

06 JUIN 2023



*Etat des connaissances sur la biologie du corail rouge
(Corallium rubrum) et sa conservation en France*

Rapport dans le cadre de l'étude de la CGPM 2019-2022 sur la gestion des stocks du corail rouge
en Méditerranée

OLIVIER SACCHI
ASSOCIATION LES RESSOURCES SOUS MARINES

Je remercie Didier Aurelle, Lorenzo Branmanti et Jean Baptiste Ledoux, pour la pertinence de leurs commentaires et de leurs relectures de ce document.

Etat des connaissances sur la biologie du corail rouge (*Corallium rubrum*) et sa conservation en France

Auteur : Olivier Sacchi

Pour citer ce rapport : Sacchi O, 2023. Etat des connaissances sur la biologie du corail rouge (*Corallium rubrum*) et sa conservation en France » Rapport. Les Ressources Sous-marines, 40 pp.

Table des matières

I. Introduction.....	1
II. Taxonomie.....	2
III. Distribution et habitat.....	2
Globale.....	2
En France.....	3
Ecosystème.....	5
IV. Principales caractéristiques de la biologie et de la physiologie du corail rouge.....	7
Anatomie.....	7
Croissance.....	9
Alimentation.....	11
Reproduction.....	12
Durée de vie et mortalité naturelle.....	15
V. Structure et dynamiques des populations de corail rouge.....	17
Recrutement.....	17
Génétique des populations.....	17
Densité et hauteur des colonies.....	21
VI. Conservation.....	24
Principales menaces et agressions.....	24
Statut juridique.....	26
Législation.....	26
Mesures de conservation.....	27
VII. Conclusion.....	31
VIII. Bibliographie.....	32

I. Introduction

Le corail rouge *Corallium rubrum* est une espèce fixée (dite sessile), filtreuse, remarquable par la couleur rouge de son squelette utilisé pour la bijouterie depuis l'Antiquité (Faget and Vielzeuf, 2018).

Cette espèce, considérée comme surexploitée, est classée dans l'annexe II de la convention de Berne et à l'annexe III de la convention de Barcelone. Elle est aussi classée par l'Union International pour la Conservation de la Nature (UICN) en danger d'extinction (EN) (Otero et al., 2017).

Une gestion efficace des stocks nécessite des informations les plus complètes possible sur les populations de cette espèce, notamment sur les colonies des eaux profondes sans lesquelles il est compliqué d'estimer l'état de conservation de cette espèce et donc de réguler la pêche. Le programme de recherche Commission Générale des Pêches pour la Méditerranée (CGPM) (2019 -2022) a pour but le recueil d'informations indispensables afin d'assurer un niveau standardisé et suffisant de connaissances sur les populations de corail rouge exploitées en Méditerranée, cela afin de promouvoir à terme la mise en place de mesures de gestion efficaces.

Ce programme comprend cinq phases : WP1 — (« collecte de données dépendante/indépendante de la pêche »), WP2 (« études biologiques et écologiques »), WP3 (« Évaluation des stocks et protocoles de rétablissement »), WP4, « socio-économique », WP5 (« étude pilote sur les mécanismes de traçabilité et de certification »). La première phase, planifiée pour être exécutée de 2020 à 2022, a pour objet principal de connaître l'état des populations de corail rouge et de leur exploitation.

Dans le cadre de cette première phase, l'association Les Ressources Sous-marines (LRS), partenaire du consortium de recherche qui a été constitué, sous la tutelle de la DPMA point focal pour la France, a été chargée de réaliser d'une part un état de la réglementation française de la pêche du corail rouge en plongée et d'autre part d'une analyse bibliographique de l'état de l'exploitation du corail rouge dans les eaux françaises de Méditerranée (conformément à la sous-action A 1.1 du programme CGPM).

Ce document, qui s'appuie en partie sur la synthèse réalisée pour la FAO (Cannas, 2019) vise à faire le point des connaissances sur la biologie, l'état et l'exploitation du corail rouge dans les eaux françaises et des travaux réalisés jusqu'à ce jour dans ce domaine.

Le rapport présenté ici fait suite aux précédents livrables rédigés par LRS dans le cadre du programme de la CGPM sur l'état des zones exploitées françaises.

II. Taxonomie

Selon McFadden et al. (McFadden et al., 2022) la famille des Coralliidae comprend 13 genres dont le genre *Corallium* (Tab.1) :

Tableau 1 : classification phylogénétique de *Corallium rubrum* d'après l'étude de Mc Fadden, 2022

Phylum	Cnidaire Hastchek, 1888
Classe	Octocoralliaire
Ordre	<i>Scleralcyonacea</i> , Alcyonaire Lamouroux 1816
Famille	<i>Corallidae</i> Lamouroux 1812
Genre	<i>Corallium</i> Cuvier 1798
Espèce	<i>Corallium rubrum</i> Linnaeus 1758

III. Distribution et habitat

Globale

Corallium rubrum est une espèce sciaphile endémique de la Méditerranée, concentrée principalement autour des bassins central et occidental et des côtes atlantiques voisines.

Elle se fixe sur des fonds de 5 à 1000 m, bien que plus communément entre 30 m et 200 m.

De petites populations se trouvent dans les eaux plus profondes du bassin oriental (60–200 m) de la Méditerranée et au large des côtes africaines autour des îles Canaries, du sud du Portugal et autour de l'île du Cap-Vert (Boavida et al., 2016 ; Cattaneo-Vietti et al., 2016 ; Ghanem et al., 2018 ; Marchetti, 1965 ; Zibrowius et al., 1984) (Fig.1).

Néanmoins, un article récent (Çinar et al., 2018) suggère que l'aire de répartition de cette espèce dans la mer Méditerranée pourrait atteindre Anamur, en mer Levantine (Turquie).

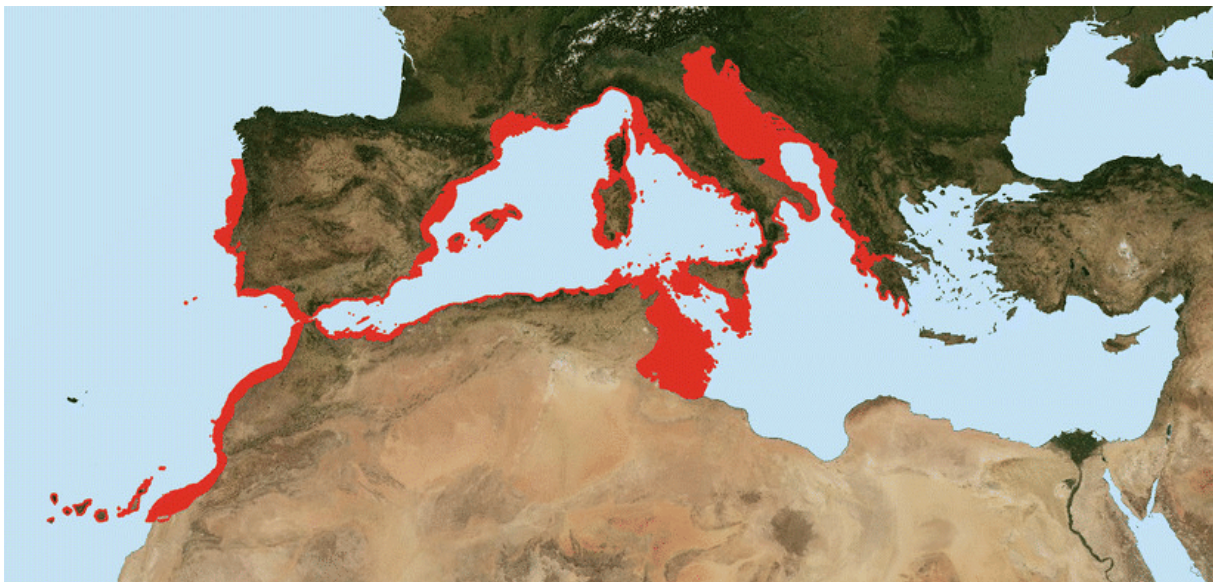


Figure 1 : carte de la répartition du corail rouge en mer Méditerranée (Bruckner, 2016)

Profondeur maximale

Les limites bathymétriques maximales observées sont de 350 à 800–1000 m de profondeur en Méditerranée centrale (eaux du détroit de Sicile et de Malte) (Costantini et al., 2010; FreiWald et al., 2009; Knittweis et al., 2016; Taviani et al., 2010).

En France

La base de données *Global Biodiversity Information Facility* (GBIF) rassemble les résultats d'études et les coordonnées géographiques de la présence de corail rouge, provenant de diverses sources. Le réseau GBIF agrège toutes ces sources en utilisant le standard *Darwin Core* formant l'index GBIF.org qui regroupe des centaines de millions d'enregistrements d'occurrence d'espèces.

Une extraction des points GPS a été réalisée le 21 juin (GBIF, 2022) pour les côtes françaises révélant de 1764 présences de corail rouge, issues des 16 bases de données et études suivantes (Tab.2).

Tableau 2 : observations et base de données utilisées lors de l'extraction de données d'occurrences de *C. rubrum* sur GBIF.

Nombres d'observations	Base de données
1204	« Programme d'acquisition et de valorisation de données naturalistes BioObs — Observations naturalistes des Amis de BioObs » « Published by UMS PatriNat (OFB-CNRS-MNHN), Paris »
219	CorMedNet — Distribution and demographic data of habitat-forming invertebrate species from Mediterranean coralligenous assemblages between 1882 and 2019.
114	Programme CARTHAM : Inventaire biologique dans le cadre de Natura 2000 en Mer
57	Données d'occurrences Espèces issues de l'inventaire des ZNIEFF
28	base de données inaturalist
16	Mass mortality events in Mediterranean marine coastal ecosystems
11	Naturalis Biodiversity Center (NL) – Cnidaria
4	Formulaires standards de données des sites Natura 2000 — Données d'occurrence Espèces issues de la base Natura 2000 : espèces d'intérêt communautaire et autres espèces remarquables renseignées dans les FSD
2	Alcyonaceae MZS
2	Diveboard — Scuba diving citizen science observations
2	INSDC Sequences
1	CardObs Observations naturalistes issues de l'outil de saisie et gestion CardObs mis en place par le Service du Patrimoine Naturel [MNHN]/UMS PatriNat (OFB - CNRS MNHN) - Données naturalistes de Xavier JAPIOT
1	Programme d'observation naturaliste participative avec l'application mobile INPN Espèces — Application INPN Espèces : Observations naturalistes, participatives et opportunistes, fondées sur des photographies
1	Dataset Natural History Museum [London] Collection Specimens
1	Dataset SILENE-FAUNE-PACA — Parc_National_des_Calanques_2017_12_18

Ces données, complétées des observations collectées par l'association LRS, définissent les zones de pêche de corail rouge où des observations ont été réalisées (Fig.2).

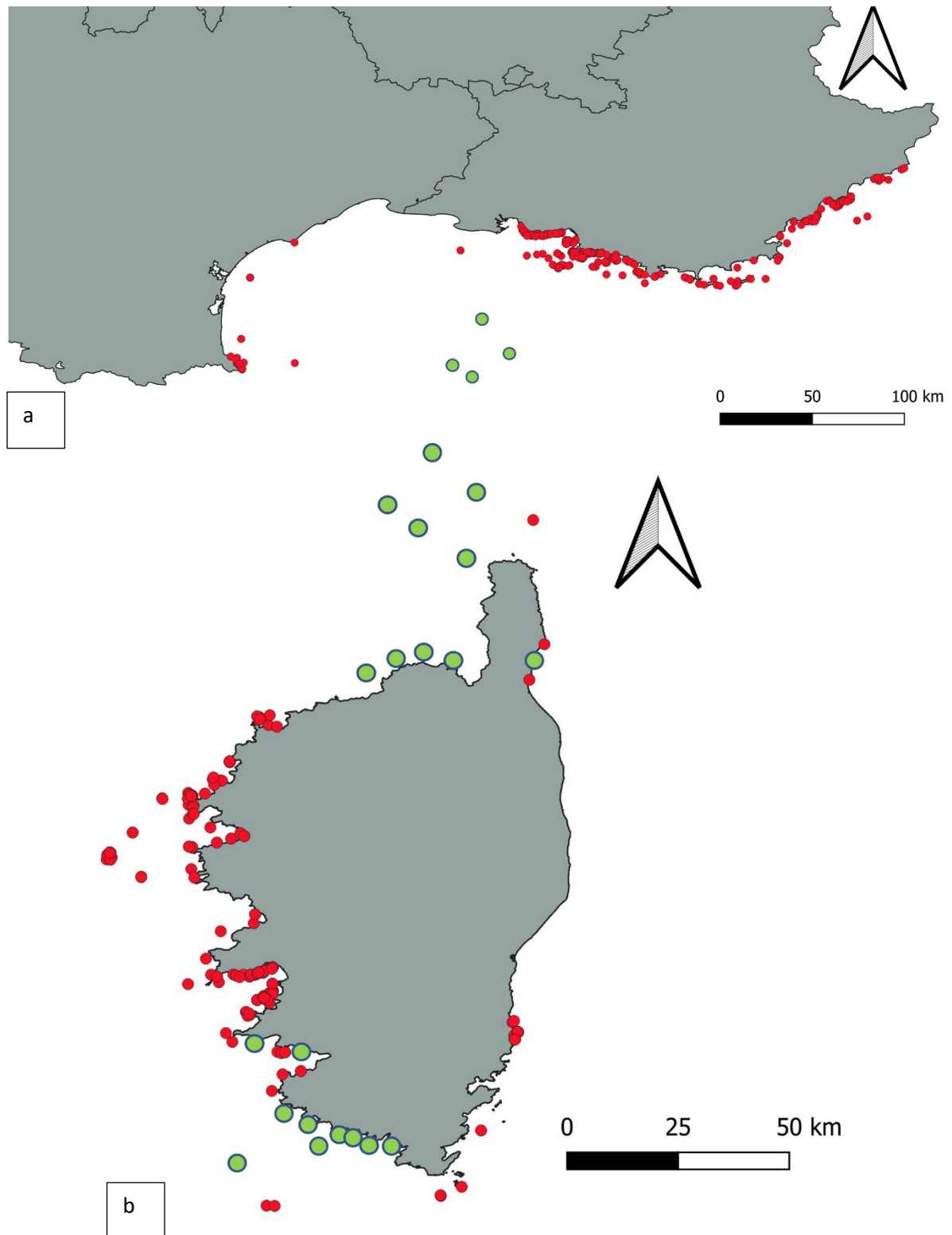


Figure 2 : présence de *Corallium rubrum* dans le golfe du Lion (a), et en Corse (b) [données GBIFs en rouge ; données LRS en vert]° 503 points GBIF en CORSE et 19 points (verts) de l'association LRS , 1147 points GBIF dans le golfe du Lion , 4 points gps de LRS. Les points GPS données par LRS représentent des zones où du corail a été vue lors d'interventions sous-marines.

Présence dans les eaux profondes

En France, l'étude du canyon de Cassidaigne (Fabri et al., 2019), zone profonde étudiée lors de plusieurs campagnes comme MEDSEACAN 2009 (Pedel and Fabri, 2011) et CorSEACAN 2010 (Fabri and Pedel, 2012) (Fig.3), a permis de découvrir des populations à plus de 307 m de profondeur.

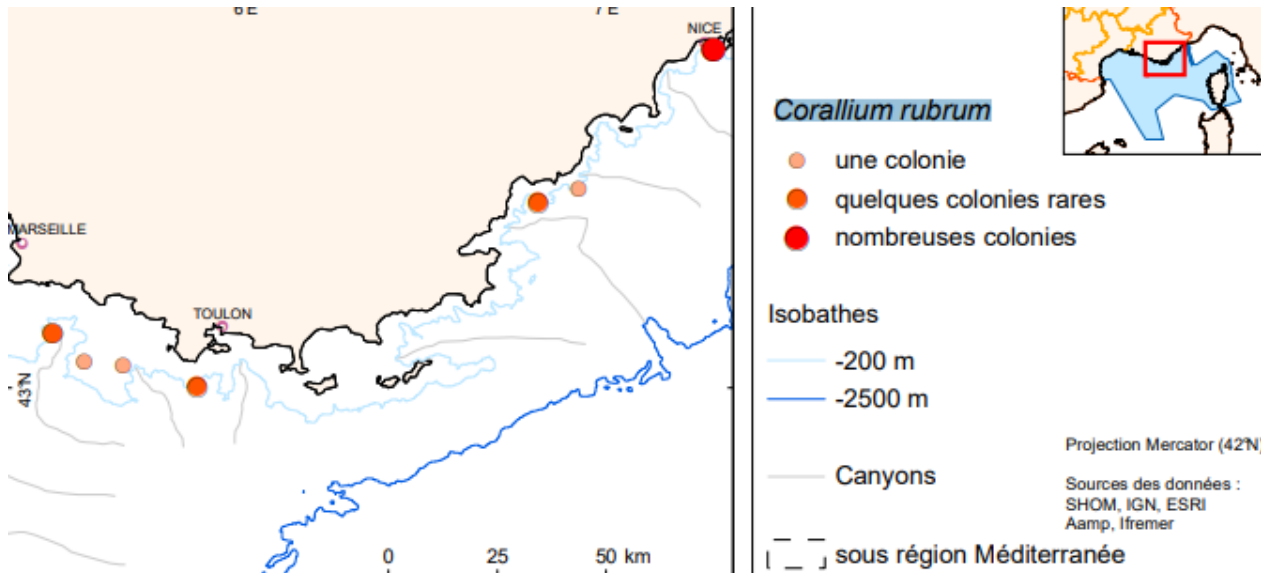


Figure 3 : répartition du corail rouge observé lors de la campagne MEDSEACAN 2009 (Pedel and Fabri, 2011).

