



Les coraux et le changement climatique

Denis Allemand

QU'EST-CE QU'UN RÉCIF CORALLIEN ?

Les récifs coralliens constituent un écosystème typique de fonds marins peu profonds de la zone intertropicale (de 33° Nord et jusqu'à 30° Sud environ). L'architecture tridimensionnelle de cet écosystème est formée par l'amoncellement des squelettes calcaires d'organismes marins, les coraux constructeurs de récifs (Cnidaires, Scléactiniaires), solidifiés entre eux grâce à l'activité biologique d'organismes calcaires (macro-algues, éponges, vers, mollusques...): les coraux sont appelés « organismes ingénieurs » et le récif est dit « biogénique » puisque résultant d'une activité biologique. Les récifs de coraux sont donc un écosystème construit pas ses propres habitants.

La surface totale des récifs coralliens varie, selon les modes de calcul, entre 284 300 km² (Smith 1978) à 617 000 km² (Spalding *et al.*, 2001). Ils recouvrent donc entre 0,08 et 0,16 % de la surface des océans. Les seuls récifs français recouvrent une surface de 57 557 km². Le plus grand récif est la Grande Barrière de Corail (« Great Barrier Reef ») qui s'étale le long des côtes nord du Nord-Est de l'Australie sur 2 300 km. Elle est réputée être la seule construction animale visible de l'espace. Le second plus grand récif est français, il s'agit de la barrière de la Nouvelle Calédonie qui mesure 1 600 km de long. Ces deux barrières récifales sont inscrites au Patrimoine Mondial de l'UNESCO (respectivement en 1981 et 2008).

Les récifs coralliens peuvent présenter différentes formes, dont la première description a été réalisée par Charles Darwin lors de son voyage sur le Beagle (Darwin 1842):

- Récifs frangeants (« *fringing reefs* »): ils bordent les côtes et maintiennent une zone active de croissance vers le large et une accumulation de coraux morts du côté terre, formant un platier qui devient avec le temps un lagon.
- Récifs barrière (« *barrier reefs* »): le récif frangeant devient avec le temps récif barrière suite à l'enfoncement de l'île. De ce fait, le lagon s'élargit et le récif s'éloigne de la côte jusqu'à 1 km.
- Atolls (« *atolls* »): évolution ultime du récif, lorsque l'île a complètement disparu sous la mer. Les atolls gardent la forme circulaire initiale de l'île. Il y a environ 400 atolls dans le monde.

La croissance récifale est actuellement de l'ordre de 4 kg de carbonate de calcium (CaCO₃) par m² et par an (Smith & Kinsey 1976, Mallela & Perry 2007) avec des valeurs hautes de l'ordre de 10 kg CaCO₃ par m² et par an (archipel de Chagos, Perry *et al.*, 2015), mais les valeurs varient beaucoup d'un récif à un autre et peuvent atteindre dans certains cas 35 kg CaCO₃ par m² et par an (Barnes & Chalker 1990), soit des taux de croissance verticaux annuels de 1 mm à 20 cm variable selon les espèces (Tunncliffe 1983, Dullo 2005). De nombreux facteurs influencent ces taux de croissance: lumière, température (optimale entre 22° et 29 °C),



nutriments, niveau de la mer, courants, turbidité, pH et état de saturation en carbonate de calcium de l'eau de mer (cf. pour revue Tambutté *et al.*, 2011).

La formation de carbonate de calcium par les organismes constructeurs de récifs entraîne la libération dans le milieu de gaz carbonique: ainsi, contrairement à ce qui a été longtemps imaginé, un récif principalement dominé par des coraux se comporte comme une source - mineure - de CO₂ et non un puits (environ 1,5 mmol CO₂/m² et par jour; Gattuso *et al.*, 1993, cf pour revue Tambutté *et al.*, 2011). Les récifs jouent par contre un rôle important comme puits de carbone avec des taux de l'ordre de 70 à 90 millions de tonnes de carbone stockées par an sous la forme de CaCO₃ (Frankignoulle & Gattuso 1993).

À L'ORIGINE DU RÉCIF, LE CORAIL

Les récifs coralliens Le principal bâtisseur du récif est le corail. Autrefois appelés Zoophytes en raison de leur ressemblance avec les plantes, puis Madréporaires, les coraux constructeurs de récifs sont aujourd'hui inclus au sein de l'Ordre des Scléactiniaires (sous-classe des Hexacoralliaires, classe des Anthozoaires, embranchement des Cnidaires). Actuellement, 1610 espèces valides ont été dénombrées parmi les Scléactiniaires (« Word List of Scleractinia », Hoeksema & Cairns 2019, Cairns 1999), dont la moitié environ participe à la construction récifale, on les appelle alors hermatypiques. Ces coraux sont constitués de polypes de taille variable selon les espèces, constituant des unités fonctionnelles appelées colonies, qui fonctionnent comme un organisme unique, c'est pour cela que les coraux sont quelquefois appelés animaux modulaires. Chaque polype comporte une bouche entourée de tentacules. Les polypes sont reliés les uns aux autres par un ensemble de cavités, appelées coelentéron ou cavité gastrovasculaire, parcourant le tissu corallien. L'eau de mer et les nutriments circulent dans ces cavités. Le coelentéron remplit de nombreuses fonctions, incluant la digestion et la circulation des fluides pour la respiration et la nutrition. Les tissus sont formés de deux couches cellulaires, l'épiderme (ou ectoderme) vers l'eau de mer et le

gastroderme (ou endoderme) vers le coelentéron séparés par une couche de matrice acellulaire, la mésoglyée, l'ensemble ayant une forme de sac. Les coraux possèdent un système nerveux constitué de fibres nerveuses sans formation de ganglion.

Les coraux adoptent des formes variées selon les espèces, branchues, lamellaires, encroûtantes, massives... Leur taille, chez certains coraux massifs, peut dépasser 10 m de diamètre (12 m pour le « Big Momma », un *Porites* géant découvert dans le National Marine Sanctuary de l'archipel des Samoa dans le Pacifique, cf. Brown *et al.*, 2009).

