frappant se produit dans les années 1960 avec le rejet en mer des boues de creusement des ports de la mission Racine avec une très forte mortalité des gorgones et du corail rouge sur la Côte Vermeille.

Ces différents cas de mortalité massive illustrent bien la grande sensibilité des gorgonaires au variation du milieu de vie. Une variation brutale d'un des facteurs du milieu peut provoquer la mort ou augmenter la sensibilité aux infections, aussi bien bactériennes que mycosiques. La stabilité de la température apparaît primordiale pour la vie des gorgonaires car elle apparaît souvent comme facteur déclenchant ou favorisant les vagues de mortalité massive.

IV. Modèles d'explication de l'épidémie

IV.1. Pollution transportée par le courant Ligure

Dans notre cas, le déplacement du phénomène de mortalité d'est en ouest en fonction du temps et les variations d'atteinte en fonction de l'exposition au courant suggèrent l'idée d'un transport de toxiques par le courant Liguro-Provençal.

Rappelons que, selon Béthoux et son équipe [4], le bassin Liguro-Provençal et le golfe de Gênes sont le siège d'une intense circulation cyclonique ; intéressant les eaux superficielles (0 à 200 m) et intermédiaires (200 à 600 m). Deux veines d'eau méridionales remontant de part et d'autre de la Corse effectuent leur jonction au large du Cap Corse et constituent le courant Liguro-Provençal, qui baigne la Riviera italienne et la Côte d'Azur. Ainsi sur la côte Nord du bassin, les courants intenses d'est en ouest sont limités à une bande de 20 milles vers le large et à une profondeur de 100 à 150 m, au-delà de laquelle les vitesses moyennes sont toujours inférieures à 5 cm/s. Ces courants dépassent souvent 25 cm/s dans les dix premiers mètres de la colonne d'eau, et ils sont encore de l'ordre de 10 cm/s à une profondeur de 75 m.

Ainsi si l'on suppose une atteinte par la pollution véhiculée par ce courant Ligure, cela expliquerait de nombreuses caractéristiques du phénomène :

- * les populations situées à l'est sont les premières et les plus massivement touchées, puis le courant Ligure véhicule le toxique vers l'ouest dans le temps et avec un phénomène de dilution du toxique d'où une mortalité plus faible.

- * la vitesse du courant Ligure en surface, de 20 kilomètres par jour, correspond à la vitesse de propagation des nécroses entre l'île de la Ciotat et l'île de Planier.

- * les populations situées dans les 10 premiers mètres sont également les premières et les plus touchées à cause du courant superficiel plus rapide.

- * les populations non exposées au courant Ligure seraient épargnées par le toxique, ce qui expliquerait la variation de mortalité au sein d'une même population.

La mise en évidence directe du ou des toxiques à une telle échelle se heurte à divers problèmes d'ordre technique, variations importantes dans le temps et l'espace tridimensionnel aboutissant à des valeurs non représentatives, et d'ordre financier par la complexité et la technicité des analyses. Ainsi les organismes chargés de la surveillance du milieu marin utilisent des mollusques comme biointégrateurs, c'est-à-dire comme accumulateurs des micropolluants jusqu'à l'équilibre avec le milieu. C'est le cas de l'IFREMER qui a la charge de 3 réseaux de surveillance de la qualité du milieu marin, notamment en PACA dont les sites de prélèvement, au nombre de 15, sont répartis de Menton au delta du Rhône.:

REMI : Réseau de contrôle microbiologique, recherche d'*Escherichia coli* depuis 1989.

REPHY : Réseau de surveillance du phytoplancton et des phytotoxines, recherche des genres *Dinophysis*, *Pseudonitzschia* et *Alexandrium* depuis 1984.

RNO : Evaluation des niveaux et tendances de la contamination chimique, cadmium, plomb, mercure, cuivre, zinc, organohalogénés et hydrocarbures polycycliques depuis 1974.

Les résultats sont publiés tous les ans et comparés aux années précédentes. Ainsi en 1999, pour le REMI, la contamination est qualifiée de chronique mais modérée, le REPHY a détecté des niveaux de *Dinophysis* en Camargue, de nature peu élevée et durant des périodes ne correspondant pas à notre épisode de mortalité massive, et enfin le RNO montre une décroissance globale des contaminants sur l'année et surtout aucun pic en fin d'été [19].

Ainsi, cette surveillance des qualités de l'eau littorale permet d'exclure la présence et la propagation d'un des toxiques recherchés de façon routinière mais pas celle d'un nouveau toxique. Mais pour qu'un toxique puisse atteindre une telle propagation géographique, de Gênes à Marseille, il devrait avoir une concentration initiale extrêmement élevée ce qui devrait le rendre facilement détectable hors protocole. De même, la topographie des fonds entre 20 et 40 mètres est à l'origine d'une exposition très variable à ce courant Ligure. Dans la même logique, il faut rappeler que le réchauffement estival naturellement plus précoce et plus accentué à l'est qu'à l'ouest du littoral Liguro-Provençal peut aussi mimer ce gradient d'est en ouest.

IV.2. Sensibilité à la température

La grande extension géographique des mortalités ainsi que sa présence aux extrémités de cap aussi bien qu'aux fonds des baies suggèrent une origine directe ou indirecte du climat. Romano et d'autres chercheurs ont voulu comparer les données hydrologiques et météorologiques disponibles, plus précisément dans la baie de Marseille de l'été 1999 avec les données antérieures [33].

La température moyenne de surface des mois d'août et septembre 1999 est relativement élevée et surtout très stable, respectivement $23.1 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$ et $24.1 \pm 0.5^{\circ}\text{C}$. Il existe bien évidemment des températures ponctuelles supérieures à ces valeurs : 25°C en fin d'été 1970, 1973 et 1987 voire 27°C en juillet et août 1983 durant 48 heures. Il existe même des antécédents de température moyenne de surface équivalente ou supérieure à ces valeurs, notamment juillet 1975 avec $23.7 \pm 0.4^{\circ}\text{C}$, juillet 1982 avec $24.5 \pm 2.08^{\circ}\text{C}$, juillet 1986 avec $24.2 \pm 0.87^{\circ}\text{C}$, septembre 1987 avec $24.2 \pm 0.12^{\circ}\text{C}$ et août 1997 avec $23.8 \pm 2.2^{\circ}\text{C}$. Ainsi, si l'été 1999 ne présente pas au sens strict une particularité pour les maxima de température de surface, la permanence durant de longues périodes de ces températures élevées est unique.

L'étude de la structure thermique des eaux côtières révèle également une anomalie. Ainsi, en 1997 et plus encore en 1999, la température au dessus de la thermocline est plus élevée de 23 à 25°C mais, de surcroît, la profondeur de la thermocline est beaucoup plus importante entre 30 et 40 mètres. Cette anomalie est présente dès le 20 juillet jusqu'au 14 septembre 1999, avec un retour à la normale autour de la seule date du 29 juillet.