Ecosystème

Biotope et biocénose.

Corallium rubrum est une espèce répandue en Méditerranée occidentale au sein de la biocénose des grottes semi-obscurées (GSO) (Pérès and Picard, 1964) et sur les roches profondes. Cette biocénose est principalement rencontrée sur les parties les plus extérieures des grottes (présence jusqu'à 40 m), dans les tunnels, les surplombs, les fissures et les parois verticales ombragées (Bensettiti and naturelle (Paris), 2004; Pérès and Picard, 1964; Thibaut et al., 2012).

Le corail rouge est l'un des composants des assemblages d'espèces « coralligènes » méditerranéennes, coexistant avec d'autres gorgones, de grandes éponges et d'autres invertébrés benthiques (Ballesteros, 2006).

La biocénose coralligène, qui abrite la plupart des populations de corail rouge, est classée comme un « habitat prioritaire pour la conservation », c'est-à-dire un habitat dont la conservation est requise en raison de sa vulnérabilité, de sa valeur patrimoniale, de sa rareté, de ses valeurs esthétiques et économiques (Relini and Giaccone, 2009).

Au niveau des grottes, cette biocénose est dépendante de la topographie de l'entrée de la grotte. Les facteurs abiotiques sont influencés par les différentes formes que peut avoir l'entrée des grottes influençant par la même occasion la colonisation par différentes espèces. Dans cet habitat, les facteurs tels que la lumière et l'hydrodynamisme sont réduits. Ceci entraîne une certaine stabilité du milieu et une représentation plus faible de certains groupes d'organismes (comme les filtreurs passifs par exemple) (Bensettiti and naturelle (Paris), 2004; Pergent et al., 2007; Thibaut et al., 2012).

Faciès

Le corail rouge est présent sous forme de faciès¹ sur les surplombs et les voutes de grottes semi-obscurées à faible profondeur dans le nord du bassin occidental et sur certains sites profonds. Il est distribué en colonies éparées ou formant de petites agrégations dans le coralligène et sur les roches du large pouvant couvrir de grandes surfaces dans des zones semi-obscurées comme les parois des grottes, les cavités du coralligène, les surplombs et les roches profondes (distribution verticale de 5 à plus de 475 m) (Pergent et al., 2007).

Ce faciès, lorsqu'il fait partie de la biocénose des grottes semi-obscurées, a une distribution entre 3 et 60 m de profondeur. Les facteurs abiotiques, la lumière, la circulation de l'eau et l'envasement sont des facteurs qui agissent directement ou indirectement sur ce faciès (Laborel, 1959).

En Provence et en Catalogne, il peut être rencontré à faible profondeur, mais dans de nombreuses régions, il n'est présent qu'en dessous de 40 - 50 m, voire au-delà.

Malgré sa présence dans la biocénose des grottes semi-obscurées où l'hydrodynamisme est réduit, *Corallium rubrum* en tant que filtreur passif a besoin d'une certaine circulation d'eau pour vivre.

Typologie des populations de corail rouge

Plusieurs études s'accordent pour distinguer les populations de corail rouge en fonction de différents gradients de profondeur (Cannas, 2019) :

- **les populations peu profondes (entre 15 et environ 50 m)**, vivant dans des grottes, crevasses, surplombs et interstices protégés. Beaucoup d'entre elles seraient surexploitées, notamment en raison de la pression exercée par la pêche en plongée sous-marine depuis les années 1950, pouvant récolter du corail rouge dans des zones inaccessibles aux dragues. À cette fin, la recommandation GFCM/35/2011/2, paragraphe 4, préconise d'interdire l'exploitation des populations des eaux peu profondes, afin de permettre leur rétablissement.
- **les populations d'eaux profondes (entre 50 et environ 130 m)**, vivant généralement sur des surfaces ouvertes. L'exploitation commerciale se concentre maintenant sur ces populations. Dans le passé, les coraux à ces profondeurs étaient récoltés à l'aide d'engins de dragage (maintenant interdits), alors qu'aujourd'hui ils le sont en principe essentiellement par des plongeurs jusqu'à des profondeurs de 100 à 130 mètres.
- **les populations des eaux les plus profondes (de 130 à environ 1 000 m)** ; elles sont mal connues et très clairsemées (très faibles densités). Compte tenu des profondeurs et de leur faible densité, elles n'ont pas fait jusqu'à présent l'objet d'exploitation commerciale.

Espèces associées et communauté bactérienne

Dans les mêmes biocénoses et faciès, plusieurs espèces coexistent. Le tableau 3 présente une liste des espèces les plus souvent associées suivant leurs clades (Pergent et al., 2007).

¹ Désigne la physionomie particulière présentée par une association rocheuse ou végétale en un point déterminé. Dans le cas de la biocénose GSO, plusieurs faciès peuvent être présent dont le faciès à *Corallium rubrum*.

Tableau 3 : espèces présentes le plus souvent avec *C. rubrum*

Types	Espèces
Éponges	<i>Haliclona fulva</i> , <i>Haliclona (Rhizoniera) viscosa</i> , <i>Crella (Crella) mollior</i> , <i>Aplysina cavernicola</i> , <i>Petrosia (Petrosia) ficiformis</i> , <i>Pleraplysilla spinifera</i>
Scléactiniaires	<i>Leptopsammia pruvoti</i> , <i>Caryophyllia inornata</i> , <i>Hoplangia durotrix</i>
Bryozoaires	<i>Smittina cervicornis</i> , <i>Smittoidea reticulata</i> , <i>Celleporina caminata</i> , <i>Disporella hispida</i>
Crustacés	<i>Balssia gastii</i> , <i>B. noeli</i>
Mollusques	<i>Pseudosimnia carnea</i> , <i>Simnia purpurea</i> , <i>Coralliophila brevis</i>

De nombreuses espèces (principalement des éponges, des crustacés, des brachiopodes, des mollusques et des échinodermes) ont été décrites vivantes sur/dans ou en association stricte avec des colonies de corail rouge (Calcinai et al., 2010; Crocetta and Spanu, 2008).

D'après (van de Water et al., 2018), les communautés bactériennes associées aux gorgonaires, sont très structurées et stables sur le long terme et au niveau des saisons. Cela montrerait une forte adhésion à l'holobionte. Le microbiome est impacté par les conditions environnementales locales. La composition du microbiome de *C. rubrum* est unique parmi les cnidaires. Il n'y a pas à ce jour d'études sur le rôle du microbiome sur la santé de l'hôte corail rouge.

IV. Principales caractéristiques de la biologie et de la physiologie du corail rouge

Le corail rouge a un cycle de vie dit biphasique avec une phase de polype immobile et fixée au substrat et une phase de larve mobile dans l'eau assurant la dispersion.

Anatomie

C. rubrum est un organisme colonial, composé de plusieurs unités fonctionnelles appelées polypes, de forme arborescente possédant un tronc fixé au substrat et de ses ramifications. Une colonie correspond à la juxtaposition de dizaines voire de centaines de polypes (Fig. 4).

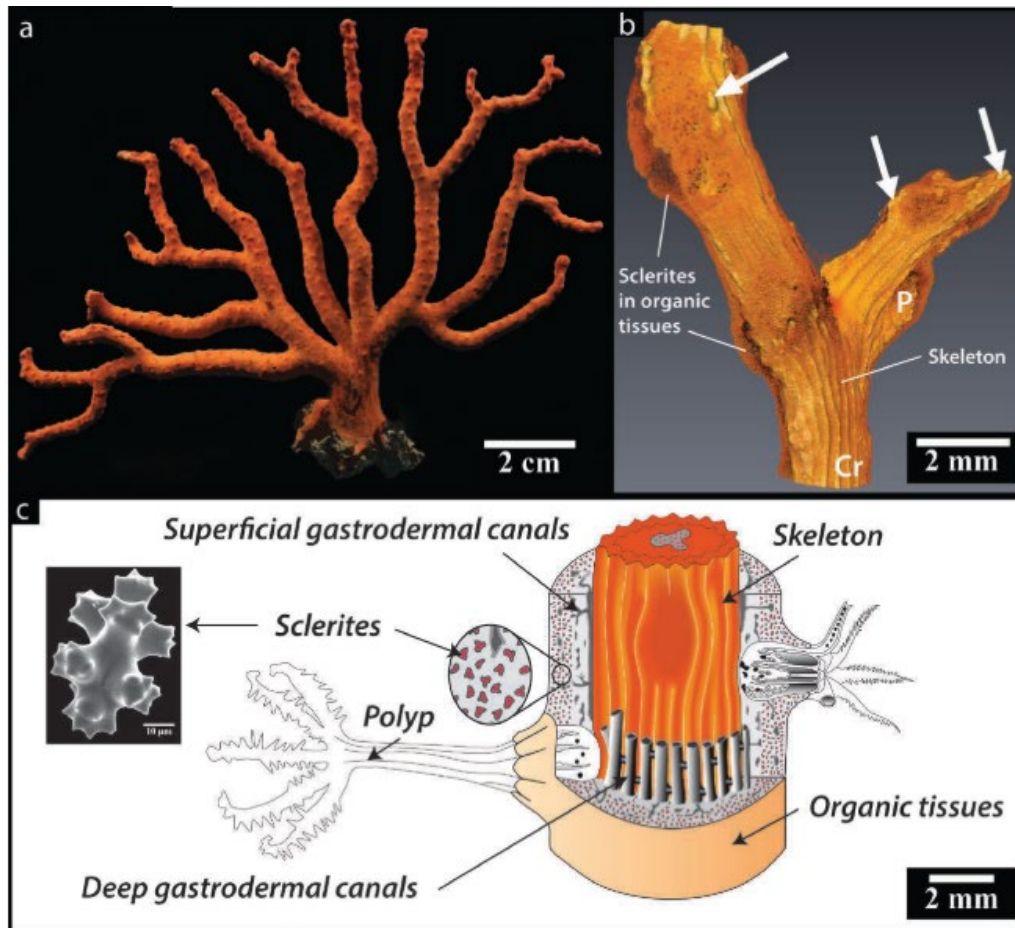


Figure 4: Morphologie et anatomie d'une colonie de *C. rubrum*. a) Colonie de *C. rubrum* recouverte de ses tissus (coenchyme) séchés. b) Rendu 3D d'une coupe d'une reconstruction par tomodynamétrie à rayons X (μ -CT) à une résolution de 9 μ m d'une pointe de branche de *C. rubrum*. Des unités allongées constituées de sclérites (agrégats de sclérite) sont fléchées à l'extrémité et autour des cavités polypes. c) Représentation schématique de l'anatomie de *C. rubrum*. Structure interne du polype d'après (Bayer, 1956). L'encart montre une image électronique secondaire SEM d'une sclérite. Abréviations : P = polype ; Cr = crénulation longitudinale (Perrin et al., 2015).

Les polypes

Les polypes sont contenus dans les petites loges insérées dans une gaine commune. Cette gaine, appelée coenchyme ou cortex ou peau, enveloppe le squelette axial.

L'**ectoderme**, surface externe du coenchyme, est la peau du corail rouge. En dessous se trouve la **mésogée**.

Les polypes sont composés de huit tentacules pennés (d'où le nom d'octocoralliaires) possédant des nématocystes (organites urticants des cnidaires). Une observation a été faite dans un aquarium montrant que ces tentacules sont aussi utilisés pour se nourrir.

Ces tentacules entourent une bouche, seule ouverture vers l'extérieur qui a une fonction gastrique (ingestion excrétion) et en outre abrite les gonades.

Tous les polypes partagent les métabolites et les informations par des canaux communiquant entre eux et autour de canaux plus grands parcourant le long de l'axe calcifié (Lopez-Gonzalez et al., 2018).

Les squelettes du corail rouge

Le corail rouge possède deux types de structures calcifiées :

- le squelette axial, servant de pied et fixé au substrat
- et une autre constituée de sclérites (segments qui forment l'exosquelette des arthropodes) inclus dans la mésoglé.

Les cellules appelées scléroblastes, développent les sclérites par deux chez *C. rubrum*, entre l'ectoderme oral et l'ectoderme aboral.

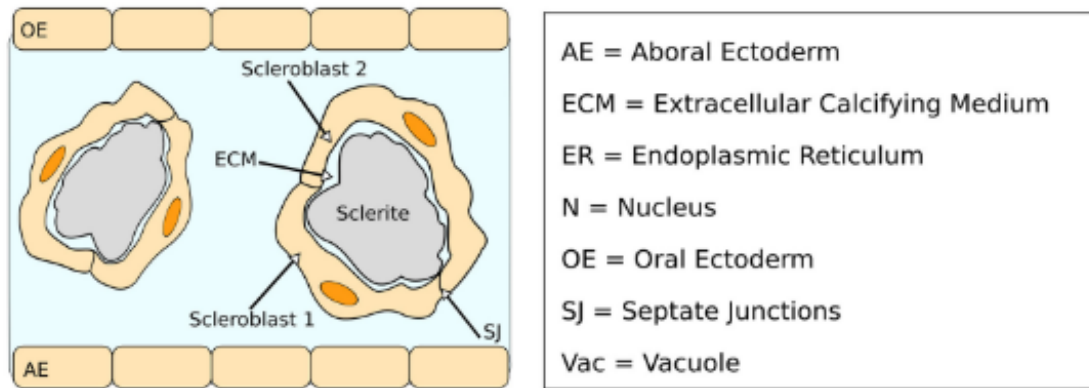


Figure 5 : sclérobaste de *C. rubrum* et formation des sclérites (Conci et al., 2021).

Le squelette calcaire est fortement concentré en Magnésium (Mg) (Vighi, 1972). Suivant la profondeur d'échantillonnage des colonies, la composition du squelette peut changer, mais seulement pour certaines parties. La microstructure interne est similaire entre les colonies, mais les zones médullaires et annulaires se distinguent chez les individus.

L'étude (Weinbauer et al., 2000) suggère que les concentrations en Mg et Strontium (Sr) dans l'axe du corail rouge ont un fort potentiel comme indicateur écologique de la température et du taux de croissance.

Par ailleurs, on a pu détecter des traces de plomb dans la structure du squelette (Ricolleau et al., 2019) dues aux activités humaines avec des concentrations plus faibles dans les zones protégées.

Croissance

Méthodes de mesure

Jusqu'à présent, trois méthodes différentes ont été appliquées pour déterminer l'âge des colonies coralliennes :

- la méthode pétrographique (Abbiati et al., 1992 ; Garcia, 1984 ; Santangelo et al., 1993) ;
- la coloration de la matrice organique des lames minces de la base des colonies (Marschal et al., 2004), qui permet de lire les cercles annuels de croissance (Fig.6) ;
- et des mesures directes de colonies nouvellement installées et d'âge connu, une approche non destructive de l'étude du taux de croissance des colonies, basées sur des substrats artificiels ou semi-naturels sur lesquels les nouvelles colonies installées peuvent être suivies pendant leur croissance pendant un intervalle de temps déterminé (Bramanti et al., 2005; Cerrano et al., 1999; Garrabou and Harmelin, 2002; Santarelli et al., 1999).

Cependant, les cercles de croissance mis en évidence avec la première méthode (méthode pétrographique) n'étant pas annuels, l'âge de la colonie est sous-estimé.

La technique de la coloration de la matrice organique donne une information sur la périodicité annuelle des cernes de croissance du corail rouge, plus précise que la méthode pétrographique (près de 10 ans de différence) avec une sous-estimation de l'âge réel de 3 à 4 ans, vraisemblablement due à la phase de croissance initiale pendant laquelle les anneaux ne se forment pas.

Variations en fonctions de la profondeur

En général, les colonies présentent un faible taux de croissance qui varie selon les emplacements, les profondeurs et les habitats (Abbiati et al., 1992; Bramanti et al., 2005; Cerrano et al., 1999; García-Rodríguez and Massò, 1986; Garrabou and Harmelin, 2002).

✓ *Habitats de faibles profondeurs (15 à 62 m)*

Les colonies des habitats peu profonds (15 à 62 m) examinées ainsi avec un diamètre basal d'environ 7 mm avaient au moins 30 à 40 ans ; le taux de croissance moyen du diamètre basal étant de $0,35 \pm 0,15$ mm l'année 1 (Marschal et al., 2004).

(Galli et al., 2016) ont appliqué un modèle numérique mécanistique pour décrire la croissance d'une colonie de *C. rubrum* (nombre de polypes, biomasse de polypes et de gamètes, matière inorganique et organique du squelette) en fonction de la disponibilité de la nourriture et de la température de l'eau de mer.

Ils ont constaté que les grandes colonies dans les eaux peu profondes, subissant à la fois des températures élevées et un manque de nourriture à la fin de l'été, sont moins susceptibles de se trouver près des limites supérieures de distribution de *C. rubrum*.

L'âge de la colonie va aussi influencer sur le taux de croissance.

Après installation, jusqu'à la quatrième année, le taux de croissance initial des colonies d'eau peu profonde est d'environ 1 mm/an pour le diamètre de la base et de 10 mm/an pour la hauteur (Cattaneo-Vietti et al., 2017). Après 4 à 5 ans, la croissance s'arrête pratiquement et devient négligeable (Bavestrello et al., 2009).