Le succès de l'élaboration et du fonctionnement récifal est largement dû à la capacité de la majorité des coraux Scléactiniaires (un peu moins de 900 espèces, Michel Pichon, Comm. Pers.) d'établir une symbiose mutualiste avec des microalgues photosynthétiques Dinoflagellées, appelées communément zooxanthelles (*Symbiodinium* sp.). Les zooxanthelles peuvent en effet transférer entre 75 et 95 % des produits de leur photosynthèse à leur hôte animal pour son métabolisme (Muscatine & Porter 1977). Les zooxanthelles sont localisées à l'intérieur des cellules du gastroderme du corail, isolées du cytoplasme animal par une membrane, appelée périsymbiotique, qui contrôle les transferts entre les deux partenaires (Furla *et al.*, 2011). Alors que les premiers travaux n'identifiaient qu'une seule espèce panmictique¹ de zooxanthelles, *Symbiodinium microadriaticum* (Freudenthal 1962), il est apparu grâce à l'utilisation des nouveaux outils moléculaires qu'il existerait 9 clades de zooxanthelles nommés clades A - I (Pochon & Gates 2010). Chacune d'elles présente des caractéristiques propres, suggérant qu'elles pourraient conditionner l'adaptation des coraux à un environnement donné. De nouvelles études de phylogénie moléculaire montrent aujourd'hui que ces clades correspondraient en fait à des genres différents (LaJeunesse *et al.*, 2018). Il existerait ainsi: *Symbiodinium* (clade A), *Breviolum* (clade B), *Cladocinium* (clade C), *Durusdinium*

¹ La panmixie, en génétique des populations, est le principe qui considère que les individus sont répartis de manière homogène au sein de la population et se reproduisent tous aléatoirement.



(clade D), *Effrenium* (clade E), *Fugacium* (clade F), *Gerakladium* (clade G). Tous ces genres appartiennent à la famille des Symbiodiniaceae. La diversification de ces espèces daterait de la période Jurassique (env. 160 millions d'années), correspondant à la radiation adaptative des coraux modernes. Cette radiation suit une première période d'expansion puis régression des récifs coralliens durant le Trias, il y a environ 240 millions d'années (Muscatine et al., 2005, Frankowiak et al., 2016). Cette diversification était déjà liée à une symbiose photosynthétique (Muscatine et al., 2005), peut-être avec des algues Suessiaceae, considérées comme les ancêtres des Dinoflagellés modernes, aujourd'hui exclusivement fossiles (Frankowiak et al., 2016, Janouškovec et al., 2017).

La coévolution entre l'hôte Cnidaire et ses symbiotes Dinoflagellés a façonné la biologie, la physiologie et la morphologie des deux partenaires qui ont ainsi acquis des spécificités uniques comme la capacité de l'hôte animal à absorber activement le CO₂ pour alimenter la photosynthèse de ses symbiotes, à résister à l'hyperoxie et au stress oxydant produit par la production d'oxygène au sein de ses tissus, à absorber des composés azotés minéraux, à se protéger des rayons ultra-violets... (cf. pour revue Furla et al., 2005, 2011). Du fait de la présence des zooxanthelles, la distribution des coraux en profondeur est conditionnée par la lumière, généralement entre 0 et 30 m. Certaines espèces de coraux symbiotiques peuvent cependant vivre avec de très faibles luminosités jusqu'à 150 mètres de profondeur constituant un écosystème corallien mésophotique. L'exploration de ces milieux commence à peine, alors qu'ils pourraient constituer 80 % de l'habitat récifal total (Weiss 2017). Ces coraux pourraient constituer une source de larves pour réensemencer les récifs de surface dégradés (Bongaerts et al., 2010).

Outre les zooxanthelles, le corail héberge également de nombreuses bactéries dont les techniques de séquençage moderne permettent de mettre en évidence la diversité. Ces bactéries semblent jouer un rôle physiologique important (cf. pour revue Thompson et al., 2014). L'ensemble de ces

associations forme une unité fonctionnelle appelée holobionte, souvent qualifiée de super-organisme (Rohwer et al., 2002).

La photosynthèse des symbiotes est liée à une autre fonction du corail, la biominéralisation, c'est-à-dire sa capacité à construire un squelette calcaire, ou biominéral. La caractéristique du biominéral est d'être un matériau composite comprenant à la fois une fraction minérale et une fraction organique, qui, quoique mineure (< 1% en poids), joue un rôle primordial dans le contrôle du dépôt de carbonate de calcium sous forme aragonite (Allemand et al., 2011, Tambutté et al., 2008, 2011). Par des mécanismes encore sujets à débats, la lumière, via la photosynthèse des symbiotes, stimule la calcification du corail par rapport à la calcification nocturne d'un facteur pouvant aller jusqu'à 127, mais dans la majorité des cas ce facteur est compris entre 1 et 5, avec une valeur moyenne de 4 (Gattuso et al., 1999).

Les coraux se reproduisent classiquement de façon sexuée et possèdent un stade larvaire appelé planula qui assure la dispersion de l'espèce. Ils possèdent également de fortes capacités de reproduction asexuée par fragmentation et bourgeonnement, propriété utilisée pour développer les cultures *ex situ*.

UN CORAIL, DES CORAUX

Le nom de corail cache cependant de nombreux organismes appartenant à l'embranchement des Cnidaires et à l'origine d'écosystèmes originaux :

- Les coraux d'eaux froides, dits aussi coraux profonds (« *cold-water corals* » ou « *Deep-sea corals* ») : ces coraux appartiennent au même ordre de Cnidaires que les coraux constructeurs de récifs, les Scléractiniaires. Comme eux, ils constituent des organismes ingénieurs, bâtissant un riche écosystème qui sert d'habitat pour de nombreux autres organismes dans les eaux profondes des océans Atlantique, Pacifique, ainsi que de la mer Méditerranée. Au contraire de leurs cousins de surface, ils sont acclimatés à des eaux froides (6°-14 °C) et ne possèdent pas d'algues photosynthétiques. Ces récifs profonds jouent donc un



rôle remarquable de refuges et aires de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons d'intérêt commercial (Roberts *et al.*, 2009).

- Les coraux mésophotiques, appartiennent également à l'ordre des Scléactiniaires. Ils vivent entre 30 et 150 mètres et sont symbiotiques. Ils forment un continuum avec les coraux de surface (voir supra).
- Le coralligène en Méditerranée : composé par un ensemble d'organismes fixés (gorgones, corail rouge, algues calcaires encroûtantes...), le coralligène forme en Méditerranée un écosystème côtier sur falaise très riche. Il revêt un intérêt particulier tout autant pour la pêche que pour le tourisme aquatique (CAR/ASP 2003).