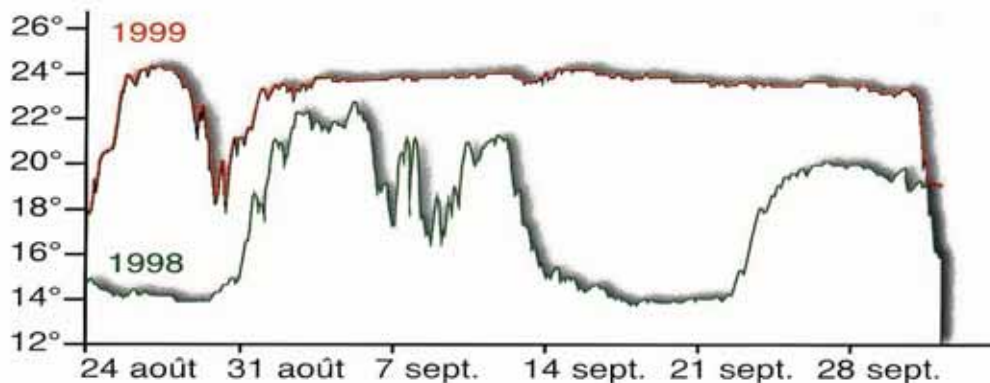


Figure 21 : Courbes de température à 24 mètres de profondeur à Carry-le-Rouet des étés 1998 et 1999.

Classiquement on trouve une structure verticale à thermocline nette de $20 - 22^{\circ}\text{C}$ entre 12 et 20 mètres de profondeur durant les mois d'été perturbés par l'établissement des vents forts de nord (mistral et tramontane) [7]. Ces vents d'installations fréquentes et relativement longues sont par leurs violences le facteur climatique majeur de la région provençale. Ces vents entraînent une baisse très sensible de la température de l'eau, due en partie à l'échange thermique mer-atmosphère mais surtout à la remontée d'eau froide plus profonde qui compense le départ d'eau superficielle, chassée vers le large par le vent [22].

Ces deux particularités de l'été 1999, température moyenne de surface et plongée persistante de la thermocline, sont expliquées par la faiblesse de ces vents du nord, vents susceptibles de modifier la structure hydrologique des eaux côtières. Ainsi durant l'été 1999, les fréquences des vents de nord-ouest supérieures à 4 m/s pendant 30 minutes sont très inférieures à celles des années précédentes.

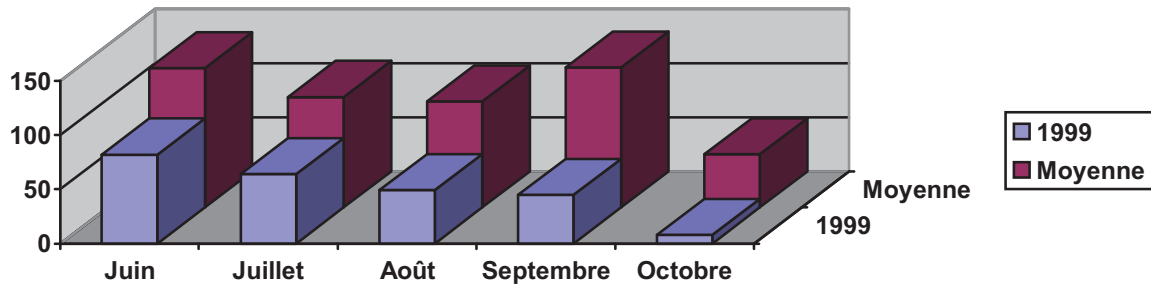


Figure 22 : Comparaison entre l'année 1999 et la moyenne de 1995 à 1998 du nombre de vents du secteur Nord supérieure à 4 m/s.

Il faut également remarquer que ces vents du nord en chassant les eaux superficielles permettent un apport d'eau profonde plus froide mais également riche en nutriments divers dont les organismes touchés par l'épidémie, filtreurs actifs ou passifs, se nourrissent.

Ainsi, il ne fait aucun doute de l'existence d'une anomalie thermique durant l'été 1999 avec une faiblesse des forts vents du nord, ce qui a conduit à une température de surface élevée, mais déjà observée sans mortalité massive, et surtout une plongée de la thermocline durant un laps de temps inhabituellement long. Peut-être faut-il une durée minimale d'exposition à un stress thermique pour faire apparaître la maladie. Pourtant la variation de l'atteinte des populations de *Paramuricea clavata* sur un même site donc soumis à la même température durant la même durée est surprenante. Certaines colonies nécrosées à 100% ne laissent qu'un squelette alors que sa voisine est peu ou pas atteinte.

IV.3. Epidémie infectieuse

Dès que la connaissance d'une mortalité massive fut connue, de nombreux chercheurs explorèrent la piste bactérienne en faisant des prélèvements de gorgones malades pour effectuer des analyses microbiologiques. Ainsi Perez et son équipe trouvèrent une flore bactérienne diverse à la fois chez les colonies de *Paramuricea clavata* malades et saines, avec cependant une quantité bactérienne 10 fois plus élevée chez *Paramuricea clavata* malade. La composition de cette flore bactérienne montre la présence de bactéries hydrolytiques (amylase, hémolysine) et surtout une forte proportion de Vibrions (40 à 65%). Or, on sait depuis Kushmaro [20], le rôle joué par des espèces de Vibrions dans le blanchiment des coraux. De plus, plusieurs espèces de Vibrions sont connus comme pathogènes aux animaux marins et sont fréquemment isolées des estuaires, d'eaux côtières et de produits de la mer, surtout durant les mois chauds de l'année [2]. L'agent de la vibriose est un court bacille incurvé, anaérobie facultatif, gram négatif, non acido-résistant, mobile grâce à un flagelle. Sa température optimale est de 26°C, mais il peut se développer de 4 à 37°C [21].

Mais l'analyse de ces résultats est limitée par notre ignorance de la flore bactérienne normale de *Paramuricea clavata* et par des prélèvements tardifs qui peuvent ne révéler que les flores bactériennes de surinfections.

Il faudra attendre avril 2001 pour des résultats plus significatifs avec Martin et son équipe qui ont étudié l'apparition des vibrions sur les colonies de *Paramuricea clavata* saines et malades et leurs capacité à déclencher des nécroses sur des colonies saines.

Ainsi, à partir de portions nécrosées récentes de *Paramuricea clavata*, les chercheurs isolèrent 33 types de Vibrions appartenant surtout à 3 espèces : *Vibrio splendidus* (35%), *Vibrio pelagius* (20%) et *Vibrio campbelli* (20%). Les autres vibrions appartenant à *Vibrio mediterranei* et *Vibrio aestuarianus*.

Les 33 types de vibrions isolés sont réduits, par analyse de groupe, à 11 types dont on teste le pouvoir pathogène à déclencher des nécroses à différentes températures. Aucun des vibrions ne déclenche, en une semaine, de nécrose à une colonie de *Paramuricea clavata* maintenue dans un aquarium à une température inférieure à 22°C. Par contre, pour des températures supérieures, 5 des 11 types ont des temps de nécrose, avec un risque d'erreur de 5%, significativement plus rapides comparés aux lots témoins. Ces 5 types sont caractérisés grâce à la galerie standardisée API20E (Bio Mérieux) et appartiennent aux espèces *Vibrio splendidus* (3 types), *Vibrio pelagius* (1 type) et *Vibrio campbelli* (1 type).

On retrouve ainsi les mêmes espèces et leurs proportions relatives lors de l'analyse quantitative et quantitative [25].