✓ *Habitats des colonies profondes (plus de 62 m)*

Le taux de croissance des colonies en eau profonde semble être plus faible (de 0,21 à 0,26 mm) (Benedetti et al., 2016 ; Priori et al., 2013). Une valeur similaire de taux de croissance a été enregistrée (0,23 mm/an) chez les coraux rouges profonds de l'Atlantique vivant à 60-100 m de profondeur dans le sud du Portugal (Boavida et al., 2016)..

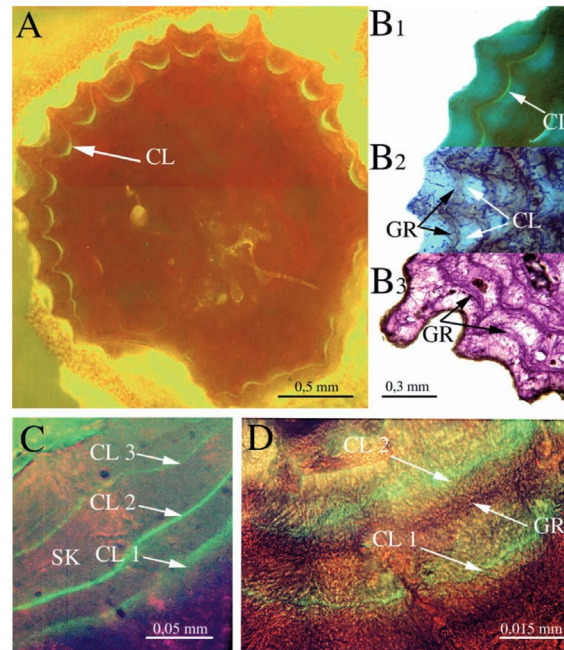


Figure 6 : Images en microscopie à épifluorescence d'une coupe de colonie de *Corallium rubrum* marquée à la calcéine (couche vert clair) après l'avoir laissée pousser pendant environ 1 an. Les images **B1** à **B3** révèlent qu'un seul anneau de croissance (bande sombre) se trouve au-delà de la couche de calcéine après 1 an de croissance... L'image **D** révèle que la bande sombre s'est développée juste après le premier marquage le 21 novembre 2001, et qu'il n'y a qu'un seul anneau de croissance après 1 an de croissance, **GR**, cerne de croissance observé après coloration au bleu de toluidine ; **CL**, étiquetage calcéine (les chiffres 1 à 3 correspondent corrélativement aux différentes dates d'étiquetage) ; **CL 1**, 21 novembre 2001 ; **CL 2**, 13 mars 2002 ; **CL 3**, 2 juillet 2002 ; et **Sk**, squelette axial de corail rouge (Marschal et al., 2004)

En revanche, dans les eaux plus profondes, les colonies plus grandes peuvent avoir moins de contraintes en raison d'une température et d'un apport alimentaire relativement stables. Si cet effet de la température sur la distribution de la taille se superpose à l'effet de récolte, la présence de grandes colonies pourrait être davantage limitée aux eaux plus profondes à mesure que les températures moyennes de la mer augmentent.

Les tendances à la hausse des événements climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur marines augmenteraient également ce risque (Galli et al., 2016).

Variations anatomiques

En outre, il apparaîtrait que les variations du taux de croissance diffèrent selon la partie étudiée notamment entre le pied et l'extrémité de la colonie (Allemand and Bénazet-Tambutté, 1996). De plus, la croissance en longueur sans construction d'un squelette axial calcifié peut être assez rapide chez les jeunes colonies.

Alimentation

Comme tous les octocoralliaires, le corail rouge est une espèce suspensivore qui se nourrit de particules détritiques en suspension, de copépodes, d'œufs d'invertébrés, de phytoplanctons (Tsounis et al., 2006a), mais aussi de la matière organique dissoute dans l'eau de mer (Picciano and Ferrier-Pagès, 2007).

La capture de ces organismes est possible grâce à des cellules spécialisées de l'ectoderme, situées sur les tentacules des polypes et appelées cnidoblastes. Ces derniers contiennent une capsule urticante à double enveloppe nommée cnidocyte qui ne sert qu'une fois. Après le

contact, les tentacules se rétractent et la proie est ingérée ou expulsée si non digérable. Comme le polype ne possède pas une structure anale, les déchets sont expulsés par la bouche (Harmelin, 2016).

Son alimentation est conditionnée par l'existence d'une circulation hydrologique pour l'apport de nourriture.

Reproduction

De nombreux aspects de la biologie de la reproduction de *C. rubrum* ont été étudiés, mais il existe encore des lacunes dans les connaissances et des incertitudes qui empêchent les scientifiques de comprendre pleinement tous les facteurs qui régissent la reproduction de cette espèce.

À ce jour, à l'exception des travaux historiques de Lacaze-Duthiers (Lacaze-Duthiers, 1864) peu de rapports sur la reproduction du corail rouge ont été publiés sur les colonies peu profondes (Santangelo et al., 2003 ; Torrents et al., 2005 ; Tsounis, 2005 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1972, 1970 ; Weinberg, 2019). Depuis 2011, de nouvelles connaissances sur la fécondité des colonies profondes sont mises à disposition pour l'Italie et l'Espagne (Porcu et al., 2017; Priori et al., 2013; Santangelo et al., 2015; Torrents and Garrabou, 2011).

Reproduction asexuée pour la croissance d'une colonie

Chaque polype s'autoreproduit de manière asexuée (sans fécondation) par bourgeonnement, une excroissance du polype « parent », appelée propagule sexuelle, se développe et donne naissance à un nouveau polype, un clone génétiquement identique au polype parent. *Corallium rubrum* a cependant une capacité limitée de reproduction asexuée (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2003 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1972, 1970).

Les données génétiques indiquent que la formation de nouvelles colonies par reproduction asexuée est particulièrement rare, si elle existe (comm.pers Aurelle D., Ledoux JB).

Reproduction sexuée

Le corail rouge est une espèce gonochorique, donc à sexe séparé. Les individus ou colonies sont soit mâles, soit femelles (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2003 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1972, 1970).

Une analyse de paternité à l'aide de marqueurs génétiques sur des larves récoltées au sein de colonies femelles a démontré que le corail rouge était une espèce polyandrique. En d'autres termes, les ovocytes d'une même femelle sont fécondés par plusieurs colonies mâles différentes (Ledoux et al., 2020)

Récemment, une étude génétique basée sur des polymorphismes mono-nucléotidiques (ou SNP pour Single Nucleotide Polymorphism) (Pratlong et al., 2017) a démontré l'existence d'un déterminisme génétique du sexe (système GSD) de type XX/XY chez *C. rubrum* : il s'agit du premier enregistrement de ce type pour une espèce animale à symétrie non bilatérale.

✓ Statut reproductif et structure sexuelle de la population

Les polypes mâles et femelles peuvent être facilement distingués : selon Lacaze-Duthiers (1864) et Vighi (1972), les gonades femelles qui ne contiennent qu'un seul ovocyte sont arrondies et jaune clair, tandis que les gonades mâles sont laiteuses, allongées et de forme

irrégulière. Le développement des gonades mâles a lieu en un an, tandis que la période de maturation des gonades femelles demande deux ans.

Le développement gonadique suit un cycle annuel avec une libération synchronisée en été de planules (larves) (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2003 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1970).

✓ *La période embryonnaire*

Le corail rouge est une espèce itéropare² qui subit une fécondation interne et couve des larves (planules) à l'intérieur (planulateur).

De la segmentation de l'œuf, depuis la fécondation jusqu'à la naissance de la larve, la période embryonnaire dure de 20 à 30 jours (Lacaze-Duthiers, 1864 ; Vighi, 1970). À la fin de cette période, la planule émigre dans le stomodéum du polype où elle reste quelques heures. Pendant ce laps de temps, la planule se déplace à l'intérieur du polype, et celui-ci accomplit des mouvements de contraction et d'extension, puis la planule sort par la bouche (Vighi, 1972). Les colonies ne fusionnent pas dans la nature et chaque colonie adulte est donc probablement issue d'une seule planule (Stiller et al., 1984 ; Weinberg, 1978).

Cependant, en laboratoire, une fusion de colonie a été vue (Giordano and Bramanti, 2021)

✓ *Fertilité et fécondité*

La fécondité et la fertilité des femelles diminuent après mars, les ovocytes ne se transformant pas en larves pendant cette période (Santangelo et al., 2003).

Les polypes femelles fertiles des colonies d'eau peu profonde produisent 1 à 4 ovocytes matures par an, tandis que chaque polype mâle fertile détient $6 \pm 3,5$ spermatozoaires (testicules) en moyenne (Santangelo et al., 2003).

Selon Tsounis et coll. (2006a) les colonies atteignent 100 % de fertilité à une hauteur de 6 cm, taille définie comme capable d'assurer le potentiel reproducteur nécessaire à la survie des populations.

Dans l'archipel toscan, chez des colonies d'eau profonde, on trouve entre 0,05 à 3 ovocytes matures par an (Priori et al., 2013), tandis que des valeurs moyennes de fécondité de 0,87 et $2,09 \pm 0,65$ de produits sexuels femelles par polype ont été enregistrées pour des colonies profondes capturées respectivement en Espagne et en Sardaigne (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2015).

✓ *Âge de première reproduction*

À partir d'échantillons provenant de deux sites à 40 m de profondeur sur la côte méditerranéenne française près de Marseille, Torrents et al., (2005) observent que les plus petites colonies fertiles avaient en moyenne 24 mm de hauteur, 3,6 mm de diamètre basal, 0,6 g de poids humide et en moyenne entre 7 et 10 ans. Par ailleurs, le pourcentage de polypes gravides par colonie était plus élevé dans les colonies de grande taille (> 50 mm de hauteur) et de taille moyenne (30 à 50 mm) que dans les petites (< 30 mm).

Ces résultats plaident pour des stratégies de gestion permettant d'augmenter l'abondance des grandes colonies pour garantir un bon rendement de reproduction, des tailles de récolte minimales et des zones de non-prélèvement dans les habitats peu profonds (<50 m). (Torrents

² Une espèce itéropare est caractérisée par plusieurs cycles de reproduction au cours de sa vie

et al., 2005). Quoi qu'il en soit, selon plusieurs auteurs (Garrabou et Harmelin, 2002 ; Marschal et al., 2004 ; Torrents, 2002), il faut au moins 20 ans pour atteindre une taille de colonie capable d'assurer un potentiel reproducteur élevé.

Par ailleurs, il a été démontré que les colonies mâles devenaient sexuellement matures à un âge minimum de six ans (1,2 mm de diamètre basal), tandis que les colonies femelles atteignaient leur maturité à au moins 10 ans (2 mm de diamètre basal) (Gallmetzer et al., 2010 ; Priori et al., 2013).

✓ *Les larves*

Martinez-Quintana et al. (Martínez-Quintana et al., 2015) ont montré que la durée larvaire pélagique (PLD) en aquarium variait de 16 jours (95 % de survie) à 42 jours (5 % de survie). Les larves ont montré une flottabilité négative avec une vitesse de chute libre diminuant linéairement avec l'âge, à une vitesse variant de $-0,09 \pm 0,026$ cm/s le jour 1 à $-0,05 \pm 0,026$ cm/s le jour 10.

Les larves de *C. rubrum* semblent maintenir un comportement de nage actif pendant 82 % du temps.

Ce comportement de motilité larvaire, combiné à la durée larvaire pélagique confère aux larves de *C. rubrum* une capacité de dispersion importante en eaux libres.

Par ailleurs, une étude sur la fixation des larves sur des substrats en plastique (Carugati et al., 2021) a montré que celles-ci survivent et restent fixées pendant plus de 60 jours.

✓ *Facteurs limitants de la reproduction*

La taille a un effet positif sur le potentiel reproducteur. Le rendement reproducteur augmente de façon exponentielle avec la taille et le degré de ramification de la colonie.

Généralement, les grandes colonies produisent plus d'ovocytes et de spermatozoïdes. Elles peuvent produire une centaine de planula ou plus, par rapport aux petites (quelques dizaines de planula) (Santangelo et al., 2003 ; Torrents et al., 2005 ; Tsounis et al., 2006).

Le nombre total de polypes augmente de façon exponentielle avec la taille de la colonie, passant d'environ 25 à 90 polypes dans une petite colonie à une seule branche (2 à 3 cm de hauteur) à plus de 4 000 dans une colonie de 12 cm de haut avec plus de 35 branches, et 15 000 pour les colonies de 30 cm de haut.

Selon Santangelo et al (2007), si les petites colonies peuvent être la composante la plus importante en termes de contribution à la reproduction, dans certaines populations peu profondes, c'est uniquement parce que les petites colonies sont numériquement dominantes, par rapport au faible nombre de colonies de plus grandes tailles. Ces petites colonies sont moins susceptibles de subir les impacts synergiques de la pêche, des facteurs de stress naturels et du changement climatique.

Les zones dégradées ont, d'autre part, un potentiel de récupération retardé en raison du potentiel limité de dispersion sur de longues distances et donc de recolonisation. L'incubation des larves induit un stage pélagique plus court et donc moins d'exposition aux mortalités associées au développement planctonique. Ceci favorise des taux de recrutement plus élevés, du moins en eau peu profonde, car les larves ont tendance à s'installer là où leurs parents ont survécu (A. W. Bruckner, 2010).

Néanmoins, à la différence de la plupart des espèces de coraux (A. Bruckner, 2010), le corail rouge ne se reproduit qu'une fois par an (Santangelo et al., 2003; Torrents et al., 2005; Tsounis,

2005; Tsounis et al., 2006a) ce qui se traduit par des niveaux annuels de production larvaire faibles. On pense aussi que pour une espèce incubatrice comme *C. rubrum*, la fécondation ne se produira que si les colonies sont situées à proximité ou si les courants d'eau sont adaptés pour transporter le sperme vers les colonies femelles ; l'ampleur de la dispersion en nombre de larves et en distance parcourue est bien inférieure à certains coraux tropicaux qui pondent en masse (Willis and Oliver, 1990).

Enfin, il a été démontré que la prédation du gastéropode *Pseudosimnia carnea* qui se nourrit exclusivement des polypes de *C. rubrum* et de préférence celles des colonies femelles pourrait réduire de 81 % la fécondité des colonies conduisant à une réduction conséquente du rendement reproducteur de la population (Priori, 2021 ; Priori et al., 2015)

Durée de vie et mortalité naturelle

La durée de vie de *C. rubrum* fait l'objet de controverses et de recherches (Linares et al., 2018). Linares et al. 2018 ont montré, par modélisation, que l'espèce pourrait vivre jusqu'à 532 ans. Cette modélisation montre que les caractéristiques d'un milieu, notamment celui des espèces profondes, vont influencer sur la longévité à long terme de ces espèces.

Les polypes auraient eu une durée vie de 12 ans maximum, suggérant un processus de sénescence, une colonie renouvelant plusieurs fois ces polypes durant sa vie (Benedetti et al., 2020).

Prédateurs et compétition interspécifiques

Le corail rouge a peu de prédateurs naturels comme le petit gastéropode *Pseudosimnia carnea*, du crustacé *Balssia gastii* et de la porcelaine pourpre, *Simnia purpurea* (Abbiati et al., 1992).

La mortalité naturelle de *C. rubrum* est aussi le résultat de la compétition spatiale avec les éponges et autres biotes sessiles, du délogement du substrat dû à l'action d'espèces foreuses (Harmelin, 1984) ou de mouvements sismiques (volcaniques) (Di Geronimo et al., 1994), ainsi que l'augmentation de la sédimentation et l'acidification des océans.

Les espèces vivant en association stricte ou sur et dans les colonies de corail rouge (éponges, des crustacés, des brachiopodes, des mollusques et des échinodermes) (Calcinai et al., 2010; Crocetta and Spanu, 2008) peuvent augmenter le taux de mortalité, notamment les parasites, et donc affecter profondément la structure de sa population (Corriero et al., 1997).

En plus d'être une des principales causes de mortalité naturelle, les éponges endommagent les colonies et réduisent en conséquence la valeur commerciale du corail rouge (Calcinai et al., 2010).

Mortalité massive et température

Des phénomènes d'événements de mortalité massive ont été observés dans les populations des eaux peu profondes depuis la fin des années 1990, dont plusieurs liés à des anomalies de température élevée (Bramanti et al., 2005 ; Garrabou et al., 2009, 2001).

Une mortalité massive s'est produite dans le nord-ouest de la Méditerranée, de la Toscane (Italie) et à Marseille (France), au cours de l'été 1999. Ce phénomène, dans lequel environ 80 pour cent des colonies ont été touchées, a été attribué à des maladies fongiques et

protozoaires, et lié aux anomalies de température (Cerrano et al., 2000 ; Garrabou et al., 2001 ; Perez et al., 2000 ; Romano et al., 2000 ; Van De Water et al., 2016).

La même année (fin de l'été 1999), certaines populations de corail rouge d'eau peu profonde ont été affectées par une mortalité massive associée à une augmentation anormale de la température dans l'est de la mer ligure (Calafuria, Italie ; Bramanti et al., 2005) ainsi que dans l'ouest de la mer Ligure.