LE RÉCIF CORALLIEN : UN HOTSPOT DE BIODIVERSITÉ

La capacité à vivre en symbiose avec des Dinoflagellés a permis aux coraux de développer de larges constructions récifales dans des zones normalement oligotrophiques, c'est-à-dire pauvres en éléments nutritifs. Les récifs coralliens existent sous des formes diverses depuis le Trias, il y a environ 240 millions d'années. Cependant, depuis cette période, il y a eu de nombreuses phases de disparition/réapparition. L'élaboration de la Grande Barrière semble commencer il y a 20 millions d'années. Des formes primitives, différentes des coraux modernes, ont cependant existé bien avant le Trias, durant le Dévonien il y a environ 400 millions d'années.

Les récifs coralliens abritent la plus grande diversité biologique sur terre avec 32 des 34 phylums animaux connus et regroupent un tiers des espèces marines connues à ce jour, soit près de 100 000 espèces (Porter & Tougas 2001). Ainsi, 30 % de la biodiversité marine connue est abritée dans moins de 0,2 % de la surface totale des océans. Ils constituent ainsi l'équivalent dans le domaine marin des forêts tropicales primaires. Pour comparaison, le nombre d'espèces de mollusques trouvés sur 10 m² de récif dans le Pacifique Sud dépasse ce qui est connu sur l'ensemble de la Mer du Nord. Autre exemple, il

existe en Nouvelle-Calédonie plus de 400 espèces de nudibranches côtiers alors qu'en France métropolitaine il n'y a guère plus d'une dizaine d'espèces pour un linéaire côtier équivalent.

Cette « biodiversité » n'est cependant pas homogène entre les récifs. Il existe en effet une distribution asymétrique de la diversité et de l'abondance des coraux entre les océans Atlantique et Pacifique, ainsi qu'au sein de ces océans. Dans ces deux océans, la diversité et l'abondance sont concentrées à l'ouest : triangle du corail (appelé également « Centre de Biodiversité corallienne ») pour le Pacifique, comprenant la région Malaisie – Indonésie – Philippines - Mer de Chine - îles Salomon ; zone Caraïbes pour l'Atlantique. Il existe ensuite un très fort gradient longitudinal Ouest-Est. La faune et flore associée aux récifs suivent en général des gradients similaires.

LE RÉCIF CORALLIEN : UNE RICHESSE EXCEPTIONNELLE POUR L'HOMME

Les récifs coralliens baignent les côtes de plus de 80 pays à travers le monde (Sheppard *et al.*, 2009) pour lesquels ils constituent une importante source de revenus, tant sur le plan de la nourriture humaine, la protection des côtes ou le tourisme... Environ 275 millions de personnes vivent à travers le monde à moins de 30 km d'un récif de corail et la subsistance de plus de 500 millions dépend directement des récifs (Wilkinson 2008). Les économistes estiment à un peu plus de 24 milliards d'euros la valeur des services rendus par les récifs annuellement (Chen *et al.*, 2015). Le rapport TEEB (TEEB 2010) quant à lui, évalue à environ 140 milliards d'euros par an le manque à gagner si les récifs coralliens étaient détruits.

Parmi les services écosystémiques rendus par les récifs coralliens, on peut ainsi citer :

- Les services de prélèvements :
 - Alimentation : les récifs de coraux fournissent 9 à 12 % du poisson pêché dans le monde et 20 à 25 % du poisson pêché par des pays en voie de développement (Moberg & Folke 1999). Ce chiffre grimpe à



70 à 90 % dans les pays de l'Asie du Sud-Est (Garcia & de Leiva Moreno 2003). Le revenu total estimé des pêcheries récifales serait d'environ 5 milliards d'euros (Conservation International 2008). Une grande partie de ces pêches reste traditionnelle, réalisée à pieds par la population locale, principalement les femmes et les enfants qui collectent poissons, mollusques (bénitiers), crustacés (crabes et langoustes), holothuries (aussi appelée trévang ou concombre de mer)... On estime qu'un récif en bonne santé fournit annuellement entre 10 à 15 tonnes de poissons et d'invertébrés par km².

– Ressources minérales: les récifs coralliens fournissent des matériaux de construction des habitations (Maldives, Indonésie), du sable pour la construction des infrastructures routières ou des fertilisateurs pour les terres de culture... Les récifs des Maldives fournissent ainsi annuellement environ 20 000 m³ de matériaux (Moberg & Folke 1999).

– Ressources vivantes: au-delà de la pêche pour l'alimentation, les récifs permettent également la pêche de poissons coralliens pour l'aquariologie (15 millions de poissons/an pour 2 millions d'aquariologistes dans le monde), la perliculture...

- Les services de régulation :

– Protection côtière: les récifs de coraux contribuent à la protection du littoral de l'action destructive des vagues et des tsunamis. Ce sont ainsi plus de 150 000 km de côtes qui sont naturellement protégées par les barrières récifales (<http://www.coralguardian.org>). Un récif corallien typique pourrait ainsi absorber jusqu'à 97 % de la force d'impact d'une vague (Ferrario et al., 2014). Lors du Tsunami dévastateur de 2004 dans l'Océan Indien, les côtes protégées par des récifs coralliens en bonne santé n'ont été que peu affectées par la vague mortelle (IFRECOR 2010). La valeur de la protection des littoraux contre les catastrophes naturelles est évaluée entre 20 000 et 27 000 euros par an et par hectare de corail (TEEB 2010). Le bénéfice

total est estimé à 7 milliards d'euros par an (Conservation International 2008).