Tout comme les études des vibrions tropicaux, ces expériences montrent la capacité des vibrions méditerranéens à intervenir dans le développement et la propagation de la maladie de nécrose de *Paramuricea clavata*, ainsi que l'importance de la température pour déclencher cette maladie. Cette augmentation de la température pourrait permettre le développement des nécroses par induction de la colonisation de bactéries opportunistes et, ou par l'augmentation de la sensibilité de l'hôte.

CONCLUSION

L'hypothèse actuellement retenue par les chercheurs est une épidémie bactérienne à vibrions sur des animaux affaiblis par une anomalie thermique. Une augmentation de la température de surface et surtout la plongée de la thermocline sur une longue période a été constaté durant l'été et l'automne 1999 à cause de la faiblesse des vents forts du Nord.

On peut se poser la question de savoir pourquoi des phénomènes de réchauffement inhabituels des eaux, notamment des eaux de surface, repérables dans le passé ne semblent pas avoir eu de telles conséquences de mortalité. Une première réponse serait de dire que la surveillance et l'exploration loisir de ces fonds par des amateurs de plus en plus nombreux permettraient la détection plus aisée de ces phénomènes. Pourtant certains sites sont étudiés et surveillés par des biologistes marins de façon très précises depuis de longues années : Port-cros, Centre d'océanologie de Marseille ou de Banyuls. Peut-être faut-il alors une succession dans un court laps de temps (1997 et 1999) de 2 phénomènes similaires pour sensibiliser puis atteindre certains types d'organismes marins.

Les variations d'atteintes de colonies de *Paramuricea clavata* sur un même site ou des sites différents pourraient être expliqués par une capacité de résistance d'origine génétique. Ainsi, le stress chronique de pollution dans certains sites de la rade de Marseille aurait pu sélectionner des souches plus résistantes de *Paramuricea clavata*, ce qui expliquerait la faible mortalité de ces sites.

Enfin, ce phénomène semble s'inscrire dans un cadre plus global de réchauffement climatique avec l'augmentation des gaz à effet de serre enregistrée depuis la révolution industrielle du XIX^e siècle. Ainsi la température moyenne en méditerranée occidentale a augmenté de 0.4°C à 80 mètres de profondeur entre 1973 et 1987 [18].

Ces variations de température étant peu sensible, certains chercheurs proposent d'étudier les variations de faune et de flore.



Photo 15 : Un mérrou brun, *Epinephus marginatus*, dont les populations augmentent.

Ainsi, en Méditerranée, des espèces thermophiles ont vu leurs populations être multipliées par des facteurs de 10 voire plus. C'est le cas des algues *Dasycladus vermicularis* et *Digena simplex* ; des échinodermes *Arbacia lixula* et *Ophidiaster ophidianus* ; des poissons *Thalassoma pavo*, *Diplodus cervinus*, *Epinephus marginatus* et *Sphyraena sphyraena*. Au contraire, les espèces préférant des eaux plus tempérées ont tendance à régresser, telles que les algues brunes *Halopithys incurvus* ou les poissons *Sprattus sprattus* [12].

Ces échanges d'espèces auront des répercussions écologiques (nouveaux biotopes) et économiques (pêche industrielle). La question n'étant plus de savoir si la température globale va augmenter mais quand, dans quelle proportion et avec quelles répercussions.

BIBLIOGRAPHIE

1. **Armoux A., Harmelin J.G, Monod J.L., Romana L.A., Zibrowius H.**
Altérations des peuplements benthiques de roches profondes en Méditerranée nord-occidentale : quelques aspects biologiques et molysmologiques.
C.R.Acad.Sci.,Paris, 1992, **314**, 219-325.
2. **Bauer R.**
Maladies des poissons d'aquarium.
Paris: Edition Maloine, 1992. 236p.
3. **Berenguier A.**
Contribution à l'étude des octocorallaires de Méditerranée Occidentale.Rec.
Trav. Sta. Mar. Endoume, 1954, **12**, 7, 53-96.
4. **Béthoux J.P., Prieur L., Nyffeler F.**
Utilisation de moyennes hydrologiques pour le calcul des flux d'eau dans le bassin liguro-provençal.
Rapp. Comm. inter. Mer Médit., 1981, **27**, 6, 193-196.
5. **Carpine C.**
Contribution à la connaissance des gorgones holaxonia de Méditerranée occidentale.
Bull. Inst. Océanogr. Monaco, 1963, **60**, 1270, 15-18.
6. **Carpine C., Grasshoff M.**
Les Gorgonaires de la Méditerranée.
Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco, 1975, **1430**, 71, 137pp
7. **Castelbon C.**
Etude de la circulation des masses d'eau dans le golfe de Marseille.
Thétys, 1972, **4**, 2, 269-312.
8. **Coma R., Gili J.P., Zabala M., Riera T.**
Feeding and prey capture cycles in the aposymbiotic gorgonian *Paramuricea clavata*.
Marine Ecology Progress Series, 1994, **115**, 257-270.
9. **Coma R., Ribes M., Zabala M., Gili J.P.**
Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*.
Marine Ecology Progress Series, 1995, **117**, 173-183.

10. Coma R., Zabala M., Gili J.P.

Sexual reproductive effort in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*.
Marine Ecology Progress Series, 1995, **117**, 185-192.

11. Edmunds P.J.

Extent and effect of black-band disease on a Caribbean reef.
Coral Reef, 1991, **10**, 161-165.

**12. Francour P., Boudouresque C.F., Harmelin J.G., Harmelin-Vivien M.L.,
Quignard J.P.**

Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators.
Marine Pollution Bulletin, 1994, **28**, 9, 523-526.

13. Garzon-Ferreira J., Zea S.

A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (cnidaria: gorgoniidae) in the santa marta area,
Caribbean coast of Columbia.
Bulletin of Marine Science, 1992, **50**, 522-526.

14. Geiser D., Taylor J.

Cause of sea fan death in the West Indies.
Nature, 1998, volume **394**, 137-138.

15. Ghisotti A., Mojetta A.

Flore et faune de méditerranée 2^o édition.
Paris: Editions Solar, 1996. 317 p.

16. Gili J.P., Murillo J., Ros J.

The distribution pattern of benthic Cnidarians in the Western Mediterranean.
Scientia. Mar., 1989, **53**, 19-35.

17. Gillet A.

Elles se reproduisent.
Subaqua, 2003, **188**, 14.

18. Hughes L.

Biological consequences of global warming: is the signal already apparent?
Tree, 2000, **15**, 2, 56-61.

19. IFREMER (page consultée le 3 novembre 2003)

Résultats de la surveillance de la qualité du milieu marin littoral, région Provence-Alpes-Côte
d'Azur, édition 2000 et 2001. Adresse URL : <http://www.ifremer.fr/envlit/region/reg10paca/>

- 20. Kushmaro A., Rosenberg E., Fine M., Loya Y.**
Bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio AK-1*.
Marine ecology progress series, 1997, **147**, 159-165.
- 21. Kushmaro A., Rosenberg E., Fine M., Loya Y.**
Effect of temperature on bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio AK-1*.
Marine ecology progress series, 1998, **171**, 131-137.
- 22. Le Vourch J., Millot C., Castagné N., Le Borgne P., Olry J.P.**
Atlas des fronts thermiques en mer Méditerranée d'après l'imagerie satellitaire.
Mémoires de l'institut océanographique, 1992, **16**, 146 pp.
- 23. Lesser M.P.**
Elevated temperatures and ultraviolet cause oxydative stress and inhibit photosynthesis in symbiotic dinoflagellates.
Limnol.Oceanogr., 1996, **41**, 2, 271-283.
- 24. Louisy P.**
Chauchemar à Blue Bay.
Bio sous-marine, 2001, **5**, 20-24.
- 25. Martin Y., Bonnefont J.L., Chancerelle L.**
Gorgonians mass mortality during 1999 late summer in French Mediterranean coastal waters: the bacterial hypothesis.
Water research, 2002, **36-3**, 779-782.
- 26. Martin-Razi P.**
A la découverte de la vie sous-marine.
Marseille : Edition Spot, 2003. 144p.
- 27. Misti M., Ceccherelli V.U.**
Damage and partial mortality in the gorgonian *Paramuricea clavata* in the stait of Messina (Tyrrhenian Sea).
Marine Life, 1995, volume **5**, 43-49.
- 28. Olivier J.**
Recurrent seasonal bleaching and mortality of corals on the Great Barrier Reef.
Proc.5° Int. Coral Reef Symp., 1985, **4**, 201-206.