Un récent épisode de mortalité massive a également été enregistré le long de la côte amalfitaine, autour des îles Li Galli (golfe de Salerne, mer Tyrrhénienne du Sud), à une profondeur comprise entre 80 et 100 m, où la mortalité a touché 80 % des plus grandes colonies, estimées à environ 70 ans (Bavestrello et al., 2014). Plusieurs causes possibles de cette mortalité ont été avancées, comme la formation de courants descendants locaux induisant une chute inhabituelle de la thermocline, ou des émissions soudaines d'eau chaude (sources sulfureuses) dans une zone caractérisée par d'importantes activités volcaniques, ou des glissements de terrain locaux générant courants de turbidité le long des pentes raides (Bavestrello et al., 2014).

De 2015 à 2019, les événements d'intenses vagues de chaleur se sont enchainés en Méditerranée. Ils sont corrélés à des mortalités massives sur 50 taxons à travers 8 phylums. Les auteurs soulignent le besoin d'augmenter l'effort d'observations et l'étude de ces phénomènes pour mieux comprendre et gérer ces effets du changement climatique (Garrabou et al., 2022).

Résistance au stress

Les raisons de la mortalité chez *C. rubrum* sont souvent différentes suivant la taille de l'animal. Les grandes colonies sont plus résistantes aux facteurs de stress naturels. Au contraire, les petites colonies souffrent généralement davantage, avec des taux de mortalité plus élevés dans l'ensemble de la colonie (Cannas, 2019 ; Cau Angelo, 2013). Cependant, il apparait un manque d'études sur ce sujet.

V. Structure et dynamiques des populations de corail rouge

Recrutement

Le recrutement est l'un des principaux processus déterminant à la fois la structure et la dynamique des populations (Caley et al., 1996).

Il existe peu d'études sur le processus de recrutement dans les populations de *C. rubrum* (17 selon Cannas, 2019).

Le taux de recrutement peut varier considérablement en fonction de l'espace, du temps et de l'habitat et dépend de la circulation hydrologique ambiante.

L'établissement d'un faciès à corail rouge par recrutement larvaire est une phase critique et aléatoire étant donné les contraintes drastiques de la compétition pour l'espace pour les organismes sessiles. La saturation de l'espace et la concurrence interférentielle semblent être un facteur majeur de contrôle du recrutement du corail rouge (Garrabou et al., 2001; Garrabou and Harmelin, 2002; Santangelo et al., 1988).

Cela pourrait expliquer pourquoi les taux de recrutement seraient plus élevés après des opérations de récolte (Linares et al., 2000 ; Santangelo et al., 1997).

La récupération en taille vers une structure « naturelle » de colonies des bancs de coraux rouges et vers une croissance en épaisseur des rameaux après récolte, même sélective, de corail est très lente en raison d'un recrutement aléatoire (30-40 ans pour un diamètre de 7 mm) ; (Garrabou and Harmelin, 2002; Marschal et al., 2004)

Génétique des populations

L'étude de la distribution de la variabilité génétique au sein des populations de corail rouge s'appuie sur la connaissance des variations des fréquences alléliques et génotypiques entre elles.

Hétérogénéité spatiale des populations

Selon Boavida et al., (2016) et Aurelle et al. (Aurelle et al., 2011), il existe une différenciation génétique des populations de corail rouge méditerranéennes et atlantiques avec cependant une introgression possible d'haplotypes mitochondriaux atlantiques en Méditerranée, le long des côtes d'Afrique du Nord, au-delà du front Almeria-Oran.

L'analyse de marqueurs nucléaires suggère également l'absence de barrière génétique au niveau du front Almería-Oran.

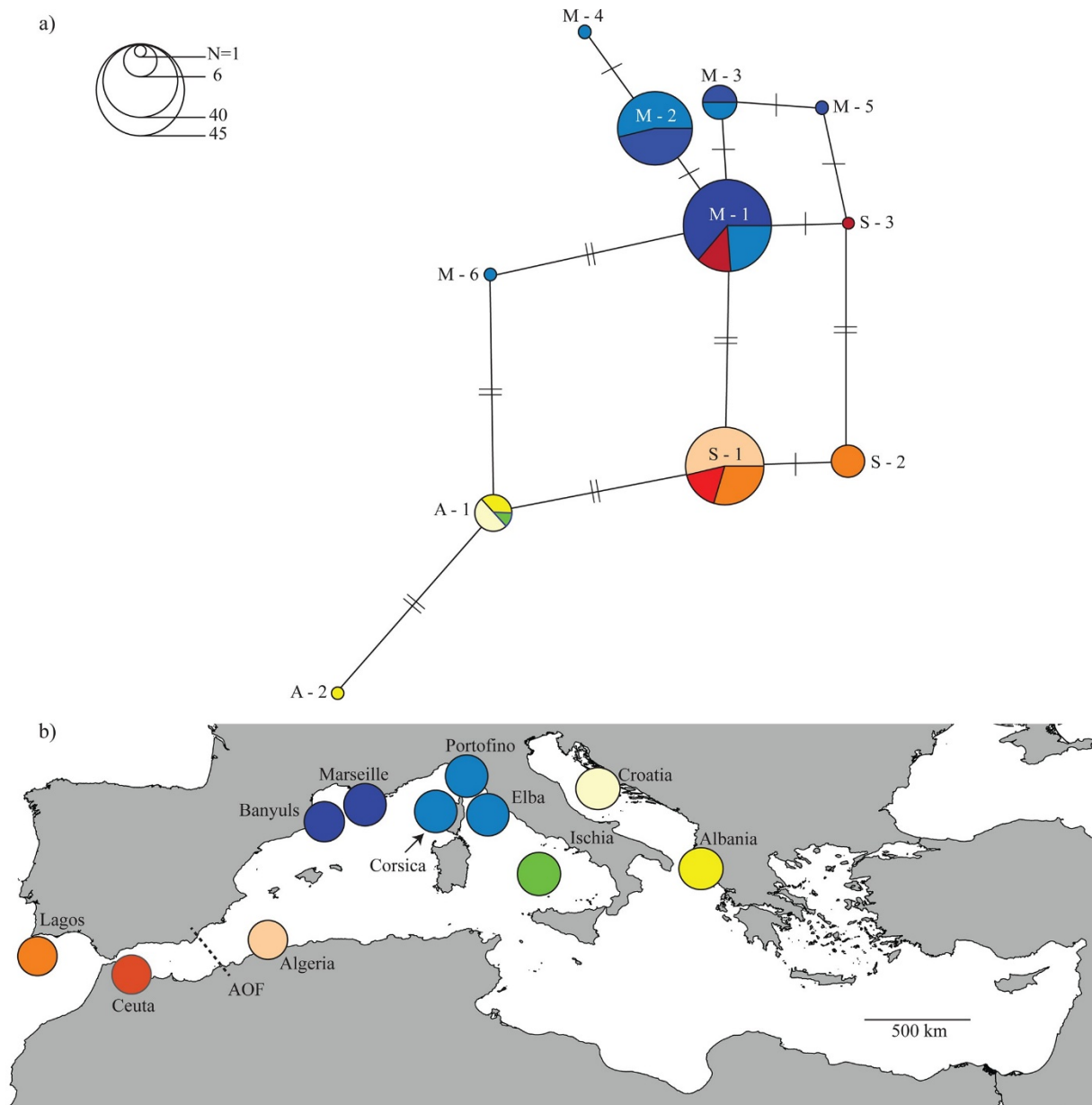


Figure 7 : a) réseau d'haplotypes du corail rouge avec les données de l'Atlantique et de la Méditerranée. Les identifiants d'haplotypes sont inclus et les tirets font référence aux sites de mutation. La taille des cercles indique le nombre de séquences dans chaque haplotype b) Les haplotypes sont codés par couleur selon les sites d'échantillonnage ; la taille des cercles en b) n'est pas liée au nombre de séquences dans chaque haplotype. AOF—Front Almería-Oran. (d'après Boavida et al., 2016)

Dans l'ensemble, les études génétiques réalisées jusqu'à présent en Méditerranée mettent en évidence une forte structuration génétique même à de très petites échelles spatiales, et suggèrent que la gestion du corail rouge doit être planifiée sur une base locale.

Des plans d'exploitation individuels pour chaque banc doivent également être envisagés, c'est-à-dire que chaque stock commercial doit être préalablement caractérisé du point de vue génétique pour identifier les limites des populations et définir les unités de gestion (Costantini et al., 2007; Ledoux et al., 2010a, 2010b). D'autre part, ces études supportent une capacité de dispersion et donc de recolonisation très limitée chez cette espèce (Ledoux et al. 2010a).

Les populations d'eaux peu profondes

L'essentiel des connaissances génétiques disponibles concerne les populations d'eaux peu profondes, celles-ci situées de 15 à 60 m de profondeur étant plus accessibles (Abbiati et al., 1997, 1993, 1992; Aurelle et al., 2011; Calderón et al., 2006; Casu et al., 2008; Costantini et al., 2011, 2007, 2007, 2003; Del Gaudio et al., 2004; Gazulla et al., 2021; Ledoux et al., 2010a, 2010b).

Ces études ont confirmé l'existence d'une différenciation génétique généralisée à courte distance (quelques dizaines de mètres, horizontalement et verticalement).

Cette structuration locale marquée peut être le résultat d'une forte dérive génétique interagissant avec une dispersion souvent locale. En accord avec ce dernier point, des paires de colonies reliées par des relations de parent à descendant ont été observées localement à Marseille et à Scandola (Ledoux, 2010b ; Gazulla et al., 2021). Une analyse fine de l'origine des recrues au sein d'une population dans la réserve de Scandola a mis en évidence une fréquence faible de migrants de première génération (Gazulla et al., 2021), suggérant que l'autorecurement domine le fonctionnement des populations. Cette connectivité démographique s'accompagne d'un phénomène de dispersion collective susceptible d'accentuer la structure génétique observée (Gazulla et al., 2021). L'étude de Gazulla et al., (2021) a également montré une stabilité temporelle apparente de diversité génétique dans cette aire marine protégée, malgré un déclin démographique spectaculaire.

De plus, un modèle d'isolement par la distance a été décrit dans Ledoux et al., (Ledoux et al., 2010a), tel que plus les populations sont éloignées géographiquement plus elles sont génétiquement différenciées. Toutes les études ont révélé, des écarts significatifs à la panmixie, avec un déficit en hétérozygotes : en dehors d'effets techniques tels que les allèles nuls, ceci peut être un signe de consanguinité. En soutien à cette hypothèse, des analyses de parentés ont démontré que les unités de reproduction étaient de taille restreintes (quelques cm carrés) et que les individus se reproduisaient entre apparentés (Ledoux et al. 2010 b, Ledoux et al. Gazulla et al., 2021). D'autre part, la distance moyenne entre parents et descendants est de l'ordre de quelques cm à dizaines de centimètres confirmant la capacité de dispersion très limitée de l'espèce (Ledoux et al. 2010 b, Gazulla et al. 2020).

Les populations de la Côte bleue, de la baie de Marseille et des calanques sont génétiquement différenciées (Ledoux et al., 2010a ; Pratlong et al., 2021).

Les populations d'eaux profondes (au-delà de 50 m de profondeur)

Le nombre d'études génétiques concernant ces populations est très faible. Constantini et al., (Costantini et al., 2011) ont analysé les colonies situées entre 20 à 70 m et ont montré l'existence de fortes structurations génétiques parmi les échantillons à la fois au sein et entre deux sites d'étude (Catalogne et mer Ligure), avec une réduction de la variabilité génétique en fonction de la profondeur. Une réduction de la connectivité a été observée à une profondeur de 40 à 50 m, suggérant une divergence entre les populations de corail rouge des eaux peu profondes et profondes.

De même, un niveau élevé de différenciation génétique a été observé au sein des populations sardes, à différentes échelles spatiales allant de centaines de mètres à moins de 1 km (Cannas et al., 2016, 2015, 2011, 2010) et plus particulièrement entre les bancs situés de 30/60 mètres et les bancs plus profonds situés de 80/120 m), ce qui sous-tend également d'éventuelles restrictions du flux génétique en fonction de la profondeur (Cannas et al., 2016)..

Récemment, Jaziri et al. (Jaziri et al., 2017) ont fourni les toutes premières connaissances sur les caractéristiques génétiques et biologiques des populations commerciales du sud-ouest de la Méditerranée (Tunisie, Côte nord-africaine ; plage de profondeur 44–83 m).

Les principaux résultats indiquent que les populations tunisiennes ont une faible structuration génétique, mais une différenciation importante entre les localisations côtières et hauturières a été confirmée (Aurelle et al., 2011).

Concernant les populations de corail rouge les plus profondes, quelques colonies (un total de 12 fragments provenant de 5 sites des plateaux de Malte et de Linosa) de la limite inférieure de la plage de profondeur du corail rouge en mer Méditerranée (jusqu'à 819 m de profondeur) ont été génétiquement caractérisées par Costantini et al. (Costantini et al., 2010). Les auteurs ont trouvé des différences entre les échantillons d'eaux peu profondes et d'eaux profondes, mais la petite taille de l'échantillon des collections d'eaux profondes ne leur a pas permis de conclure sur le degré d'isolement de ces populations (Costantini et al., 2010).

Adaptation aux conditions locales et au stress thermique

Suite aux évènements de mortalités massives liées aux vagues de chaleur marines, la réponse adaptative de *C. rubrum* au stress thermique a été étudiée en fonction de la profondeur de la population d'origine.

Une étude expérimentale en aquarium a montré une plus grande thermotolérance pour des colonies de Marseille de 11 m de profondeur par rapport à ces colonies issues de 40 m de profondeur (Torrents et al., 2008).

L'étude de l'expression de gènes candidats en situation de stress thermique a montré que les différences de thermotolérance étaient corrélées à des différences d'expression de HSP70 : ce gène est surexprimé par des colonies issues de 20 m de profondeur par rapport à des colonies de 40 m de profondeur (Haguenauer et al., 2013).

Par ailleurs le niveau d'expression est modifié lors de stress thermiques successifs. À l'échelle du transcriptome, des différences d'expression ont aussi été observées pour différents gènes en dehors de stress thermique : ceci pourrait suggérer l'existence de gènes différenciellement exprimés de manière basale qui pourraient jouer un rôle dans une réponse rapide au stress thermique (Pratlong et al., 2015).

Une expérience intéressante a été réalisée combinant transplantation et analyses génétiques (Ledoux et al., 2015) : deux populations vivant dans des régimes de température et des profondeurs contrastées (20 m et 40 m) ont été réciproquement transplantées ; les analyses révèlent des interactions entre population et environnement contrastées entre les populations peu profondes et plus profondes (mésophotiques) séparées d'environ une centaine de mètres. Cette étude suggère que les populations de corail rouge pourraient être localement adaptées à leur environnement avec des capacités différentielles d'acclimatation phénotypique au stress thermique (Ledoux et al., 2015). L'étude remet en question la pertinence de l'hypothèse des refuges profonds et met en évidence la valeur de conservation des populations marginales (de surface) en tant que réservoir potentiel de polymorphisme génétique adaptatif.

L'ensemble de ces observations souligne l'importance de prendre en compte les différences adaptatives, notamment en réponse au stress thermique, dans la gestion des populations de corail rouge.

L'étude de la variabilité génomique des populations de *C. rubrum* en fonction de l'environnement, et notamment de la profondeur, constitue une approche complémentaire pour rechercher des variations génétiques impliquées dans l'adaptation locale. Dans le cas du corail rouge, l'analyse de plus de 60 000 SNPs a permis de confirmer la différenciation observée entre profondeurs et suggère l'existence d'une adaptation génétique au régime thermique (Pratlong et al., 2021 Aurelle et al, en prep).

Cependant la forte structure génétique d'ensemble observée chez cette espèce peut induire des faux positifs dans ce type de recherche. Des études plus poussées du génome restent donc à réaliser afin d'étudier comment les variations de température peuvent sélectionner certains génotypes.

Densité et hauteur des colonies

Selon certains auteurs (Rossi et al., 2008; Tsounis et al., 2006a), la densité de la population de corail rouge varie d'un endroit à l'autre, selon la profondeur et l'exploitation. Ils distinguent schématiquement, trois situations spatiales différentes :

1) les populations côtières, présentes jusqu'à 50 m de profondeur, caractérisées par une forte densité (jusqu'à 1 000 colonies/m²) et une petite taille de colonie (jusqu'à 5 cm de haut)³;

2) des populations profondes, présentes de 50 à 200 m de profondeur et plus, caractérisés par une faible densité et une taille de colonie élevée.

À cette profondeur, les colonies sont caractérisées par des schémas de ramification plus étendue (Santangelo et al., 2007) formant de petits agrégats sur des berges individuelles et des zones de sol dur, où les colonies sont concentrées sur la surface exposée face aux zones à fort courant (Cannas et al., 2010; Rossi et al., 2008).

3) La situation dans la plage de profondeurs 200-1 000 m est beaucoup moins connue ; à l'heure actuelle, quelques observations ponctuelles ont été effectuées aux profondeurs maximales dans le canal de Sicile et au large des eaux maltaises (Costantini et al., 2010; Freiwald et al., 2009; Knittweis et al., 2016; Taviani et al., 2010).

Néanmoins, les relevés par ROV ont montré que les populations vivantes entre 80 et 170 m de profondeur peuvent présenter une gamme continue de densité de population (de 2 à 75 colonies par 0,25 /m²) (Cau et al., 2017, 2016, 2015b, 2015a).

Les jeunes populations composées de colonies petites et denses dominaient le long des parois verticales rocheuses, tandis que les populations matures caractérisées par de grandes colonies peu réparties se trouvaient uniquement dans des bancs horizontaux non recouverts de sédiments.