- Les services culturels :

– Tourisme: par son attrait visuel pour les touristes (tourisme terrestre, plongeurs), les récifs attirent de très nombreux visiteurs favorisant l'emploi dans des zones souvent pauvres. Par exemple, la Grande Barrière de corail d'Australie attire environ 2 millions de visiteurs chaque année et produit un revenu d'environ 4 milliards d'euros à l'économie australienne et 64 000 emplois (Deloitte Access Economics 2017). Un hectare de corail rapporte chaque année entre 64 000 à 80 000 euros en opportunités pour le tourisme et les loisirs, selon les estimations compilées par le rapport TEEB (TEEB 2010). Le seul écotourisme rapporte 800 000 euros par an pour les Caraïbes. Environ 2,5 millions de visiteurs par an bénéficient de la zone côtière tropicale de l'Égypte, dont 23 % viennent spécifiquement pour les récifs coralliens et 33 % participent à des activités de plongée (Cesar et al., 2003, Hilmi et al., 2018a). Le tourisme récifal est particulièrement important pour l'économie des petits États insulaires en développement (PEID). Au total, plus de 100 pays et territoires bénéficient du tourisme des récifs coralliens et pour 23 d'entre eux, le tourisme lié aux récifs représente plus de 15 % de leur produit intérieur brut (PIB) (Burke et al., 2011). Le revenu total annuel issu des récifs mondiaux est estimé à environ 8 milliards d'euros (Conservation International 2008) et constitue environ 30 % des revenus issus des récifs et 9 % du tourisme côtier mondial (Spalding et al., 2017). Le tourisme récifal connaît une croissance régulière et constante d'environ 20 % par an, soit quatre fois plus rapide que le tourisme mondial (Cesar et al., 2003). Il est cependant très sensible à la santé du récif avec une diminution des revenus d'environ 20 à 30 % lorsque les récifs subissent des épisodes de blanchissement (UN Environment et al., 2018, Woodhead et al., 2019).



- Héritage culturel ou religieux: les récifs sont le support de nombreuses traditions culturelles ou religieuses. Dans le sud du Kenya par exemple, des rituels religieux sont organisés autour des récifs afin d'apaiser les esprits (Moberg & Folke 1999).
- Sources de médicaments et de modèles biologiques: les nombreux invertébrés marins (éponges, mollusques, coraux mous) constituent une réserve de chimiodiversité pour les médicaments de demain (Bruckner 2002), de même que le corail commence à être utilisé comme modèle biologique pour mieux comprendre l'immunité ou les mécanismes du vieillissement (Moberg & Folke 1999).

LE RÉCIF CORALLIEN: MENACES LOCALES ET GLOBALES

L'écosystème corallien est aujourd'hui menacé à la fois par des atteintes locales (pollutions, sédimentation, développement côtier non durable, enrichissement nutritif, surpêche et utilisation de méthodes destructrices pour la pêche...) et depuis les années 1980, par des atteintes globales (réchauffement global, acidification des océans). Ainsi, le Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN) estime que 19 % des récifs sont actuellement détruits, 15 % sont sérieusement endommagés et risquent de disparaître d'ici une dizaine d'années et 20 % risquent de disparaître dans moins de 40 ans. Les rares études de suivi de la croissance récifale sur du long terme montrent une nette diminution de la couverture corallienne. Ainsi De'ath *et al.*, (2012) montre que l'analyse de 2258 mesures effectuées sur 214 récifs de la Grande Barrière durant la période 1985 – 2012 permet de mettre en évidence un déclin de la couverture corallienne de 28 % à 13,8 % et une perte de 50,7 % de la couverture corallienne initiale.

Parmi les événements globaux qui affectent les récifs, le premier, et le plus important à l'heure actuelle (de nature physique), est l'augmentation de la température des eaux de surface qui provoque un phénomène à grande échelle appelé blanchissement (voir

Ezzat, ce volume) des coraux. Seul exemple visible à l'œil nu de l'impact des changements climatiques sur un écosystème, le blanchissement des coraux (« *coral bleaching* ») correspond à la rupture de la symbiose entre le corail et ses symbiotes zooxanthelles. Réversibles dans les premiers jours, le phénomène de blanchissement conduit à la mort du corail au-delà de quelques semaines de « divorce » (Hoegh-Guldberg 1999; Weis & Allemand 2009). Ce phénomène, dont le mécanisme intime reste toujours débattu, intervient généralement lorsque la température dépasse de 0,5 °C un certain seuil, généralement autour de 28 °C, mais fortement dépendant des zones géographiques (Coles & Riegl 2013) et des espèces (Loya *et al.*, 2001). Au-delà des impacts directs du blanchissement sur la physiologie et la survie des coraux, une étude récente a montré que les organismes impactés par le blanchissement présentaient une reproduction réduite, rendant la résilience des récifs coralliens encore plus problématique (Hughes *et al.*, 2019).

Second événement affectant gravement la biologie corallienne, l'acidification des océans, également appelée l'autre effet du CO₂ (Doney *et al.*, 2009). Il s'agit cette fois d'une altération de nature chimique. Une partie de l'excès de gaz carbonique produit par les activités humaines se dissout dans les océans, réduisant d'une part l'effet de serre (et donc réduisant l'augmentation de la température du globe) mais provoquant d'autre part une augmentation de l'acidité des océans, selon la réaction : $H_2O + CO_2 \leftrightarrow HCO_3^- + H^+$

À ce jour, le pH a diminué d'environ 0,1 unité depuis le début du siècle dernier (8,2 à 8,1) ce qui correspond à une augmentation de l'acidité des eaux d'environ 30 % (Gattuso & Hansson 2011). L'acidification affecte principalement la vitesse de calcification des coraux, et donc la croissance récifale. Cependant, il apparaît que les effets varient énormément d'une espèce à une autre d'aucun effet à plus de 50 % d'inhibition pour une même valeur d'ajout de CO₂ (Erez *et al.*, 2011). Les différences de sensibilité pourraient être dues à une capacité différentielle de l'animal à contrôler le pH de son site de calcification (Holcomb *et al.*, 2014; Venn *et al.*, 2013). Mais l'augmentation de CO₂ dissous provoque de nombreux autres effets



sur la physiologie corallienne, y compris une altération de l'expression des gènes (Moya *et al.*, 2012; Vidal-Dupiol *et al.*, 2013).