29. Perez T., Garrabou J., Sartoretto S., Harmelin J.G., Francour P., Vacelet J.

Mortalité massive d'invertébrés marins: un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale.

C.R.Acad.Sci.,Paris,Sci.Vie/Life Sci., 2000, **323**, 853-865.

30. Ribes M., Coma R., Gili J.P.

Heterogeneous feeding in benthic suspension feeders : the natural diet and grazing rate of the temperate gogonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria: Octocorallia) over a year cycle.

Marine Ecology Progress Series, 1999, **183**, 125-137.

31. Richardson L.L., Goldberg W.M., Kuta K.G., Aronson R.B., Smith G.W., Halas J.C., Feingold J.S., Miller S.L.

Florida's mystery coral-killer identified.

Nature, 1998, volume **392**, 557-558.

32. Rivoire G.

Mortalité du corail et des gorgones en profondeur au large des cotes provençales.

In: Boudouresque C.F., Avon M., Gravez V.

Les espèces marines à protéger en Méditerranée.

France: GIS Posidonies publ., 1991, 53-59.

33. Romano J.C., Bensoussan N., Younes A.N.W., Arlhac D.

Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés?

Life sciences, 2000, **323**, 415-427.

34. Sartoretto S.

Mortalité massive de gorgones en Méditerranée.

Océanorama, 2001, **31**, 35-41.

35. Smith Garriet W., Ives L., Nagelkerken I., Ritchie K.

Caribbean sea-fan mortalities.

Nature, 1996, volume **383**, 487.

36. Theodor J.

Ecologie et comportement de la planula.

In : contribution à l'étude des gorgones VII

Vie milieu, 1967, **18**, 291-301.

37. Toren A., Landau L., Kushmaro A., Loya Y., Rosenberg E.

Effect of temperature on the adhesion of *Vibrio* AK-1 to *Oculina patagonica* and coral bleaching.

Appl. Environ. Microbiol., 1998, **64**, 1379-1384.

38. True M.A.

Etude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrat rocheux dans la région marseillaise.

Bulletin de l'Institut Océanographique de Monaco, 1970, **1401**, 69, 48 pp

39. Vayssiere A.

Atlas d'anatomie comparée des invertébrés.

Paris, 1920.

40. Weinberg S.

Découvrir la Méditerranée.

Paris: Edition Nathan, 1992,1993. 351 p.

41. Weinberg S.

Découvrir l'Atlantique, la Manche et la mer du Nord.

Paris : Edition Nathan, 1994 ,1995. 383p.

42. Weinberg S.

Autecology of shallow-water Octocorallia from Mediterranean rocky substrata. 1.The Banyuls area.

Bijdr. Dierk., 1979, **49**, 1 , 1-15.

43. Weinberg S.

The light-dependant behaviour of planula larvae of *Eunicella singularis* and *Corallium rubrum* and its implication for octocorallian ecology.

Bijdr. Dierk , 1979, **49**, 1, 16-30.

44. Weinberg S.

Transplantation experiments with Mediterranean gorgonians.

Bijdr. Dierk., 1979, **49**, 1, 31-41.

45. Weinberg S.

Autecology of shallow-water Octocorallia from Mediterranean rocky substrata. 2. Marseille, Cote d'azur and Corsica.

In: Ecology and taxonomy of the shallow-water octocorallia of the Mediterranean rocky benthos. Academisch proefschrift, Amsterdam, 1979, 26p.

46. Weinberg S.

Faut-il protéger les gorgones en Méditerranée?

In: Boudouresque C.F., Avon M., Gravez V.

Les espèces marines a protéger en Méditerranée.

France: GIS Posidonies publ., 1991, 47-52.

47. Weinberg S., Weinberg F.

The life cycle of a Gorgonian : *Eunicella singularis* (Esper , 1794).
Bijdr. Dierk., 1979, **48**, 2, 127-140.

48. Yung E.

Traité de zoologie des animaux invertébrés.
Suisse: Editions Atar, 1920, 483p.