Il faut noter que la classification des populations par profondeur est contesté (J. Garrabou et al., 2017), celle-ci n'étant pas toujours valide ; pour exemple, la population de Scandola (Corse) est très dense avec des colonies de grande taille et une forte biomasse (J.B Ledoux, comm.pers.).

³ A l'exception des tailles anormales des populations de la Réserve de Scandola (Aurelle, D. comm, pers et Garrabou et al.2017).

Relation inverse entre densité et hauteur des colonies

Une relation inverse entre la densité de population maximale et la hauteur moyenne de la colonie a été trouvée, ce qui suggère que les processus d'auto-éclaircissement peuvent façonner la structure de la population (Cau et al., 2016).

Des changements drastiques apparaissent dans des populations peu profondes vierges lorsque des colonies plus grandes ou plus anciennes ont été éliminées de manière sélective, ont conduit à des changements vers des densités plus élevées et une taille plus petite.

Une cause possible de ces changements pourrait être l'effet inhibiteur exercé par les colonies plus grandes ou plus anciennes sur la colonisation larvaire et la croissance des colonies (Angiolillo et al., 2016; Bramanti et al., 2009).

✓ *Influence de la pression de pêche*

✓ *Costa Brava (Espagne)*

Sur la Costa Brava (Espagne), où 80 % de la récolte se concentrent dans moins de 50 m de profondeur, les populations étudiées le long de la Costa Brava (Espagne) étaient principalement composées de colonies de moins de 8 cm, avec un diamètre basal moyen d'environ 5 mm (Bramanti et al., 2014 ; Tsounis et al., 2007), en dessous de la plus petite taille commerciale (7–8 mm), selon les recommandations de la CGPM. En comparaison, les soixante-quinze colonies collectées en 1962 dans des habitats peu profonds (25-35 m de profondeur au nord-est de l'Espagne et considérées comme un proxy de populations présumées vierges avait un diamètre basal maximal moyen de 1,16 à 1,60 cm et une hauteur maximale moyenne variant de 11,45 à 11,81 cm.

✓ *Nord Sardaigne*

Au large de la côte nord de la Sardaigne, à des profondeurs de 84 à 93 m, dans des zones autrefois fortement exploitées, les populations sont caractérisées par une dominance quasi absolue de petites colonies, avec seulement 10 % de grandes colonies (> 10 cm de hauteur) (Cannas et al., 2011).

✓ *Corse*

Une population récemment découverte de corail rouge provenant d'une grotte sous-marine peu profonde en Corse (Fig.8) est caractérisée par la coexistence d'une abondance relativement élevée de petites (< 3 cm) colonies avec de grandes colonies (> 10 cm de hauteur) plus anciennes de plus de 100 ans. Avant une exploitation intense, le corail rouge pourrait avoir existé avec des populations relativement denses et une grande proportion de colonies séculaires, même à de très faibles profondeurs (Joaquim Garrabou et al., 2017).

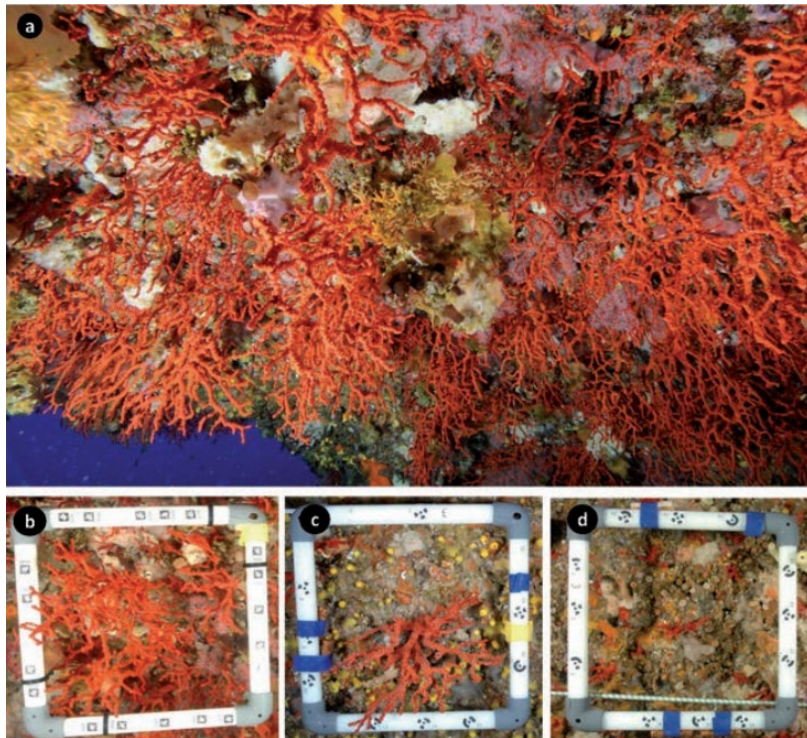


Figure 8 : population de corail rouge entre 18 et 27 m à la « Cave b » dans la Réserve Naturelle de Scàndula (a, b), comparée à une autre grotte peu profonde à Scàndula (c), et à une population standard d'une zone non protégée Provence, France) (d). (Garrabou et al., 2017).

VI. Conservation

Le corail rouge de Méditerranée est considéré comme une ressource limitée et fragile, car il s'agit d'une espèce à longue durée de vie, à croissance lente, à faible fécondité et capacité de dispersion limitée et qui, par conséquent, se caractérise par une forte différenciation génétique des populations à des échelles spatiales de dizaines de mètres.

Principales menaces et agressions

La pêche

Depuis le milieu des années 1980, la pêche du corail rouge à l'aide d'engins de dragage de type « croix de Saint-André », « ingegno » ou de chaluts adaptés a été interdite dans de nombreux pays, notamment en 1994 dans les eaux de l'Union européenne, conformément au règlement UE 1626/94.

Son utilisation illégale qui persiste encore dans certaines régions de la Méditerranée est extrêmement destructrice pour les populations de corail rouge comme pour leurs habitats, comme cela put être démontré par ROV dans le canal de Sicile. Ces engins ne récoltant en fait que 45 % de la biomasse corallienne totale en perdent environ 9 % sous forme de fragments, tandis que 46 % des colonies laissées in situ sont dégradées ; ces techniques ont largement contribué à transformer d'une manière irréversible la structure et la composition de l'ensemble des habitats des populations de corail rouge pêchées et des communautés benthiques environnantes jusqu'à une profondeur d'environ 200 mètres (Cattaneo-Vietti et al., 2017; Cinelli and Tunesi, 2009).

De nos jours, la plongée sous-marine à l'aide de pics manuels est la seule méthode de récolte légalement autorisée pour la pêcherie de *C. rubrum*.

L'impact de la pêche entraîne des changements importants dans la structure de taille des populations peu profondes de *C. rubrum*, avec une raréfaction des colonies de grande taille (Cannas et al., 2011 ; Otero et al., 2017)

À titre d'exemple, sur la Costa Brava (Espagne), où 80 % de la récolte se concentre à moins de 50 m de profondeur, les populations étudiées le long de la Costa Brava (Espagne) étaient principalement composées de colonies de moins de 8 cm, avec un diamètre basal moyen d'environ 5 mm (Bramanti et al., 2014 ; Tsounis et al., 2007) en dessous de la plus petite taille commerciale (7–8 mm), selon les recommandations de la CGPM.

En comparaison, les soixante-quinze colonies collectées en 1962 dans des habitats peu profonds (25-35 m de profondeur) au nord-est de l'Espagne, considérées comme un proxy de populations présumées vierges, avaient un diamètre basal maximal moyen de 1,16 à 1,60 cm et une hauteur maximale moyenne de 11,45 à 11,81 cm.

Le schéma de ramification est également plus développé dans les colonies plus profondes, comme cela a été observé en mer Tyrrhénienne puisque jusqu'à 16 % des colonies présentaient des branches de quatrième ordre, contre moins de 1 % des colonies d'eau peu profonde (dont 96 % ne comprenaient qu'une seule branche) (Rossi et al., 2008).

D'autres impacts peuvent également être causés par la pêche artisanale traditionnelle (palangres, trémails, casiers à langouste) (comm pers, Jacques Sacchi).

Garrabou et Harmelin (Garrabou and Harmelin, 2002; Linares et al., 2010; Montero-Serra et al., 2019) ont montré notamment qu'à long terme des différences apparaissent entre les tailles des populations exploitées et celles non exploitées. En particulier, les mesures de diamètre

basal et de hauteur des colonies des populations exploitées ont montré des valeurs environ deux fois plus faibles en moyenne et quatre fois plus faibles pour les valeurs maximales de taille des colonies que pour les populations non exploitées.

Autres impacts anthropiques

Outre la pêche, d'autres types de perturbations anthropiques menacent les populations de *C. rubrum* telles que la pollution, le tourisme, la plongée récréative, le mouillage des embarcations, les prises accidentelles et ainsi que d'autres causes de dégradation de l'habitat (Boavida et al., 2016 ; Cau et al., 2015 b ; Garrabou et al., 1998 ; Lastras et al., 2016 ; Linares et al., 2010).

Par exemple, la fréquentation intensive par les plongeurs plaisanciers des grottes et des surplombs riches en corail rouge provoque des cassures de colonies et une remise en suspension de la vase du fond, préjudiciable au corail.

Le réchauffement climatique

À ceci, s'ajoute l'influence des événements climatiques extrêmes tels que les vagues de chaleur marines. Ces anomalies thermiques estivales sont à l'origine de mortalités massives récurrentes observées au sein des populations de *Corallium rubrum* les moins profondes (40 m) (Garrabou et al., 2009, 2001) sur plusieurs milliers de km de cote de l'Espagne à l'Italie. En 2022, un événement de mortalité a été observé dans le nord-ouest de la Méditerranée notamment sur la région de Marseille. Un renforcement du réchauffement de la Méditerranée pourrait entraîner ainsi une extinction de la frange la moins profonde (40-50 m) des populations de corail rouge du nord de la Méditerranée.

Les impacts de la pêche sont donc aggravés par les facteurs naturels de stress et par le changement climatique, en particulier dans les eaux peu profondes (Bramanti et al., 2005 ; Cerrano et al., 1999 ; Garrabou et al., 2009, 2001 ; Perez et al., 2000 ; Romano et al., 2000).

Acidification des océans

Des études ont pu montrer expérimentalement, pour la première fois, les effets néfastes de l'acidification des océans sur le corail rouge (Bramanti et al., 2013 ; Cerrano et al., 2013) ; en effet, le corail rouge de par sa constitution formée de Magnésium et de calcite devrait être particulièrement sensible aux effets d'acidification liés au changement climatique.

Débris marins

Dans les environnements rocheux profonds en Méditerranée, la présence d'une forte abondance de débris (dont notamment des lignes de pêche, des filets et divers objets en plastique) a un effet important de couverture et d'abrasion sur *C. rubrum*, les gorgones, les antipathaires et autres invertébrés (Angiolillo et al., 2015 ; Bo et al., 2014 ; Cau et al., 2017, 2015b).

L'ensemble de ces perturbations conduit, comme l'indiquent plusieurs auteurs (Bavestrello et al., 2014 ; Garrabou et al., 2009 ; Harmelin, 2004), au déclin progressif de nombreuses populations locales. Ce déclin a été estimé à près de 30 % au cours des 30 dernières années (une génération) et a conduit l'UICN (Union International pour la Conservation de la Nature) à classer *C. rubrum* comme « en danger » (EN). Cette tendance au déclin pourrait dépasser

50 % si les menaces ne sont pas traitées (Otero et al., 2017). Toutefois, la qualité des données utilisées pour les évaluations, en particulier lorsqu'elles font référence à une baisse non vérifiée des rendements au cours des dernières années (Otero et al., 2017), met en doute la fiabilité des évaluations, justifiant en partie le non-classement du corail rouge par la CITES dans son annexe IV.

Statut juridique

C. rubrum est mentionné dans plusieurs instruments juridiques internationaux visant à la conservation et à la protection de l'espèce et de son habitat.

Dans le cadre de la Convention pour la protection du milieu marin et du littoral de la Méditerranée, dite Convention de Barcelone, un Programme d'Action Stratégique spécifique pour la conservation de la biodiversité en Méditerranée (PAS BIO) PA coralligène (Plan d'Action) a été adopté par les parties contractantes (2008). Il vise à proposer un programme de travail pour la conservation de l'écosystème coralligène. Bien qu'il n'ait pas de caractère juridiquement contraignant, ce plan d'action a été adopté en tant que stratégie régionale fixant les priorités et les activités à entreprendre. Parmi les menaces majeures qui pèsent sur la communauté coralligène, une attention particulière est accordée à l'exploitation commerciale du corail rouge (*C. rubrum*), dont les stocks ont fortement diminué dans la plupart des zones. Une gestion adéquate de cette espèce extrêmement précieuse et à longue durée de vie est considérée comme nécessaire.

De plus, *C. rubrum* est inclus dans l'Annexe III du Protocole ASP/DB de la Convention de Barcelone — c'est-à-dire dans la liste des espèces dont l'exploitation est réglementée.

La Convention relative à la conservation de la vie sauvage et du milieu naturel de l'Europe (19. IX. 1979) connue sous le nom de Convention de Berne, qui vise à conserver la flore et la faune sauvages et leurs habitats naturels, en particulier les espèces et les habitats dont la conservation nécessite la coopération de plusieurs états.

Une attention particulière est accordée aux espèces menacées et vulnérables, y compris espèces migratrices menacées et vulnérables. En particulier, *C. rubrum* est inscrit à l'annexe III de la Convention de Berne (liste des espèces de faunes protégées).

C. rubrum est inscrit à l'Annexe V de la Directive Habitats de l'Union européenne (Liste des « Espèces animales et végétales d'intérêt communautaire dont le prélèvement dans la nature et l'exploitation peuvent faire l'objet de mesures de gestion »). La protection de *C. rubrum* est également accordée par les lois nationales de plusieurs pays (Annexe 1 et CITES AC29 Doc.22).

Législation

La gestion des pêcheries de *Corallium rubrum* en Méditerranée est encadrée par une variété de mesures législatives nationales, européennes et de recommandations de la CGPM et qui ont fait l'objet d'un document spécifique (Sacchi and Sacchi, 2022).

Des informations sur les licences, les fermetures temporelles, la taille minimale légale pour le débarquement, la profondeur et les zones autorisées sont également fournies. En ce qui concerne le suivi, le contrôle et la surveillance (SCS), les journaux de bord sont obligatoires dans tous les pays, bien qu'il ne soit pas clairement précisé comment la limite de taille est contrôlée dans la plupart d'entre eux.

Mesures de conservation

L'objectif primordial de la CGPM est d'assurer la conservation et l'utilisation durable des ressources marines vivantes en Méditerranée dont le corail rouge.

Dans sa recommandation GFCM/43/2019/4, la CGPM énumère et recommande un certain nombre de mesures de conservation qui s'intégreront dans le futur plan de gestion pour l'exploitation durable du corail rouge en mer Méditerranée et rappelle qu'une bonne gestion doit s'appuyer sur une limitation de l'accès et du prélèvement (méthode de récolte, nombre de licences, quotas, taille minimale, protections spatio-temporelles) et disposer d'une bonne évaluation de la ressource disponible.

Méthode de récolte

La seule méthode de récolte autorisée en Méditerranée est la pêche en plongée à l'aide d'un pic manuel.

Néanmoins cette méthode a des limites ; la plongée à des profondeurs importantes est une activité très dangereuse qui nécessite de longs temps de décompression ; ceci, ajouté à la pression et la difficulté de travailler sous l'eau et à ces profondeurs sont assez incapacitants, de sorte que les plongeurs de corail rouge peuvent ne pas être en mesure d'effectuer systématiquement une sélection précise de la taille ou une récolte partielle de coraux (Tsounis et al., 2010).

Ces contraintes physiques ajoutées à celles des réglementations ont conduit à un développement non contrôlé de la pêche de jeunes colonies de corail rouge dans des eaux peu profondes (GFCM, 1989).

Taille minimale de référence de conservation (MCRS)

La taille à l'âge de première maturité est en général celle choisie comme taille de référence de conservation ou autrement dit taille minimale légale.

Selon plusieurs auteurs (Garrabou and Harmelin, 2002; Torrents et al., 2005) bien que matures vers 10 ans, il faudrait au moins 20 ans pour que les colonies puissent atteindre une taille de colonie capable d'assurer un bon potentiel reproducteur élevé ; compte tenu cela, il apparaîtrait fortement souhaitable qu'une taille minimale de récolte 10 cm de hauteur ou 8 mm de diamètre basal soit imposée (Torrents et al., 2005).

Néanmoins, d'une façon consensuelle et dans l'attente de plus amples informations sur l'état des populations exploitées, la CGPM a convenu d'adopter une taille minimale fixée à un diamètre de 7 millimètres, mesuré à moins d'un centimètre de la base de la colonie avec une tolérance de 5 % du poids total de la capture (WG — CGPM Ajaccio 5 -7 10 2011).

Profondeur minimale de récolte

Compte tenu de la grande vulnérabilité des habitats en eaux peu profondes aux agressions climatiques et aux polluants terrigènes et afin de les préserver du braconnage, les pays membres de la CGPM ont choisi

- (i) d'interdire toute exploitation du corail rouge dans des fonds inférieurs à 50 m afin de ne pas exploiter les habitats en eau peu profonde (<50 m) où les effets négatifs du changement global et les activités de plongée récréative sont plus susceptibles de se produire ;

- (ii) établir une taille minimale de récolte (par exemple, selon les paramètres biométriques de chaque population) et/ou (iii) des fermetures tournantes (Caddy, 1993) pendant au moins 10 ans.