Malheureusement notre connaissance de la physiologie de ces organismes est trop lacunaire pour prévoir si les coraux seront capables de s'adapter aux variations rapides de l'environnement, d'autant que les effets conjoints de la diminution du pH des eaux combinés à l'augmentation de leur température semblent, d'après les premiers travaux, additifs (Reynaud *et al.*, 2003). Pour certains chercheurs, la vitesse des changements climatiques est trop rapide pour permettre une adaptation génétique à long terme des populations qui présentent des temps de demi-génération très élevés (Veron *et al.*, 2009). Cependant, des processus d'acclimatation physiologique semblent apparaître (Kenkel & Matz 2016). Le fait que certaines populations de coraux soient capables de résister naturellement à des températures bien plus élevées sans montrer de signe de blanchissement, comme par exemple celles du golfe Persique qui ne commencent à blanchir qu'à des températures supérieures à 34-35 °C (Riegl *et al.*, 2011), permet d'espérer qu'une adaptation au réchauffement global est possible. De même, des populations de coraux vivant naturellement à des pH plus acides que la moyenne des océans comme au Palaos (7,8 par rapport à 8,1) sont tout à fait capables de maintenir une couverture corallienne importante (Shamberger *et al.*, 2014). Malheureusement cette adaptation potentielle à l'acidification des océans ne se retrouve pas sur d'autres sites, comme la Papouasie Nouvelle Guinée, où l'on constate au contraire une disparition quasi totale des coraux branchus et une altération profonde du fonctionnement récifal (Fabricius *et al.*, 2011). Des études récentes en laboratoire ont montré que des coraux soumis à des pH de l'ordre de 7,2 étaient capables de maintenir une croissance axiale similaire à des coraux témoins maintenus à pH 8,1. Pour ce faire, le squelette est beaucoup plus poreux (Tambutté *et al.*, 2015). Des observations sur le terrain confirment ces résultats expérimentaux (Rippe *et al.*, 2018). Une modification épigénétique de l'expression de certains gènes serait à l'origine de cette adaptation (Liew *et al.*, 2018a). Comme chez d'autres organismes, ce type de modification est transmissible

(Liew *et al.*, 2018b). Un tel mécanisme permet d'optimiser l'expression des gènes en réponse à l'évolution des conditions environnementales. Cependant, une telle adaptation peut avoir des aspects négatifs en rendant les branches de coraux plus fragiles.

La question de l'avenir des récifs coralliens reste donc suspendue à l'amélioration des connaissances scientifiques sur ces organismes qui, sous une anatomie simple, recèlent une complexité physiologique importante. N'ont-ils pas d'ailleurs un nombre de gènes similaires à celui de l'homme ? Sans être aussi pessimiste que le récent rapport du GIEC (IPCC 2018) qui prévoit que pour un réchauffement de +2°C, la quasi-totalité des récifs coralliens (99 %) serait anéantie, on peut, sans risquer de se tromper, affirmer que les récifs de 2 100 seront différents de nos récifs actuels.

LES SOLUTIONS POUR QUE LES RÉCIFS SURVIVENT AU XXI^E SIÈCLE

La communauté scientifique et le monde politique sont aujourd'hui inquiets pour l'avenir des récifs, motivant des actions internationales telles la récente déclaration sur les récifs (Coral Reef Life Declaration) lancée en 2017 à l'occasion de la conférence Our Oceans par SAS le Prince Albert II, SAR le Prince de Galles et SAR la Reine Noor de Jordanie (https://www.fpa2.org/details_actualite.php?idactu=6761&lang=en). Les deux récents ateliers organisés en Principauté de Monaco sur les solutions pour sauver les récifs (Hilmi *et al.*, 2018b, Allemand & Osborn 2019) ont conclu que la sauvegarde des récifs passera obligatoirement par la mise en place simultanée de solutions globales (réduction drastique des émissions de gaz à effet de serre) et locales. Parmi les solutions locales, ces ateliers ont permis de citer :

- Atténuation : les procédures d'atténuation visent à stabiliser les concentrations de gaz à effet de serre en s'attaquant aux causes des changements climatiques, comme la réduction des émissions de dioxyde de carbone. Ces solutions, dont la plupart ne sont pas spécifiques aux récifs coralliens, incluent la restauration ou la culture de prai-



ries marines de phanérogames (herbiers marins) ou la replantation de mangroves. En effet, ces écosystèmes constituent des "puits de CO₂" particulièrement efficaces qui atténuent localement la baisse du pH due à l'acidification des océans (Fourqurean *et al.*, 2012; Howard *et al.*, 2017). La géo-ingénierie marine a également été proposée comme l'ajout de matériaux alcalins dans l'eau de mer (voir pour une revue Hilmi *et al.*, 2015) ou la dispersion à la surface des eaux de biopolymères biodégradables capables de limiter la pénétration de la lumière dans l'eau.

- Protection : la création d'aires marines protégées (AMPs) a été suggérée à maintes reprises comme un moyen efficace de réduire le stress local et d'accroître la résilience au changement global (Hilmi *et al.*, 2015). Le rôle des AMP dans l'atténuation, l'adaptation et la protection des récifs coralliens est étayé par de nombreuses études scientifiques (Ban *et al.*, 2011; Roberts *et al.*, 2017), mais moins de 6 % des espèces coralliennes sont effectivement protégées aujourd'hui par des AMP (c'est-à-dire moins de 10 % de leur aire de répartition, Mouillot *et al.*, 2016). D'autre part, les AMP n'offrent pas une protection pleinement efficace contre le changement global, puisque le nord-ouest de la Grande Barrière de Corail, protégé et loin de tout impact anthropique direct, a subi un phénomène de blanchissement significatif (90 %) en 2015-2016 (Hughes *et al.*, 2017). Une solution serait cependant de favoriser la protection des zones "refuges" où les coraux sont plus résistants que dans les zones normales, comme le golfe Persique (Coles & Riegl 2013, Howells *et al.*, 2016) ou la mer Rouge (Fine *et al.*, 2013, 2019, Osman *et al.*, 2017) ou la zone mésophotique entre 30 et 150 m (Bongaerts *et al.*, 2010). La création d'un conservatoire mondial du corail afin de préserver les espèces de coraux pour une éventuelle opération de restauration de récifs ou à des fins scientifiques a également été proposée (Zoccola D., comm. pers.), ainsi que le développement de la recherche scientifique sur la résistance des coraux (Conservation Physiology, voir Wikelski et Cooke 2006). Le conservatoire des coraux pourrait également aider à la sélection

tion de souches résistantes par la méthode de l'évolution assistée (van Oppen *et al.*, 2015) et la reproduction artificielle (West & Salm 2003).

- Adaptation : parmi les solutions d'adaptation disponibles pour les zones récifales, la promotion d'économies "bleues" (tourisme, pêche, agriculture) qui incarnent les principes de durabilité est essentielle. Dans de nombreuses régions, la réduction de la pression touristique sur les récifs, soit en réglementant les plongées (Hasler & Ott 2008), soit en créant des récifs artificiels qui pourraient être visités en premier par les plongeurs amateurs (Kotb 2016) peut également être bénéfique. La création du Musée d'art sous-marin (MUSA) à Cancùn (Mexique), inauguré en 2010 avec 450 sculptures sous-marines, va dans le bon sens, de même que l'utilisation de bouées de mouillage écologiques (ICRI 2017).
- Réparation : la dernière catégorie concerne la « réparation » et la restauration des écosystèmes récifaux dégradés. Cela peut se faire en utilisant des colonies prélevées dans des zones "refuges" comme le golfe Persique (voir ci-dessus, Coles & Riegl, 2013) ou à partir : *i*) d'un dépôt de coraux vivants ex situ utilisant des fragments de coraux produits asexuellement (Conservatoire Mondial du Corail) (Rinkevich 2005, Leal *et al.*, 2014; Allemand 2014), *ii*) en utilisant des juvéniles obtenus par reproduction sexuée (Nakamura *et al.*, 2011), *iii*) par culture *in situ* (Kotb 2016; Rinkevich 2005, 2014).