ANNEXES

Résultats REMI

Site 38 - Delta du Rhône et Fos / Site 40 - Toulon à St Raphaël

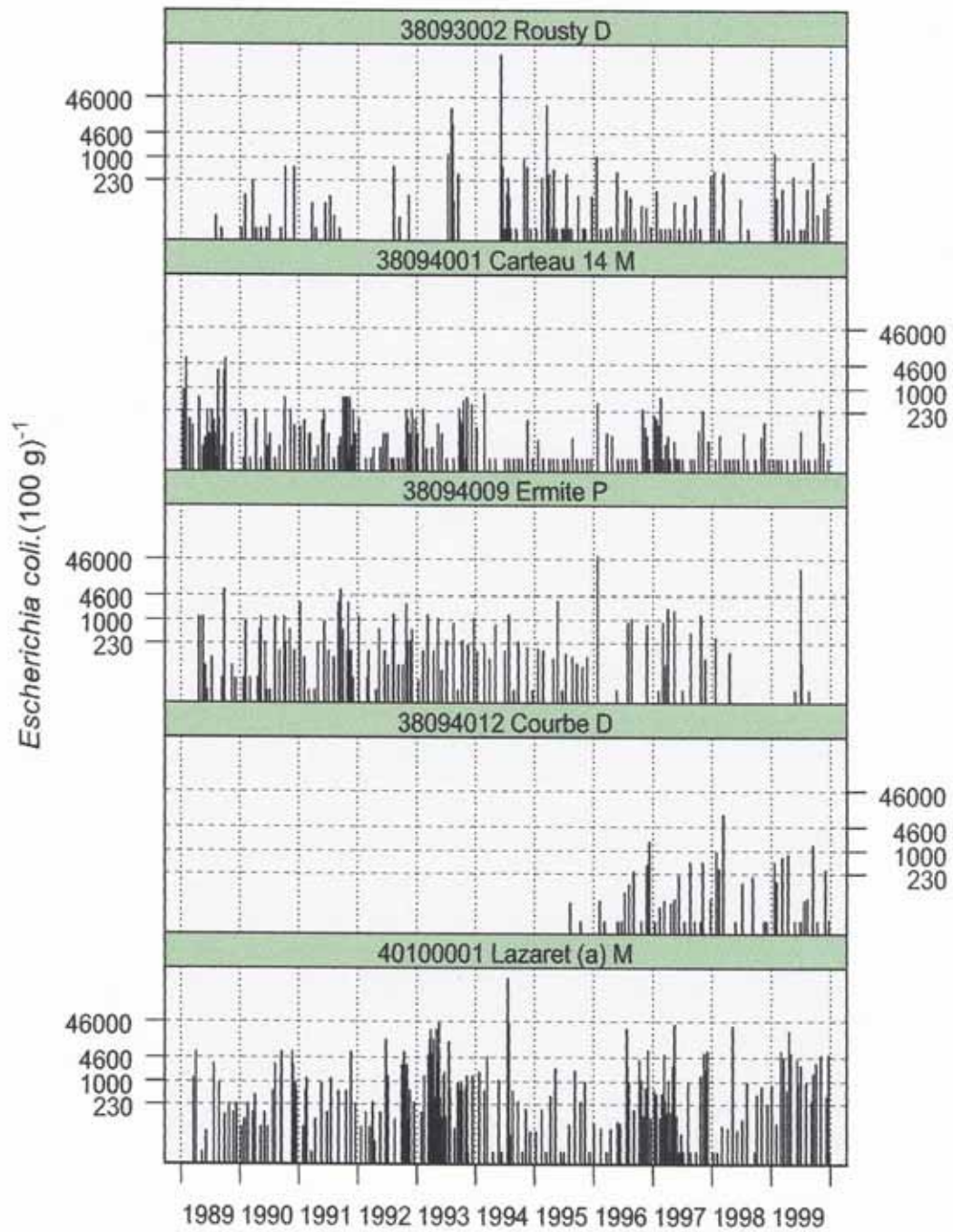


Figure 23 : Résultats IFEMER du réseau REMI 1999.

Résultats REPHY 1999 - *Dinophysis*

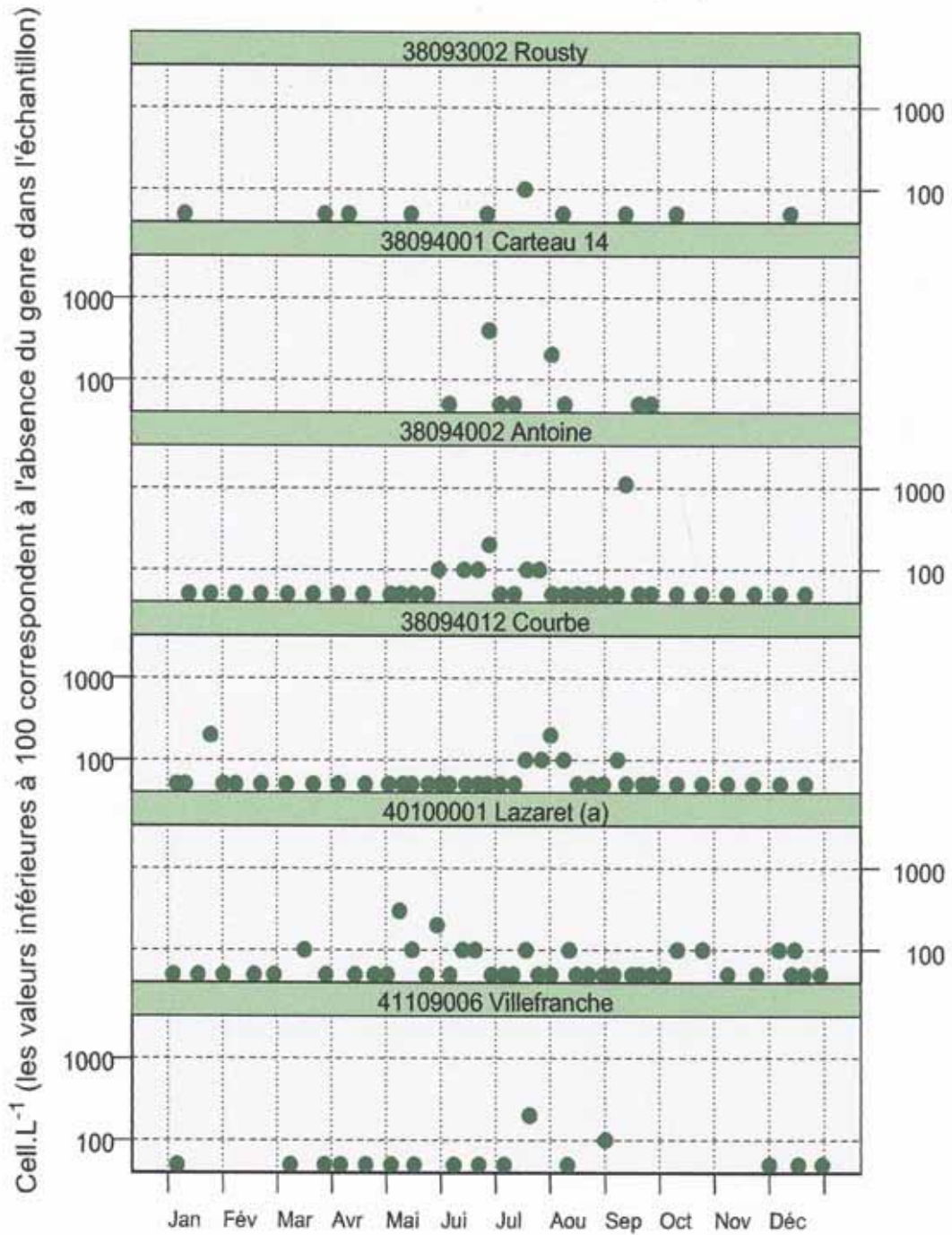


Figure 24 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour *Dinophysis*.