Limitation du prélèvement

Compte-tenu de l'état de surexploitation de plusieurs bancs exploités sur la recommandation des experts scientifiques, il est apparu fortement nécessaire de maintenir les récoltes de corail rouge aux niveaux existants de production et comme contrôle de l'effort de pêche de maintenir le nombre d'autorisations de pêche délivrées par chacun des membres de la CGPM et de maintenir un suivi de l'effort à long terme (REC CGPM 2020).

Fermetures spatio-temporelles

Celles-ci peuvent être permanentes (sanctuarisation) ou temporaires.

✓ Sanctuarisation

En France, des zones d'interdiction totale à la pêche du corail rouge ont été instaurées dans les eaux des Pyrénées orientales dans la réserve de Cerbère — Banyuls⁴ et dans les Bouches-du-Rhône, à proximité du port de Carro (Martigues) et aux alentours de l'île Verte (La Ciotat). Des améliorations significatives peuvent être obtenues par interdiction de tout type de prélèvement dans une zone donnée comme cela a pu être constaté pour les trois des plus anciennes Aires Marine Protégée (AMP) méditerranéennes, le parc national des Calanques, la réserve naturelle de Scandola, la réserve de Banyuls.

Au sein de ces AMPs, les valeurs de tailles (diamètre basal moyen, hauteur des colonies) des populations sont supérieures à celles signalées pour la plupart des populations peu profondes et des populations profondes hors AMP (Linares et al., 2010).

Dans la réserve de la Côte Vermeille (France), la densité moyenne est trois fois plus grande dans les zones protégées, la hauteur moyenne est deux fois plus grande, le diamètre moyen sur le site protégé est 1,5 fois plus grand, le nombre moyen de branches est 1,5 fois plus grand (Payrot et al., 2012).

La comparaison des populations de corail rouge de l'ancienne réserve de Cerbère-Banyuls à celles du Parc national des Calanques, plus récent, suggère qu'un pas de temps de 5 ans permet l'apparition d'une différence significative entre les populations à l'intérieur et à l'extérieur des zones de non-prélèvement (Richaume et al., 2021).

Cependant, après 20 à 30 ans de protection au sein des AMP françaises et espagnoles, la taille des colonies de corail rouge n'a pas atteint les valeurs des populations « vierges », c'est-à-dire qui n'ont jamais été exploitées (Garrabou and Harmelin, 2002; Linares et al., 2010; Marschal et al., 2004; Tsounis et al., 2006a, 2007) suggérant qu'un rétablissement complet nécessitera des décennies de protection efficace (Linares et al., 2010; Torrents and Garrabou, 2011; Tsounis et al., 2006b).

Toutefois, ceci ne prend pas en compte le changement climatique (Montero-Serra et al., 2019).

⁴ a) Arrêté n 93 2020 06 11 001 du 11 juin 2020

✓ *Fermetures préventives*

Lorsque la proportion des colonies de corail rouge situées au-dessous du MCRS dépasse 25 % (déclencheur) du total des captures annuelles d'une banque de corail rouge donnée, les zones concernées doivent être fermées à toute pêche de corail rouge à titre de précaution.

Un déplacement de l'effort vers d'autres zones devra dans ce cas être étudié et autorisé dans les limites de la capacité de production de ces dernières, supposant une bonne évaluation des stocks de corail rouge (FAO, 2018).

✓ *Système de jachères*

Une alternative suggérée est l'application d'un système d'exploitation tournante avec prélèvement sélectif des branches à partir d'une certaine taille et l'établissement de sanctuaires peut être appliqué en divisant le stock en sous-zones et en échelonnant alternativement l'exploitation de celles-ci sur plusieurs années, permettant ainsi aux stocks épuisés de se reconstituer (Cau Angelo, 2013 ; Grigg, 1989).

Depuis 2002, des zones de jachère pour la pêche du corail rouge ont été instaurées dans les eaux territoriales autour de la Corse.

Elles ont été reconduites en 2016 par arrêté préfectoral pour une période de 5 ans.

Cette approche nécessite néanmoins des informations sur les paramètres démographiques des populations nécessaires à l'application de ces modèles, qui ne sont pas encore disponibles pour les populations de corail rouge dans de nombreuses zones.

De plus, ce schéma de gestion, en prévoyant la fermeture d'une pêche pendant une période de plusieurs décennies, impose des coûts de surveillance très élevés et conduit à une incitation croissante à la pêche illégale.

Évaluation des stocks

La conservation d'une espèce exploitée comme le corail rouge passe l'élaboration d'un plan de gestion de la ressource et d'une estimation préalable à l'aide d'un modèle quantitatif.

Au cours d'un groupe de travail ad hoc de la CGPM (WGSAD), différents modèles utilisés pour l'évaluation des stocks d'espèces démersales ont été testés pour tenter d'évaluer l'état des stocks de corail rouge ; il s'agit du modèle de Schaeffer pour estimer la biomasse à la PME, le modèle de Beverton et Holt pour estimer la taille à la PME et le modèle matriciel de Leslie-Lewis (Cau Angelo, 2013).

Les résultats du modèle de Schaeffer appliqué aux données de pêche en Sardaigne ont montré que le niveau de biomasse actuel était supérieur à celui de la biomasse nécessaire pour atteindre une production moyenne équilibrée sans compromettre les chances de reproduction du stock (BPME) indiquant ainsi que la ressource serait dans un état durable. Cependant, le WGSAD n'a pas validé cette évaluation, en raison de l'absence de fiabilité des données utilisées et a recommandé la nécessité d'intégrer dans l'évaluation des données supplémentaires indépendantes de la pêche.

D'autre part, l'application du modèle de rendement par recrue de Beverton et Holt a conduit à des conclusions contradictoires selon les pays étudiés et nécessite de fait de nouveaux tests avant de pouvoir l'utiliser à titre de conseil. Enfin, les modèles matriciels de Leslie-Lewis, s'ils permettent une description de la dynamique des populations, nécessitent d'être couplés avec des données de capture par âge pour obtenir un diagnostic de l'état d'exploitation du stock (Cau Angelo, 2013). Toutefois, si la calibration des modèles est effectuée sur des données in

situ de recensement et de démographie, les données de capture ne sont utiles que pour évaluer l'impact de la pêche sur la dynamique des populations (Aurelle comm. pers.).

Les modèles habituels d'évaluation des stocks halieutiques ne sont pas adaptés à des données aussi peu abondantes que celle des pêches de corail rouge ; en revanche, l'évaluation basée sur la longueur du ratio du potentiel de reproduction (LBSPR), méthode d'évaluation des stocks récemment développée pour les pêcheries pauvres en données et à petite échelle (Hordyk et al., 2016) peut permettre d'avoir une estimation de l'état d'exploitation du corail rouge. Les modèles LBSPR supposent que les données sur la composition en longueurs sont représentatives de la population exploitée à l'état d'équilibre ; tel que le LBSPR utilise les rapports caractéristiques du cycle biologique des espèces pour analyser la forme des histogrammes de fréquence de longueur des adultes et estimer la sélectivité par taille et la pression de pêche relative appliquée aux stocks, et le ratio potentiel de reproduction (SPR) qui en résulte

Le programme de recherches CGPM sur le corail rouge en Méditerranée devrait permettre d'acquérir de nouvelles données notamment indépendantes de la pêche qui seront analysées au cours d'un nouveau groupe de travail WGSAD (Rome, 12-17 décembre 2022).

Traçabilité

L'objectif de cette recommandation de la CGPM est de mettre en œuvre un système de documentation des captures (CDS) afin de déterminer l'origine du corail rouge récolté dans la zone de la Convention de la CGPM afin de soutenir la mise en œuvre des mesures de conservation et de gestion de la CGPM applicables. (GFCM/43/2019/4).

Selon (Vielzeuf et al., 2021) les concentrations de Ba et Pb mesurées par LA-ICP-MS permettent de distinguer avec un haut degré de confiance les coraux précieux *Corallium rubrum* de la mer Méditerranée et *C. japonicum* de l'océan Pacifique. Cette méthode peu destructrice, relativement peu coûteuse et facile à mettre en œuvre peut aider à faire respecter les réglementations commerciales en distinguant les coraux précieux *Corallium japonicum* inscrits à la CITES des *C. rubrum* non-inscrits à la CITES.

Des analyses génétiques pourraient également être utiles pour identifier les différentes espèces de *Corallium* mais aussi l'origine géographique des colonies au sein d'une espèce (Ledoux et al., 2016, 2013). Des analyses complémentaires, notamment dans le cadre du projet GFCM en cours, vont être réalisées, pour tester la possibilité d'identification génétique de la provenance géographique des colonies pêchées de *C. rubrum*.

Coralliculture

L'Association monégasque pour la protection de la nature (AMPN) pour mieux connaître les capacités du corail rouge à croître dans un habitat artificiel.

Plusieurs grottes artificielles en polyester ont ainsi été immergées en 1989 et 1993 avec des boutures fixées. Ces boutures ont survécu et ont produit des colonies juvéniles (Fig. 15a) autour d'elles. Mais leur croissance dans ces appartements monégasques n'a pas été plus forte que dans les grottes naturelles.

Dans une étude récente (Montero-Serra et al., 2018), les colonies de *Corallium rubrum* se sont révélées extrêmement résistantes au stress de la transplantation, affichant des taux de survie élevés similaires à ceux des populations naturelles après 4 années.

VII. Conclusion

La mise en place d'un plan régional de gestion adaptative pour l'exploitation du corail rouge en mer Méditerranée, selon la recommandation GFCM/41/2017/5 impose une connaissance exhaustive des étapes critiques de sa biologie et des contraintes écologiques de son développement.

Bien que disposant d'un mode de reproduction sexuée, le développement de ses colonies est contraint par une maturité sexuelle tardive (6 ans pour les mâles et 10 ans pour les femelles, avec un succès reproducteur optimal après 20 ans), par les aléas de la dispersion des spermatozoïdes dépendante de l'hydrodynamisme ambiant et la nécessité d'une densité suffisante pour assurer le succès de la fertilisation.

Espèce sessile, elle est soumise à une forte compétition pour l'espace sur les substrats durs sur lesquels les planules doivent se fixer ; espèce sciaphile, cette espèce ne se développe que dans les zones rocheuses et obscures des fonds de 5 à 350 m en moyenne.

Outre ces contraintes biologiques et écologiques, les populations de cette espèce subissent diverses agressions anthropiques (pêche, pollution, ancrages) et climatiques avec l'élévation des températures et les événements extrêmes dues au changement climatique. Dans ce sens, les populations peu profondes des fonds inférieurs à 50 m sont les plus impactées par la pêche, les pollutions d'origine terrigène et les fortes vagues de chaleur de ces dernières années.

Malgré une certaine résilience observée, celles-ci ont un développement plus faible que celles des eaux très profondes et présentent des densités réduites de colonies de grande taille et avec des ramifications bien moins étendues.

Les populations très profondes ont fait peu l'objet de tentatives d'exploitation, compte tenu de la difficulté d'accéder à ces profondeurs, mais doivent être sanctuarisées par mesure de précaution ; en effet, le peu de connaissances que nous avons sur la croissance de ces populations, le faible hydrodynamisme de ces fonds au-delà de 100 m laissent supposer une dispersion larvaire réduite et de faibles densités de colonies.

Les découvertes en génétique ont de plus montré que la dispersion larvaire est insuffisante pour assurer une recolonisation efficace des populations impactées par la pêche ou les mortalités massives.

Cependant, l'homogénéité génétique n'est possiblement pas un indicateur d'un bon statut écologique chez une espèce, des espèces avec de bons statuts écologiques peuvent être très structurées du simple fait de leurs traits d'histoire de vie (faible dispersion etc) (J.B Ledoux, comm. pers.).

Enfin, comme toute espèce halieutique, le recueil des données fiables concernant la pêche du corail rouge, tel qu'obtenues à partir des journaux de bord certifiés, des observateurs à bord ou au débarquement, des mécanismes de traçabilité est essentiel pour comprendre et suivre le niveau d'exploitation de la ressource ; cette compilation des données d'exploitation devrait être étayée en outre par un suivi scientifique régulier indépendant des données de captures, de l'état des zones exploitées.

VIII. Bibliographie

- Abbiati, M., Buffoni, G., Caforio, G., Di Cola, G., Santangelo, G., 1992. Harvesting, predation and competition effects on a red coral population. *Neth. J. Sea Res.* 30, 219–228. [https://doi.org/10.1016/0077-7579\(92\)90060-R](https://doi.org/10.1016/0077-7579(92)90060-R)
- Abbiati, M., Novelli, S., Harmelin, J.G., Santangelo, G., 1997. Struttura genetica di popolamenti simpatrici e allopatrici di corallo rosso. *Biol. E Tutela Corallo Rosso E Altri Ottocoralli Mediterr. Minist. Delle Polit. Agric. Rome* 521.
- Abbiati, M., Santangelo, G., Novelli, S., 1993. Genetic variation within and between two Tyrrhenian populations of the Mediterranean alcyonarian *Corallium rubrum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* <https://doi.org/10.3354/meps095245>
- Allemand, D., Bénazet-Tambutté, S., 1996. Dynamics of calcification in the mediterranean red coral, *Corallium rubrum* (Linnaeus) (Cnidaria, Octocorallia). *J. Exp. Zool.* [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1097-010X\(19961101\)276:4<270::AID-JEZ4>3.0.CO;2-L](https://doi.org/10.1002/(SICI)1097-010X(19961101)276:4<270::AID-JEZ4>3.0.CO;2-L)
- Angiolillo, M., di Lorenzo, B., Farcomeni, A., Bo, M., Bavestrello, G., Santangelo, G., Cau, Angelo, Mastascusa, V., Cau, Alessandro, Sacco, F., Canese, S., 2015. Distribution and assessment of marine debris in the deep Tyrrhenian Sea (NW Mediterranean Sea, Italy), *Marine Pollution Bulletin.* [arpi.unipi.it. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.12.044](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.12.044)
- Angiolillo, M., Gori, A., Canese, S., Bo, M., Priori, C., Bavestrello, G., Salvati, E., Erra, F., Greenacre, M., Santangelo, G., 2016. Distribution and population structure of deep-dwelling red coral in the Northwest Mediterranean. *Mar. Ecol.* 37, 294–310. <https://doi.org/10.1111/maec.12274>
- Aurelle, D., Ledoux, J.B., Rocher, C., Borsa, P., Chenuil, A., Féral, J.P., 2011. Phylogeography of the red coral (*Corallium rubrum*): Inferences on the evolutionary history of a temperate gorgonian. *Genetica* 139, 855–869. <https://doi.org/10.1007/s10709-011-9589-6>
- Ballesteros, E., 2006. Mediterranean coralligenous assemblages: A synthesis of present knowledge (in *Oceanography and marine biology: An annual review*-Volume 48, pp. 123-195).
- Bavestrello, G., Bo, M., Canese, S., Sandulli, R., Cattaneo-Vietti, R., 2014. The red coral populations of the gulfs of Naples and Salerno: human impact and deep mass mortalities. *Ital. J. Zool.* 81, 552–563. <https://doi.org/10.1080/11250003.2014.950349>
- Bavestrello, G., Cerrano, C., Cattaneo-vietti, R., 2009. Biological Interactions Affecting the Growth Rates of Red Coral (*Corallium Rubrum*) Colonies. 1st Symp. Coralligenous Calcareous Bio-Concretions Mediterr. Sea.
- Bayer, F.M., 1956. Octocorallia. Treatise on invertebrate paleontology. Part F Coelenterata *Geol. Soc. Am. Univ. Kans. Press Lawrence Kans.* F166–F231.
- Benedetti, M.C., Bramanti, L., Priori, C., Erra, F., Iannelli, M., Bulleri, F., Santangelo, G., 2020. Polyp longevity in a precious gorgonian coral: hints toward a demographic approach to polyp dynamics. *Coral Reefs* 39, 1125–1136. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-01942-6>
- Benedetti, M.C., Priori, C., Erra, F., Santangelo, G., 2016. Growth patterns in mesophotic octocorals: Timing the branching process in the highly-valuable Mediterranean *Corallium rubrum*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.12.026>
- Bensettiti, F., naturelle (Paris), M. national d'histoire, 2004. Habitats côtiers. la Documentation française.
- Bo, M., Bava, S., Canese, S., Angiolillo, M., Cattaneo-Vietti, R., Bavestrello, G., 2014. Fishing impact on deep Mediterranean rocky habitats as revealed by ROV investigation. *Biol. Conserv.* 171, 167–176. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2014.01.011>
- Boavida, J., Paulo, D., Aurelle, D., Arnaud-Haond, S., Marschal, C., Reed, J., Goncalves, J.M.S., Serrao, E.A., 2016. A well-kept treasure at depth: Precious red coral rediscovered in atlantic deep coral gardens (SW Portugal) after 300 Years. *PLoS ONE* 11, 1–26. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0147228>
- Bramanti, L., Iannelli, M., Santangelo, G., 2009. Mathematical modelling for conservation and management of gorgonians corals: youngs and olds, could they coexist? *Ecol. Model.* 220, 2851–2856. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2009.01.031>