Au cours de leur culture, les souches de corail résistantes pourraient être "sélectionnées" par un processus d'"évolution assistée" (van Oppen *et al.*, 2015). Ces auteurs proposent de "faire évoluer" les coraux vers une plus grande résilience. Pour cela, ils proposent quatre options : la première visait à favoriser la résistance en l'induisant artificiellement par le stress de laboratoire et en ne conservant que les colonies qui survivent (acclimatation de préconditionnement). Un tel processus est médié par des mécanismes épigénétiques (cf. supra). La deuxième option suggère de modifier activement le microbiote associé au corail pour sélectionner la communauté la plus avantageuse (Peixoto *et al.*, 2017). La troisième



méthode suggère de procéder à une sélection sélective pour générer des phénotypes résistants. Enfin, la dernière option consiste à faire évoluer artificiellement la composante algale de l'holobionte corallien par mutation et sélection génétique des zooxanthelles et inoculer des souches résistantes de zooxanthelles au corail (Hume et al., 2015). Les coraux peuvent ensuite être transplantés sur le terrain ou au sein de récifs artificiels. La « Reef Ball Foundation », un organisme à but non lucratif, a élaboré des protocoles spécifiques pour le déploiement, l'ancrage et la transplantation des coraux. Biorock est une méthode brevetée qui utilise des dépôts électrolytiques de carbonate de calcium pour construire des structures artificielles (Goreau & Hilbertz 2005). L'ONG française Coral Guardian développe des programmes de restauration des récifs en impliquant étroitement les populations locales: tout en réduisant les coûts, ces programmes contribuent à améliorer l'implication des communautés locales dans l'accélération des mécanismes de développement durable afin d'améliorer leurs moyens d'existence.

Les récifs coralliens jouent un rôle écologique et socio-économique majeur. C'est pourtant aujourd'hui l'un des écosystèmes les plus menacés au monde. Le développement de méthodologies originales, économiques, techniques ou politiques, est donc non seulement nécessaire pour sauver cet écosystème iconique, mais constituera aussi un modèle d'action applicable à d'autres écosystèmes. Il est vital que ces méthodologies s'appuient sur la recherche scientifique qui doit être développée, à la fois dans les laboratoires ou sur le terrain. L'expédition Tara Pacific (<https://oceans.taraexpeditions.org/m/qui-est-tara/les-expeditions/tara-pacific/>) est en cela exemplaire et devrait permettre non seulement de mieux connaître les récifs du Pacifique, mais aussi de proposer des solutions pratiques pour augmenter leur résilience pour assurer leur survie.

RÉFÉRENCES

- ALLEMAND D., 2014 – *Centre Scientifique de Monaco Moves to the Harbour - 20 Tonnes of Seawater on a Roof! Reef Encounter 29(2) : 12-13.*
- ALLEMAND D. and OSBORN D., 2019 – *Ocean Acidification Impacts in Coral Reefs: From Sciences to Solutions. Regional Studies in Marine Science. 28 : 100558.*
- ALLEMAND D., TAMBUTTÉ É., ZOCCOLA D. and TAMBUTTÉ S., 2011 – *Coral Calcification, Cells to Reefs. In: DUBINSKY Z. and STAMBLER N. (eds.) – Coral Reefs: an Ecosystem in Transition. Springer Netherlands. pp. 119-150.*
- BAN N.C., ADAMS V.M., ALMANY G.R., BAN S., CINNER J.E., MCCOOK L.J., MILLS M., PRESSEY R.L. and WHITE A., 2011 – *Designing, Implementing and Managing Marine Protected Areas: Emerging Trends and Opportunities for Coral Reef Nations. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 408 (1-2): 21-31.*
- BARNES D.J. and CHALKER B.E., 1990 – *Calcification and Photosynthesis in Reef-Building Corals and Algae. In: DUBINSKY Z. (ed) – Coral Reefs. Amsterdam: Elsevier. pp. 109-131.*
- BONGAERTS P., RIDGWAY T., SAMPAYO E. M. and HOEGH-GULDBERG O., 2010 – *Assessing the "Deep Reef Refugia" Hypothesis: Focus on Caribbean Reefs. Coral Reefs 29(2) : 309-327.*
- BROWN D.P., BASCH L., BARSHIS D., FORSMAN Z., FENNER D. and GOLDBERG J., 2009 – *American Samoa's Island if Giants: Massive Porites Colonies at Ta'u Island. Coral Reefs 28 : 735.*
- BRUCKNER A.W., 2002 – *Life-Saving Products from Coral Reefs. Issues in Science and Technology 18: 3.*
- BURKE L., REYTAR K., SPALDING M. and PERRY A., 2011 – *Reefs at Risk Revisited. World Resources Institute. Washington DC, 115 p.*
- CAIRNS S.D., 1999 – *Species Richness of Recent Scleractinia. Atoll Res Bull 459: 1-46.*
- Car/ASP, 2003 – *Le coralligène en Méditerranée. PNUE (81 pages).*