Résultats REPHY 1999 - *Alexandrium*

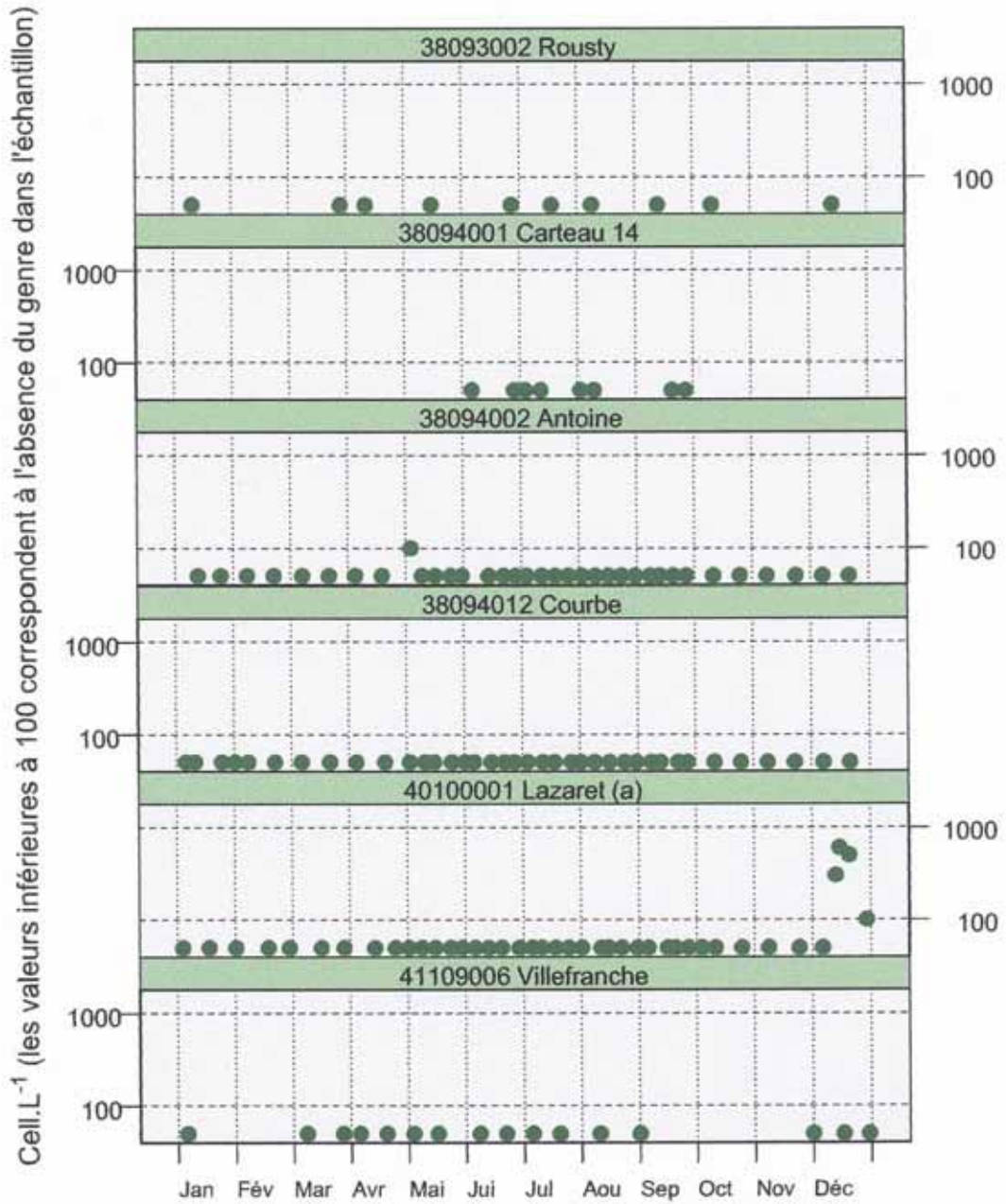


Figure 25 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour *Alexandrium*.

Résultats REPHY 1999 - DSP

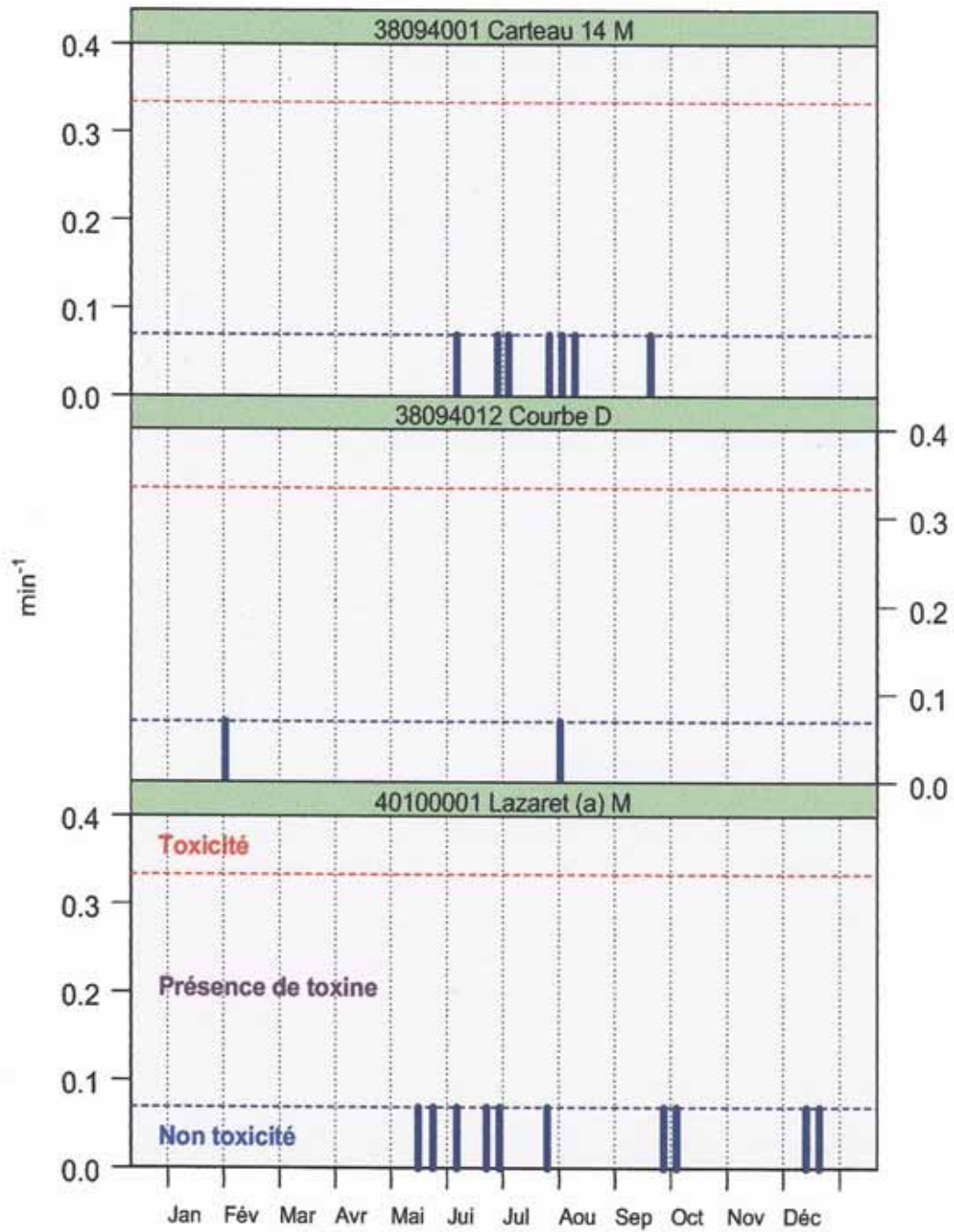


Figure 26 : Résultats IFREMER du réseau REPHY 1999 pour DSP.