- Bramanti, L., Magagnini, G., De Maio, L., Santangelo, G., 2005. Recruitment, early survival and growth of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (L 1758), a 4-year study. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.08.029>
- Bramanti, L., Movilla, J., Guron, M., Calvo, E., Gori, A., Dominguez-Carrió, C., Grinyó, J., Lopez-Sanz, A., Martinez-Quintana, A., Pelejero, C., Ziveri, P., Rossi, S., 2013. Detrimental effects of ocean acidification on the economically important Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*). *Glob. Change Biol.* 19, 1897–1908. <https://doi.org/10.1111/gcb.12171>
- Bramanti, L., Vielmini, I., Rossi, S., Tsounis, G., Iannelli, M., Cattaneo-Vietti, R., Priori, C., Santangelo, G., 2014. Demographic parameters of two populations of red coral (*Corallium rubrum* L. 1758) in the North Western Mediterranean. *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-013-2383-5>
- Bruckner, A., 2010. Population Dynamics and life history traits of *Corallium Rubrum* populations: implications for sustainable management and trade. Khaled Bin Sultan Living Oceans Found.
- Bruckner, A.W., 2016. Advances in management of precious corals to address unsustainable and destructive harvest techniques. *Cnidaria Past Present Future World Medusa Her Sisters* 747–786. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_46
- Bruckner, A.W., 2010. Quantifying the decline in *Corallium rubrum* populations: Reply to Santangelo & Bramanti (2010). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* <https://doi.org/10.3354/meps08898>
- Caddy, J.F., 1993. Background concepts for a rotating harvesting strategy with particular reference to the Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*. *Mar. Fish. Rev.*
- Calcinai, B., Cerrano, C., Bavestrello, G., Iwasaki, N., 2010. Biodiversity and ecology of sponge boring into precious corals: a worldwide overview. In: Bussoletti, E., D. Cottingham, A. Bruckner, G. Roberts & R. Sandulli (eds) *Proceedings of the International Workshop on Red Coral Science, Management, and Trade: Lessons from the Mediterranean*. NOAA Tech. Memo. CRCP- 13 Silver Spring MD Napoli 165–171.
- Calderón, I., Garrabou, J., Aurelle, D., 2006. Evaluation of the utility of COI and ITS markers as tools for population genetic studies of temperate gorgonians. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 336, 184–197. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.05.006>
- Caley, M.J., Carr, M.H., Hixon, M.A., Hughes, T.P., Jones, G.P., Menge, B.A., 1996. Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 477–500.
- Cannas, R., 2019. Global Report on the Biology, Fishery and Trade of Precious Corals.
- Cannas, R., Caocci, F., Follesa, M.C., Grazioli, E., Pedoni, C., 2010. Multidisciplinary data on the status of red coral (*Corallium rubrum*) resource in Sardinian seas (Central Western Mediterranean). *Proc. Int. Workshop Red Coral Sci. Manag. Trade Lessons Mediterr.* NOAA Tech. Memo. CRCP-13.
- Cannas, R., Caocci, F., Follesa, M.C., Pedoni, C., Pendugiu, A.A., Pesci, P., Sacco, F., Cau, A., 2011. The red coral resource in Sardinian seas: a multidisciplinary survey on *Corallium rubrum* populations, *Studi Trentini di Scienze Naturali*. iris.unica.it.
- Cannas, R., Sacco, F., Cau, Alessandro, Coluccia, E., Follesa, M.C., Cau, Angelo, 2015. New insights into connectivity patterns of mesophotic red coral (*Corallium rubrum*) populations. *Hydrobiologia* 759, 63–73. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2198-0>
- Cannas, R., Sacco, F., Cau, Alessandro, Cuccu, D., Follesa, M.C., Cau, Angelo, 2016. Genetic monitoring of deep-water exploited banks of the precious Sardinia coral *Corallium rubrum* (L., 1758): Useful data for a sustainable management. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 26, 236–250. <https://doi.org/10.1002/aqc.2522>
- Carugati, L., Bramanti, L., Giordano, B., Pittura, L., Cannas, R., Follesa, M.C., Pusceddu, A., Cau, A., 2021. Colonization of plastic debris by the long-lived precious red coral *Corallium rubrum*: New insights on the “plastic benefits” paradox. *Mar. Pollut. Bull.* 165. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2021.112104>
- Casu, M., Casu, D., Lai, T., Cossu, P., Curini-Galletti, M., 2008. A molecular tool for genetic surveys in the red coral (*Corallium rubrum*): An Inter-Simple Sequence Repeats (ISSRs) perspective. *Biochem. Syst. Ecol.* <https://doi.org/10.1016/j.bse.2007.08.011>

- Cattaneo-Vietti, R., Bavestrello, G., Bo, M., Canese, S., Vigo, A., Andaloro, F., 2017. Illegal ingegno fishery and conservation of deep red coral banks in the Sicily Channel (Mediterranean Sea). *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 27, 604–616. <https://doi.org/10.1002/aqc.2731>
- Cattaneo-Vietti, R., Bo, M., Cannas, R., Cau, A., Follesa, C., Meliadó, E., Russo, G.F., Sandulli, R., Santangelo, G., Bavestrello, G., 2016. An overexploited Italian treasure: past and present distribution and exploitation of the precious red coral *Corallium rubrum* (L., 1758) (Cnidaria: Anthozoa). *Ital. J. Zool.* 83, 443–455. <https://doi.org/10.1080/11250003.2016.1255788>
- Cau, A., Bramanti, L., Cannas, R., Follesa, M.C., Angiolillo, M., Canese, S., Bo, M., Cuccu, D., Guizien, K., 2016. Habitat constraints and self-thinning shape Mediterranean red coral deep population structure: Implications for conservation practice. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep23322>
- Cau, A., Follesa, M.C., Moccia, D., Alvito, A., Bo, M., Angiolillo, M., Canese, S., Paliaga, E.M., Orrù, P.E., Sacco, F., Cannas, R., 2015a. Deepwater corals biodiversity along roche du large ecosystems with different habitat complexity along the south Sardinia continental margin (CW Mediterranean Sea). *Mar. Biol.* 162, 1865–1878. <https://doi.org/10.1007/s00227-015-2718-5>
- Cau, A., Moccia, D., Follesa, M.C., Alvito, A., Canese, S., Angiolillo, M., Cuccu, D., Bo, M., Cannas, R., 2017. Coral forests diversity in the outer shelf of the south Sardinian continental margin. *Deep-Sea Res. Part Oceanogr. Res. Pap.* 122, 60–70. <https://doi.org/10.1016/j.dsr.2017.01.016>
- Cau, A., Paliaga, E.M., Cannas, R., Deiana, G., Follesa, M.C., Sacco, F., Todde, S., Orrù, P.E., 2015b. Preliminary data on habitat characterization relevance for red coral conservation and management. *Ital. J. Geosci.* 134, 60–68. <https://doi.org/10.3301/IJG.2014.40>
- Cau Angelo, 2013. ADAPTIVE MANAGEMENT PLAN FOR RED CORAL (*Corallium rubrum*) IN THE GFCM COMPETENCE AREA.
- Cerrano, C., Bavestrello, G., Bianchi, C.N., Cattaneo-Vietti, R., Bava, S., Morganti, C., Morri, C., Picco, P., Sara, G., Schiaparelli, S., Siccardi, A., Sponga, F., 2000. A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecol. Lett.* 3, 284–293. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00152.x>
- Cerrano, C., Bavestrello, G., Cicogna, F., Cattaneo-Vietti, R., 1999. Nuove esperienze sul trapianto e sugli effetti del prelievo di corallo rosso nel mar ligure. *Biol. E Tutela Corallo Rosso E Altri Ottocoralli Mediterr. Minist. Polit. Agric. Rome* 57–73.
- Cerrano, C., Cardini, U., Bianchelli, S., Corinaldesi, C., Pusceddu, A., Danovaro, R., 2013. Red coral extinction risk enhanced by ocean acidification. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep01457>
- Çinar, M.E., Gönülal, O., Öztürk, B., 2018. Wanted dead or alive: *Corallium rubrum* (Cnidaria: Anthozoa) on the coasts of Turkey. *Cah. Biol. Mar.* 59, 175–179. <https://doi.org/10.21411/CBM.A.1043F293>
- Cinelli, F., Tunesi, L., 2009. The coralligenous domain, in: *Marine Bioconstructions: Nature's Architectural Seascapes*. Edizioni del Museo Friulano di Storia Naturale, pp. 13–28.
- Conci, N., Vargas, S., Wörheide, G., 2021. The Biology and Evolution of Calcite and Aragonite Mineralization in Octocorallia. *Front. Ecol. Evol.* <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.623774>
- Corriero, G., Abbiati, M., Santangelo, G., 1997. Sponges inhabiting a Mediterranean red coral population. *Mar. Ecol.* 18, 147–155. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1997.tb00433.x>
- Costantini, F., Fauvelot, C., Abbiati, M., 2007. Genetic structuring of the temperate gorgonian coral (*Corallium rubrum*) across the western Mediterranean Sea revealed by microsatellites and nuclear sequences. *Mol. Ecol.* 16, 5168–5182. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03579.x>
- Costantini, F., Rossi, S., Pintus, E., Cerrano, C., Gili, J.M., Abbiati, M., 2011. Low connectivity and declining genetic variability along a depth gradient in *Corallium rubrum* populations. *Coral Reefs* 30, 991–1003. <https://doi.org/10.1007/s00338-011-0771-1>
- Costantini, F., Taviani, M., Remia, A., Pintus, E., Schembri, P.J., Abbiati, M., 2010. Deep-water *Corallium rubrum* (L., 1758) from the Mediterranean Sea: Preliminary genetic characterisation. *Mar. Ecol.* 31, 261–269. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2009.00333.x>

- Costantini, F., Tinti, F., Abbiati, M., 2003. Sistematica molecolare e filogenesi di *Corallium rubrum*. *Biol. Mar. Mediterr.*
- Crocetta, F., Spanu, M., 2008. Molluscs associated with a sardinian deep water population of *corallium rubrum* (linné, 1758). *Mediterr. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.12681/mms.133>
- Del Gaudio, D., Fortunato, G., Borriello, M., Gili, J.M., Buono, P., Calcagno, G., Salvatore, F., Sacchetti, L., 2004. Genetic typing of *Corallium rubrum*. *Mar. Biotechnol.* <https://doi.org/10.1007/s10126-004-3001-9>
- Di Geronimo, I., Rosso, A., Sanfilippo, R., 1994. I banchi fossiliferi di *Corallium rubrum* al largo di Sciacca (Canale de Sicilia). *Il Corallo Rosso Mediterr.* *Arte Storia E Sci.*
- Fabri, M.-C., Pedel, L., 2012. Biocénoses des fonds meubles du bathyal et de l'abyssal/SRM MO.
- Fabri, M.C., Vinha, B., Allais, A.G., Bouhier, M.E., Dugornay, O., Gaillot, A., Arnaubec, A., 2019. Evaluating the ecological status of cold-water coral habitats using non-invasive methods: An example from Cassidaigne canyon, northwestern Mediterranean Sea. *Prog. Oceanogr.* 178. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2019.102172>
- Faget, D., Vielzeuf, D., 2018. Le vase et le microscope : origines et développement d'une connaissance scientifique du corail rouge de Méditerranée (xvie-. Rives Méditerranéennes. <https://doi.org/10.4000/rives.5794>
- FAO, 2018. Rapport de la quarante et unième session de la Commission générale des pêches pour la Méditerranée (CGPM), Budva, Monténégro, 16-20 octobre 2017. Rapport CGPM No. 41. Rome, Italie. (No. 41).
- Freiwald, A., Beuck, L., Rüggeberg, A., Taviani, M., Hebbeln, D., Participants, R.M.C.M.-1, 2009. The white coral community in the central Mediterranean Sea revealed by ROV surveys. *Oceanography* 22, 58–74.
- Galli, G., Bramanti, L., Priori, C., Rossi, S., Santangelo, G., Tsounis, G., Solidoro, C., 2016. Modelling red coral (*Corallium rubrum*) growth in response to temperature and nutrition. *Ecol. Model.* <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.010>
- Gallmetzer, I., Haselmair, A., Velimirov, B., 2010. Slow growth and early sexual maturity: Bane and boon for the red coral *Corallium rubrum*. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 90, 1–10. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.04.018>
- Garcia, S., 1984. Consejo General de Pesca del Mediterraneo (CGPM): Informe de la Consulta técnica del CGPM sobre los recursos de coral rojo del Mediterraneo.
- García-Rodríguez, M., Massò, C., 1986. Algunas bases para la determinación directa de la edad del coral rojo (*Corallium rubrum*, L).
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J.G., Gambi, M.C., Kersting, D.K., Ledoux, J.B., Lejeune, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J.C., Serrano, E., Teixido, N., Torrents, O., Zabala, M., Zuberer, F., Cerrano, C., 2009. Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: Effects of the 2003 heat wave. *Glob. Change Biol.* 15, 1090–1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>
- Garrabou, J., Gómez-Gras, D., Medrano, A., Cerrano, C., Ponti, M., Schlegel, R., Bensoussan, N., Turicchia, E., Sini, M., Gerovasileiou, V., 2022. Marine heatwaves drive recurrent mass mortalities in the Mediterranean Sea. *Glob. Change Biol.* 28, 5708–5725.
- Garrabou, J., Harmelin, J.G., 2002. A 20-year study on life-history traits of a harvested long-lived temperate coral in the NW Mediterranean: Insights into conservation and management needs. *J. Anim. Ecol.* 71, 966–978. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00661.x>
- Garrabou, Joaquim, Linares, C., Montero-Serra, I., Ledoux, J.B., López-Sanz, À., Olvera, À., Hereu, B., Rossi, S., Bramanti, L., Tsounis, G., Dominguez-Carrió, C., Grinyó, J., Zabala, M., Gili, J.M., 2017. Informe sobre el estado de las poblaciones de coral rojo (*Corallium rubrum*) en las aguas de Cataluña. digital.csic.es.
- Garrabou, J., Perez, T., Sartoretto, S., Harmelin, J.G., 2001. Mass mortality event in red coral *Corallium rubrum* populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 217, 263–272. <https://doi.org/10.3354/meps217263>

- Garrabou, J., Sala, E., Arcas, A., Zabala, M., 1998. The impact of diving on rocky sublittoral communities: a case study of a bryozoan population. *Conserv. Biol.* 12, 302–312.
- Garrabou, J., Sala, E., Linares, C., Ledoux, J.B., Montero-Serra, I., Dominici, J.M., Kipson, S., Teixidó, N., Cebrian, E., Kersting, D.K., Harmelin, J.G., 2017. Re-shifting the ecological baseline for the overexploited Mediterranean red coral. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep42404>
- Gazulla, C.R., López-Sendino, P., Antunes, A., Aurelle, D., Montero-Serra, I., Dominici, J.M., Linares, C., Garrabou, J., Ledoux, J.B., 2021. Demo-Genetic Approach for the Conservation and Restoration of a Habitat-Forming Octocoral: The Case of Red Coral, *Corallium rubrum*, in the Réserve Naturelle de Scandola. *Front. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.633057>
- GBIF, 2022. GBIF.org (21 June 2022) GBIF Occurrence Download <https://doi.org/10.15468/dl.6828yf>.
- GFCM, 1989. Report on the second technical consultation on red coral in the Mediterranean.
- Ghanem, R., Soufi Kechaou, E., Ben Souissi, J., Garrabou, J., 2018. Overview on the distribution of gorgonian species in Tunisian marine coastal waters (central Mediterranean). *Sci. Mar.* <https://doi.org/10.3989/scimar.04675.07a>
- Giordano, B., Bramanti, L., 2021. First report of chimerism in Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*). *Mediterr. Mar. Sci.* 22, 157–160. <https://doi.org/10.12681/mms.25553>
- Grigg, R.W., 1989. Precious coral fisheries of the Pacific and Mediterranean. *Mar. Invertebr. Fish. THEIR Assess. Manag.* 637–645.
- Haguenaer, A., Zuberer, F., Ledoux, J.B., Aurelle, D., 2013. Adaptive abilities of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* in a heterogeneous and changing environment: From population to functional genetics. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 449, 349–357. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.010>
- Harmelin, J.G., 2016. Le corail rouge, l’or de Méditerranée. [WWW Document]. URL <http://www.futura-sciences.com/magazines/nature/infos/dossiers/d/faune-corail-rouge-or-mediterranee-606/page/3/> (accessed 5.18.16).
- Harmelin, J.-G., 2004. Environnement thermique du benthos côtier de l’île de Port-Cros (parc national, France, Méditerranée nord-occidentale) et implications biogéographiques. *Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park* 20, 97–146.
- Harmelin, J.G., 1984. Bryozoaires des peuplements sciaphiles de Méditerranée: révision de *Cribrilina setosa* Waters et description de deux nouvelles espèces de *Cribrilaria* (Bryozoa, Cheilostomata). *Zool. Scr.* 13, 81–88.
- Harmelin, J.G., Charbonnier, D., Garcia, S., 1984. Biologie du corail rouge. Parametres de populations, croissance et mortalite naturelle. Etat des connaissance en France.
- Hordyk, A.R., Ono, K., Prince, J.D., Walters, C.J., 2016. A simple length-structured model based on life history ratios and incorporating size-dependent selectivity: application to spawning potential ratios for data-poor stocks. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 73, 1787–1799.
- Jaziri, S., Costantini, F., Rugiu, L., Abbiati, M., Jarbou, O., 2017. Does historical harvesting affect colony size distribution and genetic diversity in *Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758)? Evidences from the Southern Mediterranean commercial banks. *Hydrobiologia* 784, 211–224. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2875-7>
- Knittweis, L., Aguilar, R., Alvarez, H., Borg, J.A., Evans, J., Garcia, P., J., S.P., 2016. New depth record of the precious red coral *Corallium rubrum*. *CIESM Congr. Proc. Comm. Int. Pour Explor. Sci. Mer Méditerranée*.
- Laborel, J., 1959. Contribution à l’étude directe des peuplements benthiques sciaphiles sur substrat rocheux en Méditerranée.
- Lacaze-Duthiers, H., 1864. Histoire naturelle du corail: Organisation-reproduction-pêche en Algérie-industrie et commerce. Avec 20 planches dessinées d’après nature et coloriées. Baillière.
- Lastras, G., Canals, M., Ballesteros, E., Gili, J.M., Sanchez-Vidal, A., 2016. Cold-water corals and anthropogenic impacts in la Fonera submarine canyon head, Northwestern Mediterranean Sea. *PLoS ONE* 11. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155729>
- Ledoux, J.B., Antunes, A., Haguenaer, A., Pratlong, M., Costantini, F., Abbiati, M., Aurelle, D., 2016. Molecular forensics into the sea: How molecular markers can help to struggle against poaching