- CESAR H., BURKE L. and PET-SOEDE L., 2003 – *The Economics of Worldwide Coral Reef Degradation*. Cesar Environmental Economics Consulting. 24 p.
- CHEN P.Y., CHEN C.C., CHU L. and MCCARL B., 2015 – *Evaluating the Economic Damage of Climate Change on Global Coral Reefs*. *Global Environmental Change* 30 : 15-20.
- COLES S.L., RIEGL B.M., 2013 – *Thermal Tolerances of Reef Corals in the Gulf: a Review of the Potential for Increasing Coral Survival and Adaptation to Climate Change Through Assisted Translocation*. *Mar Poll Bull* 72 : 323-332.
- Conservation International 2008 – *Economic Values of Coral Reefs, Mangroves, and Seagrasses: a Global Compilation*. Center for Applied Biodiversity Science, Conservation International, Arlington, VA, USA. 23 pages.
- DARWIN C.R., 1842 – *The Structure and Distribution of Coral Reefs. Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R.N. during the years 1832 to 1836*. London: Smith Elder and Co.
- DE'ATH G., FABRICIUS K.E., SWEATMAN H. and PUOTINEN M., 2012 – *The 27-Year Decline of Coral Cover on the Great Barrier Reef and Its Causes*. *Proc Natl Acad Sciences USA* 109(44) : 17995-17999.
- Deloitte Access Economics, 2017 – *At What Price? The Economic, Social and Icon Value of the Great Barrier Reef*. 90 p.
- DONEY S.C., FABRY V.J., FEELY R.A. and KLEYPAS J.A., 2009 – *Ocean Acidification: the Other CO₂ Problem*. *Ann Rev Marine Sci* 1 : 169-192.
- DULLO W.C., 2005 – *Coral Growth and Reef Growth: a Brief Review*. *Facies* 51: 33-48.
- EREZ J., REYNAUD S., SILVERMAN J., SCHNEIDER K. and ALLEMAND D., 2011 – *Coral Calcification under Ocean Acidification and Global Change*. In: DUBINSKY Z. and STAMBLER N. (eds.) – *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands. pp. 151-176.
- FABRICIUS K.E., LANGDON C., UTHICKE S., HUMPHREY C., NOONAN S., DE'ATH G., OKAZAKI R., MUEHLLEHNER N., GLAS M.S. and LOUGH J.M., 2011 – *Losers and Winners in Coral Reefs Acclimatized to Elevated Carbon Dioxide Concentrations*. *Nature Clim Change* 1: 165-169.
- FERRARIO F., BECK M.W., STORLAZZI C.D., MICHELI F., SHEPARD C.C. and AIROLDI L., 2014 – *The Effectiveness of Coral Reefs for Coastal Hazard Risk Reduction And Adaptation*. *Nat. Commun.* 5 :3794.
- FINE M., GILDOR H. and GENIN A., 2013 – *A Coral Reef Refuge in the Red Sea*. *Global Change Biol* 19(12) : 3640-3647.
- FINE M., CINAR M., VOOLSTRA C.R., SAFA A., RINKEVICH B., LAFFOLEY D., HILMI N. and ALLEMAND D., 2019 – *Coral Reefs of the Red Sea — Challenges and Potential Solutions*. *Regional Studies in Marine Science* 25 : 100498.
- FOURQUREAN J.W., DUARTE C.M., KENNEDY H., MARBA N., HOLMER M., MATEO M.A., APOSTOLAKI E.T., KENDRICK G.A., KRAUSE-JENSEN D., MCGLATHERY K.J. and SERRANO O., 2012 – *Seagrass Ecosystems as a Globally Significant Carbon Stock*. *Nature Geosci.* 25(7) : 505-509.
- FRANKIGNOULLE M. and GATTUSO J.-P., 1993 – *Air-Sea CO₂ Exchange in Coastal Ecosystems*. NATO ASI Series 14: 233-248.
- FRANKOWIAK K., WANG X.T., SIGMAN D.M., GOTHMANN A.M., KITAHARA M.V., MAZUR M., MEIBOM A. and STOLARSKI J., 2016 – *Photosymbiosis and the Expansion of Shallow-Water Corals*. *Sci. Adv.* 2 : e1601122.
- FREUDENTHAL H.D., 1962 – *Symbiodinium Gen. Nov. Symbiodinium Microadriaticum Sp. Nov., a Zooxanthella: Taxonomy, Life Cycle, and Morphology*. *J. Protozool.* 9 : 45-52.
- FURLA P., ALLEMAND D., SHICK M., FERRIER-PAGÈS C., RICHIER S., PLANTIVAUX A., MERLE P.-L. and TAMBUTTÉ S., 2005 – *The Symbiotic Anthozoan: a Physiological chimera between Alga and Animal*. *Integr Comp Biol* 45 : 595-604.
- FURLA P., RICHIER S. and ALLEMAND D., 2011 – *Physiological Adaptation to Symbiosis in Cnidarians*. In: DUBINSKY Z. and STAMBLER N. (eds.) – *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands. pp. 187-195.
- GARCIA S.M. and DE LEIVA MORENO J.I., 2003 – *Global Overview of Marine Fisheries*. In : SINCLAIR M. and VALDIMARSSON G. (eds.) – *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. FAO & CABI Publishing, p. 1-24.
- GATTUSO J.-P. and HANSSON L., 2011 – *Ocean Acidification*. Oxford University Press. 326 p.
- GATTUSO J.-P., ALLEMAND D. and FRANKIGNOULLE M., 1999 – *Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels in Coral Reefs: a Review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry*. *Am Zool* 39 : 160-183.