Résultats RNO Cadmium

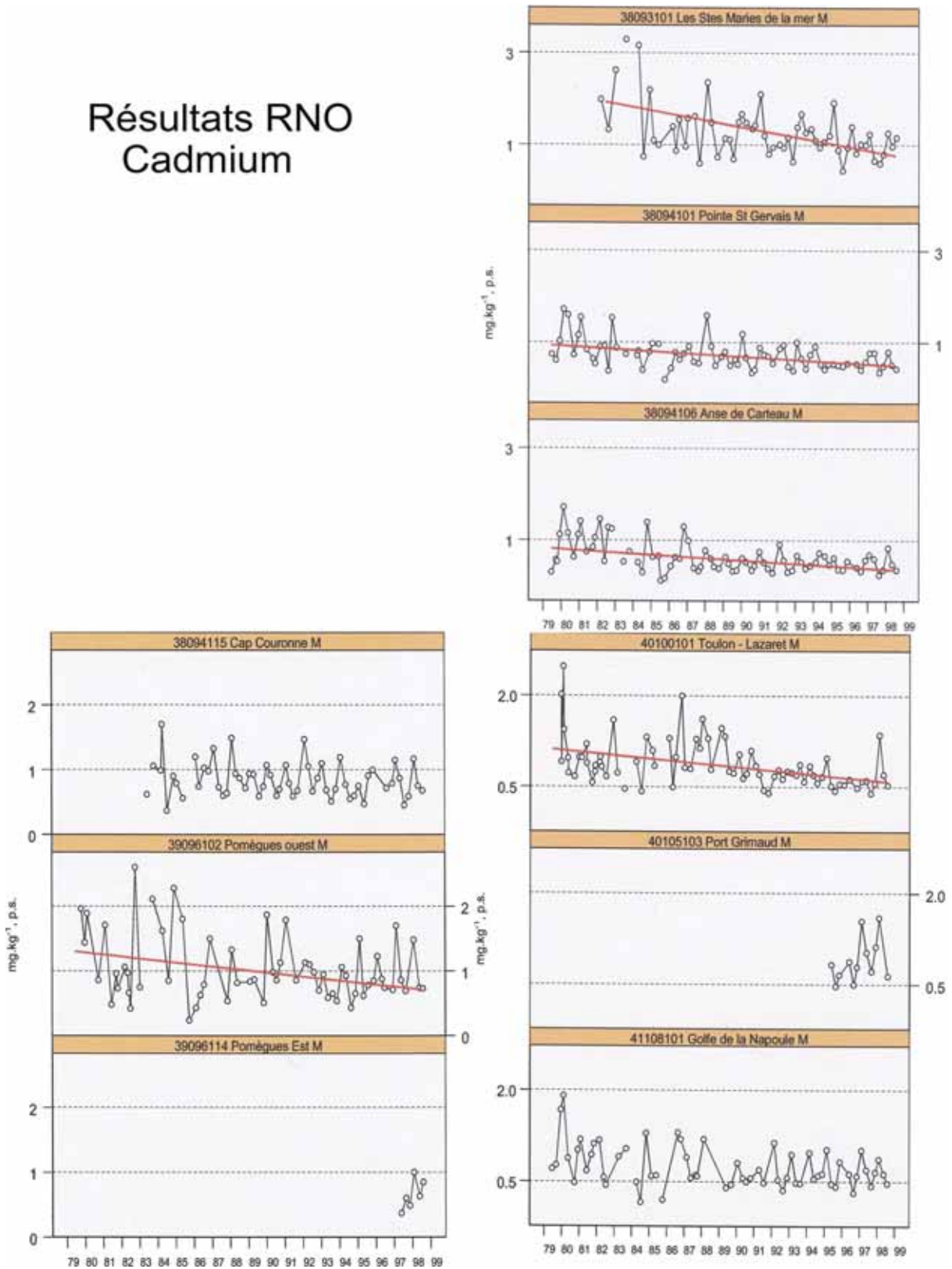


Figure 27 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Cadmium.

Résultats RNO Plomb

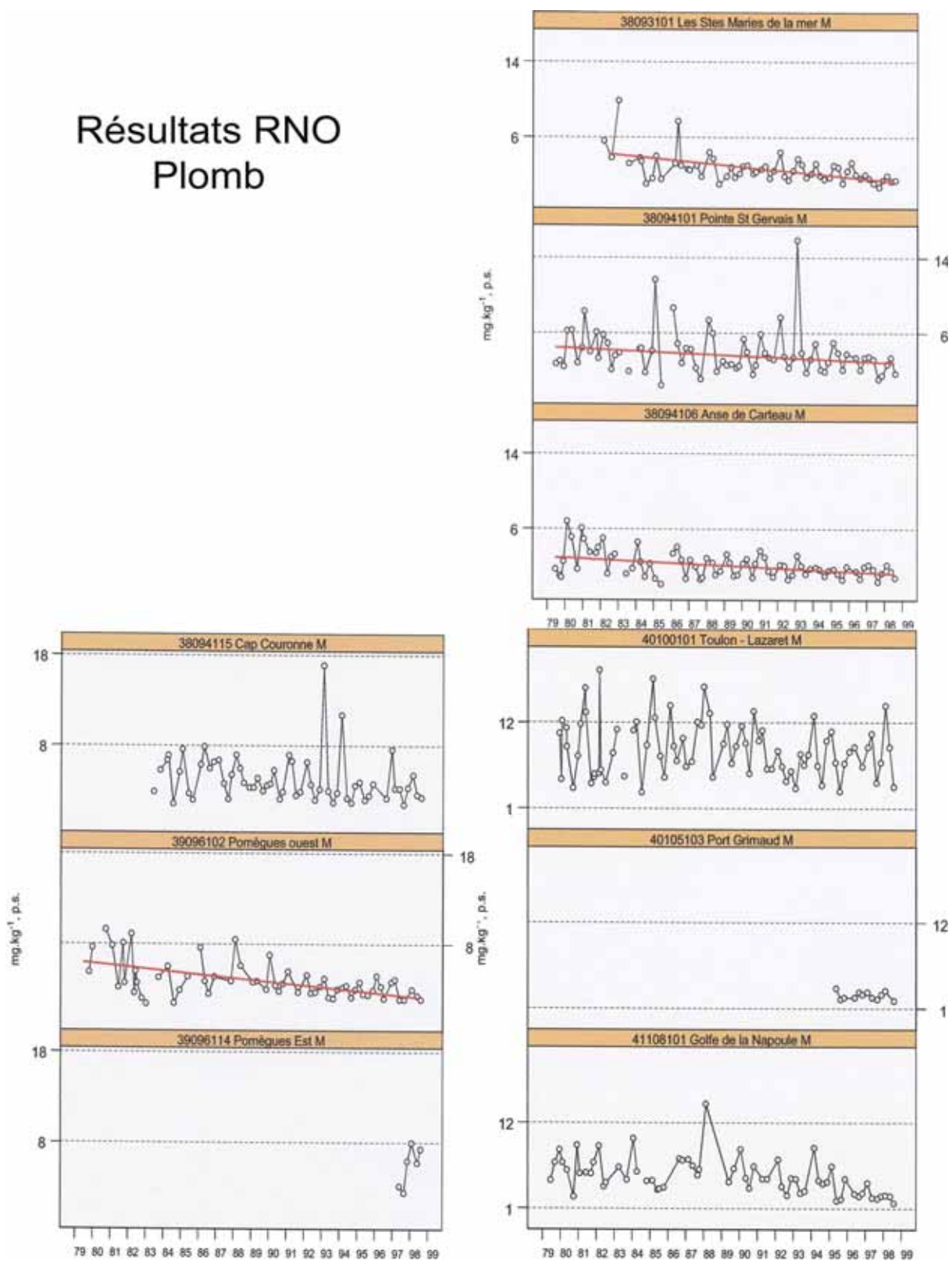


Figure 28 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Plomb.