- and illegal trade in precious corals? *Cnidaria Past Present Future World Medusa Her Sisters* 729–745. https://doi.org/10.1007/978-3-319-31305-4_45
- Ledoux, J.B., Aurelle, D., Féral, J.P., Garrabou, J., 2013. Molecular forensics in the precious Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*: Testing DNA extraction and microsatellite genotyping using dried colonies. *Conserv. Genet. Resour.* 5, 327–330. <https://doi.org/10.1007/s12686-012-9795-2>
- Ledoux, J.B., Frias-Vidal, S., Montero-Serra, I., Antunes, A., Casado Bueno, C., Civit, S., Lopez-Sendino, P., Linares, C., Garrabou, J., 2020. Assessing the impact of population decline on mating system in the overexploited Mediterranean red coral. *Aquat. Conserv. Mar. Freshw. Ecosyst.* 30, 1149–1159. <https://doi.org/10.1002/aqc.3327>
- Ledoux, J.B., Garrabou, J., Bianchimani, O., Drap, P., Féral, J.P., Aurelle, D., 2010a. Fine-scale genetic structure and inferences on population biology in the threatened Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*. *Mol. Ecol.* 19, 4204–4216. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04814.x>
- Ledoux, J.B., Mokhtar-Jamaï, K., Roby, C., Féral, J.P., Garrabou, J., Aurelle, D., 2010b. Genetic survey of shallow populations of the Mediterranean red coral [*Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758)]: New insights into evolutionary processes shaping nuclear diversity and implications for conservation. *Mol. Ecol.* 19, 675–690. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04516.x>
- Linares, C., Bianchimani, O., Torrents, O., Marschal, C., Drap, P., Garrabou, J., 2010. Marine Protected Areas and the conservation of long-lived marine invertebrates: The Mediterranean red coral. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 402, 69–79. <https://doi.org/10.3354/meps08436>
- Linares, C., Doak, D.F., Ledoux, J.B., Garrabou, J., Mari, P., 2018. Strong linkages between depth, longevity and demographic stability across marine sessile species.
- Linares, C., Hereu, B., Zabala, M., 2000. Avaluació de la població de corall *Corallium rubrum* de les illes Medes: exercici 1999. Seguiment temporal de la reserva marina de les illes Medes. Informe anual 1999. Seguiment Temporal Ldots.
- Marchetti, R., 1965. Ricerche sul corallo rosso della costa ligure e toscana. Istituto lombardo di scienze e lettere.
- Marschal, C., Garrabou, J., Harmelin, J.G., Pichon, M., 2004. A new method for measuring growth and age in the precious red coral *Corallium rubrum* (L.). *Coral Reefs.* <https://doi.org/10.1007/s00338-004-0398-6>
- Martínez-Quintana, A., Bramanti, L., Viladrich, N., Rossi, S., Guizien, K., 2015. Quantification of larval traits driving connectivity: the case of *Corallium rubrum* (L. 1758). *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-014-2599-z>
- McFadden, C.S., van Ofwegen, L.P., Quattrini, A.M., 2022. Revisionary systematics of Octocorallia (Cnidaria: Anthozoa) guided by phylogenomics. *Bull. Soc. Syst. Biol.* 1.
- Montero-Serra, I., Garrabou, J., Doak, D.F., Figuerola, L., Hereu, B., Ledoux, J.B., Linares, C., 2018. Accounting for Life-History Strategies and Timescales in Marine Restoration. *Conserv. Lett.* 11, 1–9. <https://doi.org/10.1111/conl.12341>
- Montero-Serra, I., Garrabou, J., Doak, D.F., Ledoux, J.B., Linares, C., 2019. Marine protected areas enhance structural complexity but do not buffer the consequences of ocean warming for an overexploited precious coral. *J. Appl. Ecol.* 56, 1063–1074. <https://doi.org/10.1111/1365-2664.13321>
- Otero, M. del M., Numa, C., Bo, M., Orejas, C., Garrabou, J., Cerrano, C., Kružić, P., Antoniadou, C., Aguilar, R., Kipson, S., 2017. Overview of the conservation status of Mediterranean Anthozoa.
- Payrot, J., Romans, P., Ferrari, B., Desdevises, Y., Lafargue, C., Laffon, J.-F., Lenfant, P., Bianchimani, O., Drap, P., 2012. Suivi des peuplements de corail rouge (*Corallium rubrum*) sur la Côte vermeille 53.
- Pedel, L., Fabri, M.-C., 2011. Description et cartographie des biocénoses benthiques rencontrées au cours de la campagne MEDSEACAN (Aamp/Comex).
- Pérès, J.-M., Picard, J., 1964. Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. Station Marine d'Endoume.

- Perez, T., Garrabou, J., Sartoretto, S., Harmelin, J.G., Francour, P., Vacelet, J., 2000. Mass mortality of marine invertebrates: An unprecedented event in the Northwestern Mediterranean. *Comptes Rendus Acad. Sci. - Ser. III* 323, 853–865. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)01237-3](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01237-3)
- Pergent, G., Bellan-Santini, D., Bellan, G., Bitar, G., Harmelin, J.G., 2007. Manuel d'interprétation des types d'habitats marins pour la sélection des sites à inclure dans les inventaires nationaux de sites naturels d'intérêt pour la Conservation. *CarAsp Publ Tunis Tunis*.
- Perrin, J., Vielzeuf, D., Ricolleau, A., Dallaporta, H., Valton, S., Floquet, N., 2015. Block-by-block and layer-by-layer growth modes in coral skeletons. *Am. Mineral.* 100, 681–695. <https://doi.org/10.2138/am-2015-4990>
- Picciano, M., Ferrier-Pagès, C., 2007. Ingestion of pico- and nanoplankton by the Mediterranean red coral *Corallium rubrum*. *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0415-0>
- Porcu, C., Follesa, M.C., Cannas, R., Cau, AL, Soldovilla, G., Pesci, P., Cau, AN, 2017. Reproductive patterns in deep versus shallow populations of the precious mediterranean gorgonian *Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758) (Sardinia, central-western Mediterranean). *Mediterr. Mar. Sci.* 18, 64–76. <https://doi.org/10.12681/mms.1854>
- Pratlong, M., Haguenaer, A., Brener, K., Mitta, G., Toulza, E., Garrabou, J., Bensoussan, N., Pontarotti, P., Aurelle, D., 2021. Separate the wheat from the chaff: genomic scan for local adaptation in the red coral *Corallium rubrum*. *Peer Community J.* <https://doi.org/10.24072/pcjournal.12>
- Pratlong, M., Haguenaer, A., Chenesseau, S., Brener, K., Mitta, G., Toulza, E., Bonabaud, M., Rialle, S., Aurelle, D., Pontarotti, P., 2017. Evidence for a genetic sex determination in Cnidaria, the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*). *R. Soc. Open Sci.* <https://doi.org/10.1098/rsos.160880>
- Priori, C., 2021. Sexual selection in the predatory behaviour of *Pseudosimnia carnea*: a hypothetical explanation. *Acad. Lett.* <https://doi.org/10.20935/al909>
- Priori, C., Erra, F., Angiolillo, M., Santangelo, G., 2015. Effects of gastropod predation on the reproductive output of an overexploited deep octocoral. *Coral Reefs* 34, 59–63. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1223-5>
- Priori, C., Mastascusa, V., Erra, F., Angiolillo, M., Canese, S., Santangelo, G., 2013. Demography of deep-dwelling red coral populations: Age and reproductive structure of a highly valued marine species. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 118, 43–49. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2012.12.011>
- Relini, G., Giaccone, G., 2009. Priority habitats according to the SPA/BIO protocol (Barcelona Convention) present in Italy. Identification sheets. *Biol. Mar. Mediterr.* 16, 1–372.
- Richaume, J., Cheminée, A., Drap, P., Bonhomme, P., Cadene, F., Ferrari, B., Hartmann, V., Michez, N., Bianchimani, O., 2021. 3D Photogrammetry Modeling Highlights Efficient Reserve Effect Apparition After 5 Years and Stillness After 40 for Red Coral (*Corallium rubrum*) Conservation in French MPAs. *Front. Mar. Sci.* <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.639334>
- Ricolleau, A., Floquet, N., Devidal, J.L., Bodnar, R.J., Perrin, J., Garrabou, J., Harmelin, J.G., Costantini, F., Boavida, J.R., Vielzeuf, D., 2019. Lead (Pb) profiles in red coral skeletons as high resolution records of pollution in the Mediterranean Sea. *Chem. Geol.* 525, 112–124. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2019.07.005>
- Romano, J.C., Bensoussan, N., Younes, W.A., Arlhac, D., 2000. Thermal anomaly in waters of the Gulf of Marseilles during the summer of 1999. A partial explanation of the mortality of certain fixed invertebrates? *C. R. Acad. Sci. III* 323, 415–427.
- Rossi, S., Tsounis, G., Orejas, C., Padrón, T., Gili, J.M., Bramanti, L., Teixidó, N., Gutt, J., 2008. Survey of deep-dwelling red coral (*Corallium rubrum*) populations at Cap de Creus (NW Mediterranean). *Mar. Biol.* 154, 533–545. <https://doi.org/10.1007/s00227-008-0947-6>
- Sacchi, O., Sacchi, J., 2022. La législation de la pêche au corail rouge *Corallium rubrum* en Méditerranée française. Rapport dans le cadre du programme sur le corail rouge de la CGPM.
- Santangelo, G., Abbiati, M., Caforio, G., 1993. Age structure and population dynamics in *Corallium rubrum* (L.). *Red Coral Mediterr. Sea Art Hist. Sci.*
- Santangelo, G., Abbiati, M., Caforio, G., 1988. Structure of a red coral population. *Rapp PV Réunion Comm Int Explor Sci Mer Méditerr Monaco* 31, p19.

- Santangelo, G., Bongiorni, L., Buffoni, G., 1997. Recruitment density-dependence in red coral population. *Biol. Mar. Mediterr* 97, 277–281.
- Santangelo, G., Carletti, E., Maggi, E., Bramanti, L., 2003. Reproduction and population sexual structure of the overexploited Mediterranean red coral *Corallium rubrum*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 248, 99–108. <https://doi.org/10.3354/meps248099>
- Santangelo, G., Cupido, R., Cocito, S., Bramanti, L., Priori, C., Erra, F., Iannelli, M., 2015. Effects of increased mortality on gorgonian corals (Cnidaria, Octocorallia): different demographic features may lead affected populations to unexpected recovery and new equilibrium points, *Hydrobiologia*. arpi.unipi.it. <https://doi.org/10.1007/s10750-015-2241-1>
- Santarelli, B., Senes, L., Pronzato, R., Cerrano, C., ..., 1999. Diel activity cycles of *Corallium rubrum* polyps. *Red Coral Ldots*.
- Stiller, M.-A., Rivoire, G., Charbonnier, D., Garcia, S., 1984. *Biologie et écologie du corail rouge en Méditerranée française*.
- Taviani, M., Freiwald, A., Beuck, L., Angeletti, L., Remia, Vertino, A.A., Dimech, M., Schembri, P.J., 2010. The deepest known occurrence of the precious red coral *Corallium rubrum* (L. 1758) in the Mediterranean Sea, *Proceedings of the International Workshop on Red Coral Science, Management, and Trade: Lessons from the Mediterranean*. um.edu.mt.
- Thibaut, T., Blanfuné, A., Markovic, L., 2012. Biocénoses des fonds durs du médiolittoral. Sous-région marine Méditerranée occidentale. *Evaluation initiale DCSMM*.
- Torrents, O., Garrabou, J., 2011. Fecundity of red coral *Corallium rubrum* (L.) populations inhabiting in contrasting environmental conditions in the NW Mediterranean. *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-011-1627-5>
- Torrents, O., Garrabou, J., Marschal, C., Harmelin, J.G., 2005. Age and size at first reproduction in the commercially exploited red coral *Corallium rubrum* (L.) in the Marseilles area (France, NW Mediterranean). *Biol. Conserv.* <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.010>
- Torrents, O., Tambutté, E., Caminiti, N., Garrabou, J., 2008. Upper thermal thresholds of shallow vs. deep populations of the precious Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (L.): Assessing the potential effects of warming in the NW Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 357, 7–19. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.006>
- Tsounis, G., 2005. *Demography, Reproductive Biology and Trophic Ecology of Red Coral (Corallium rubrum L.) at the Costa Brava (NW Mediterranean): Ecological Data as a Tool for Management, Reproductive Biology*. media.suub.uni-bremen.de.
- Tsounis, G., Rossi, S., Gili, J.-M., Arntz, W., 2006a. Population structure of an exploited benthic cnidarian: the case study of red coral (*Corallium rubrum* L.). *Mar. Biol.* <https://doi.org/10.1007/s00227-006-0302-8>
- Tsounis, G., Rossi, S., Gili, J.M., Arntz, W.E., 2007. Red coral fishery at the costa brava (NW Mediterranean): Case study of an overharvested precious coral. *Ecosystems* 10, 975–986. <https://doi.org/10.1007/s10021-007-9072-5>
- Tsounis, G., Rossi, S., Grigg, R., Santangelo, G., Bramanti, L., Gili, J.M., 2010. The exploitation and conservation of precious corals. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* <https://doi.org/10.1201/EBK1439821169>
- Tsounis, G., Rossi, S., Laudien, J., Bramanti, L., Fernández, N., Gili, J.M., Arntz, W., 2006b. Diet and seasonal prey capture rates in the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum* L.). *Mar. Biol.* 149, 313–325. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0220-1>
- Van De Water, J.A.J.M., Melkonian, R., Junca, H., Voolstra, C.R., Reynaud, S., Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., 2016. Spirochaetes dominate the microbial community associated with the red coral *Corallium rubrum* on a broad geographic scale. *Sci. Rep.* <https://doi.org/10.1038/srep27277>
- van de Water, J.A.J.M., Voolstra, C.R., Rottier, C., Cocito, S., Peirano, A., Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., 2018. Seasonal Stability in the Microbiomes of Temperate Gorgonians and the Red Coral *Corallium rubrum* Across the Mediterranean Sea. *Microb. Ecol.* 75, 274–288. <https://doi.org/10.1007/s00248-017-1006-y>

- Vielzeuf, D., Giordano, B., Devidal, J.L., Ricolleau, A., Perrin, J., Balme-Heuze, C., Floquet, N., 2021. Identification of Precious Corals (*Corallium rubrum* vs *C. japonicum*) Using LA-ICP-MS Analysis. *J. Gemmol.* 37, 596–607. <https://doi.org/10.15506/JoG.2021.37.6.596>
- Vighi, M., 1972. Étude Sur La Reproduction Du *Corallium Rubrum* (L.). *Vie Milieu.*
- Vighi, M., 1970. Ricerche sul ciclo riproduttivo del corallo rosso [*Corallium rubrum* (L.)] del promontorio di Portofino. *Accademia Nazionale dei Lincei.*
- Weinbauer, M.G., Brandstätter, F., Velimirov, B., 2000. On the potential use of magnesium and strontium concentrations as ecological indicators in the calcite skeleton of the red coral (*Corallium rubrum*). *Mar. Biol.* 137, 801–809. <https://doi.org/10.1007/s002270000432>
- Weinberg, S., 2019. The Light-Dependent Behaviour of Planula Larvae of *Eunicella Singularis* and *Corallium Rubrum* and its Implication for Octocorallian Ecology. *Bijdr. Tot Dierkd.* <https://doi.org/10.1163/26660644-04901002>
- Weinberg, S., 1978. Revision of the common Octocorallia of the Mediterranean circalittoral. III. *Stolonifera*. *Beaufortia* 27, 139–176.
- Willis, B.L., Oliver, J.K., 1990. Direct tracking of coral larvae: implications for dispersal studies of planktonic larvae in topographically complex environments. *Ophelia* 32, 145–162.
- Zibrowius, H., Monteiro Marques, V., Grasshoff, M., 1984. La répartition du *Corallium rubrum* dans l'Atlantique (Cnidaria: Anthozoa: Gorgonaria). *Tethys.*