Résultats RNO Cuivre

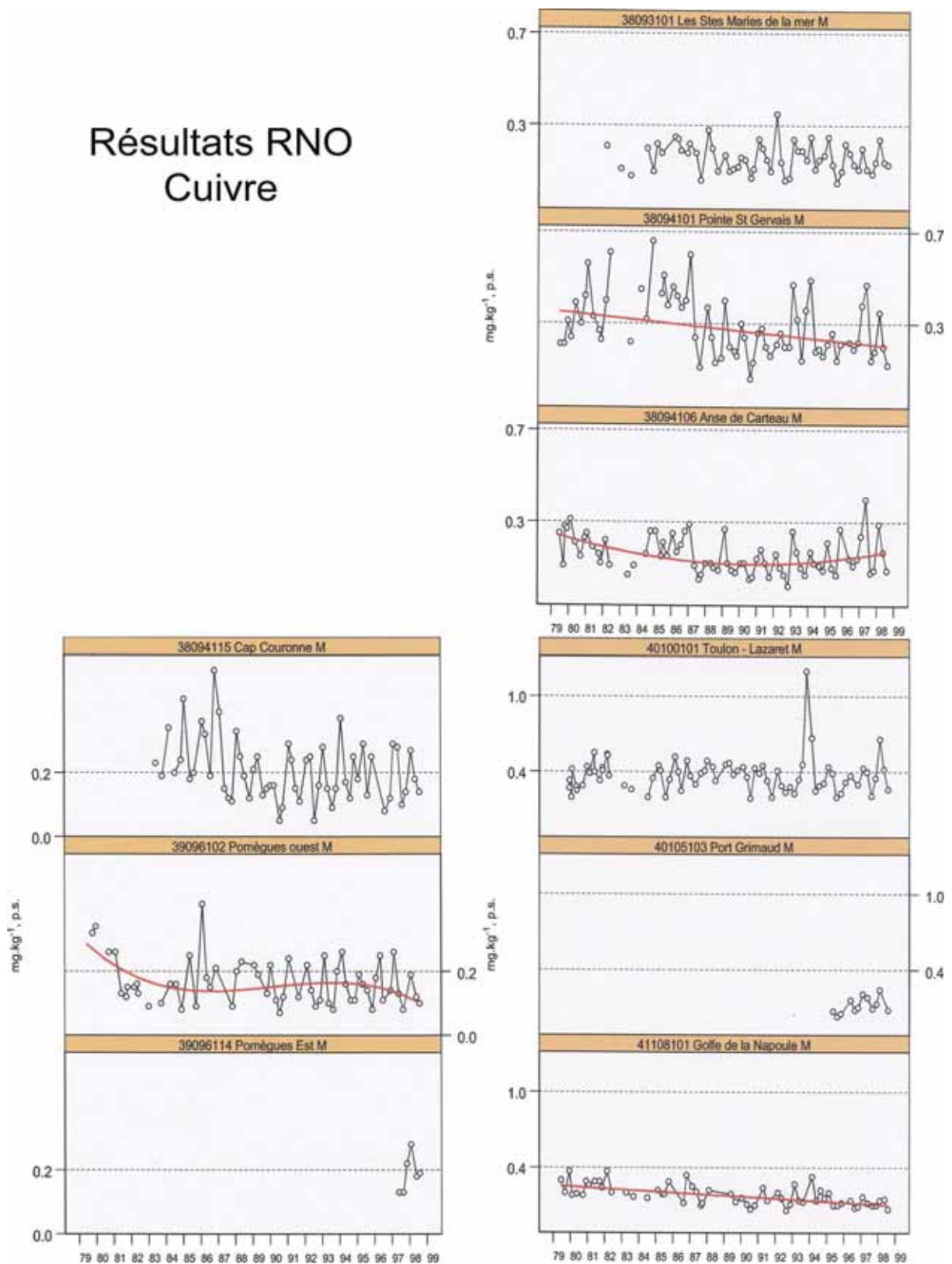


Figure 29 : Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Cuivre.

Résultats RNO Zinc

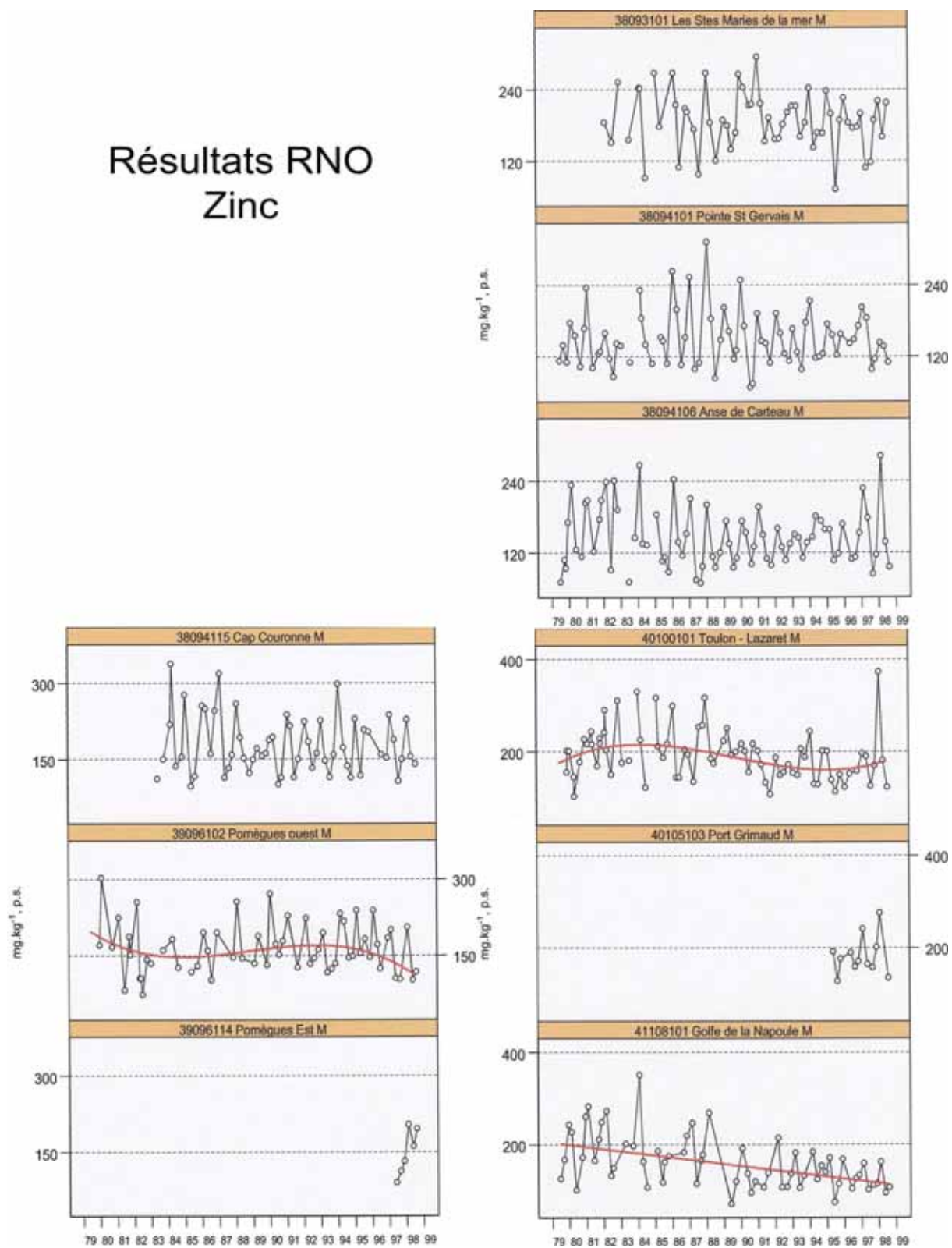


Figure 30: Résultats IFREMER du réseau RNO 1999 pour le Zinc.