- GATTUSO J.-P., PICHON M., DELESALLE B. and FRANKIGNOULLE M., 1993 – *Community Metabolism and Air-Sea CO₂ Fluxes in a Coral Reef Ecosystem (Moorea, French Polynesia)*. Mar Ecol Prog Ser 96: 259-267.
- GOREAU T.J. and HILBERTZ W., 2005 – *Marine Ecosystem Restoration: Costs and Benefits for Coral Reefs*. World Resource Rev. 17(3) : 375-409.
- HASLER H. and OTT J., 2008 – *Diving Down the Reefs? Intensive Diving Tourism Threatens the Reefs of the Northern Red Sea*. Mar. Pollut. Bull. 56(10) : 1788-1794.
- HILMI N., ALLEMAND D., METIAN M., OSBORN D. and REYNAUD S., 2015 – *Bridging the Gap Between Ocean Acidification Impacts and Economic Valuation: Impacts of Ocean Acidification on Coastal Communities*. Monaco 3rd International Workshop on the Economics of Ocean Acidification. 30 p. (www.centrescientifique.mc/documents/OA2015/communique-de-presse-no-1-workshop-2012-version-finale.pdf)
- HILMI N., SAFA A., REYNAUD S. and ALLEMAND D., 2018 – *Coral-Based Tourism in Egypt's Red Sea*. In: PRIDEAUX B., PABEL A. (eds.) – *Coral Reefs: Tourism, Conservation and Management*. Routledge-Taylor & Francis Group, London and New York, pp. 29-43.
- HILMI N., ALLEMAND D., CLAUDEL-RUSIN A., GAZEAU F., GAZIELLO M., HANSSON L., METIAN M., MONDIELLI P., OSBORN D., REYNAUD S., SWARZENSKI P., TAMBUTTÉ S. and VENN A. 2018 – *Fourth International Workshop on the Economics of Ocean acidification: Bridging the Gap between Ocean Acidification Impacts and Economic Valuation "From Sciences to Solutions: Ocean acidification impacts on ecosystem services- Case studies on coral reefs"*. Oceanographic Museum of Monaco, Principality of Monaco, 15-17 October 2017. Accessed at https://www.centrescientifique.mc/uploads/documents/fr_ebookFINALNVPRINTIMPRIMEURCM3%7B1%7D.pdf on 2019-04-30
- HOEGH-GULDBERG O., 1999 – *Climate Change, Coral Bleaching and the Future of the World's Coral Reefs*. Mar Freshwater Res 50 : 839-866.
- HOLCOMB M., VENN A.A., TAMBUTTÉ É., TAMBUTTÉ S., ALLEMAND D., TROTTER J. and MCCULLOCH M., 2014 – *Coral Calcifying Fluid Ph Dictates Response to Ocean Acidification*. Sci Rep 4: 5207.
- HOSKSEMA B.W. and CAIRNS S., 2019 – *World List of Scleractinia*. Accessed at <http://www.marinespecies.org/scleractinia/> on 2019-04-26
- HOWARD J., SUTTON-GRIER A., HERR D., KLEYPAS J., LANDIS E., MCLEOD E., PIDGEON E. and SIMPSON S., 2017 – *Clarifying the Role of Coastal and Marine Systems in Climate Mitigation*. Front. Ecol. Environ. 15(1) : 42–50.
- HOWELLS E.J., ABREGO D., MEYER E., KIRK N.L. and BURT J.A., 2016 – *Host Adaptation and Unexpected Symbiont Partners Enable Reef-Building Corals to Tolerate Extreme Temperatures*. Global Change Biol 22(8) : 2702-2714.
- HUGHES T.P., KERRY J.T., ÁLVAREZ-NORIEGA M., ÁLVAREZ-ROMERO J.G., ANDERSON K.D., BAIRD A.H., BABCOCK R.C., BEGER M., BELLWOOD D.R., BERKELMANS R., BRIDGE T.C., BUTLER I.R., BYRNE M., CANTIN N.E., COMEAU S., CONNOLLY S.R., CUMMING G.S., DALTON S.J., DIAZ-PULIDO G., EAKIN C.M., FIGUEIRA W.F., GILMOUR J.P., HARRISON H.B., HERON S.F., HOEY A.S., HOBBS J.A., HOOGENBOOM M.O., KENNEDY E.V., KUO C.Y., LOUGH J.M., LOWE R.J., LIU G., MCCULLOCH M.T., MALCOLM H.A., MCWILLIAM M.J., PANDOLFI J.M., PEARS R.J., PRATCHETT M.S., SCHOEPF V., SIMPSON T., SKIRVING W.J., SOMMER B., TORD G., WACHENFELD D.R., WILLIS B.L. and WILSON K., 2017 – *Global Warming and Recurrent Mass Bleaching of Corals*. Nature 543 : 373–377.
- HUGHES T.P., KERRY J.T., BAIRD A.H., CONNOLLY S.R., CHASE T.J., DIETZEL A., HILL T., HOEY A.S., HOOGENBOOM M.O., JACOBSON M., KERSWELL A., MADIN J.S., MIEOG A., PALEY A.S., PRATCHETT M.S., TORDA G. and WOODS R.M., 2019 – *Global Warming Impairs Stock–Recruitment Dynamics of Corals*. Nature 568 : 387–390.
- HUME B.C., D'ANGELO C., SMITH E.G., STEVENS J.R., BURT J. and WIEDENMANN J., 2015 – *Symbiodinium Thermophilum Sp. Nov., a Thermotolerant Symbiotic Alga Prevalent in Corals of the World's Hottest Sea, the Persian/Arabian Gulf*. Scientific Reports 5, 8562.
- ICRI, 2017 – *Eco-Designed Mooring for Coral Reef Restoration*. International Coral Reef Initiative. www.icriforum.org/sites/default/files/ECO-DESIGN%20MOORING-4_0.pdf
- IFRECOR, 2010 – *Récifs coralliens, mangroves et herbiers de Martinique: Valeur économique des services écosystémiques*. Chapitre I et II : Valeurs d'usages directs et indirects. Rapport final. 154 p.



- IPCC, 2018 – *Global Warming Of 1.5°C. An Ipcc Special Report on the Impacts of Global Warming of 1.5°C above Pre-Industrial Levels and Related Global Greenhouse Gas Emission Pathways, in the Context of Strengthening the Global Response to the Threat of Climate Change, Sustainable Development, and Efforts to Eradicate Poverty*. MASSON-DELMOTTE V., ZHAI P., PÖRTNER H.-O., ROBERTS D., SKEA J., SHUKLA P.R., PIRANI A., MOUFOUMA-OKIA W., PÉAN C., PIDCOCK R., CONNORS S., MATTHEWS J.B.R., CHEN Y., ZHOU X., GOMIS M.I., LONNOY E., TIGNOR M.M. and WATERFIELD T. (eds.). World Meteorological Organization, Geneva, Switzerland.
- JANOUŠKOVEC J., GAVELIS G.S., BURKI F., DINH D., BACHVAROFF T.R., GORNIK S.G., BRIGHT K.J., IMANIAN B., STROM S.L., DELWICHE C.F., WALLER R.F., FENSOME R.A., LEANDER B.S., ROHWER F.L. and SALDARRIAGA J.F., 2017 – *Major Transitions in Dinoflagellate Evolution Unveiled by Phylotranscriptomics*. Proc Natl Acad Sci USA 114: E171-E180.
- KENKEL C.D. and MATZ M.V., 2016 – *Gene Expression Plasticity As a Mechanism of Coral Adaptation to a Variable Environment*. Nat Ecol Evol 1 : 1-6.
- KOTB M.M.A., 2016 – *Coral Translocation and Farming As Mitigation and Conservation Measures for Coastal Development in the Red Sea: Aqaba Case Study, Jordan*. Environmental Earth Sciences 75(5) : 1-8.
- LAJEUNESSE T., PARKINSON J.E., GABRIELSON P.W., JEONG H.J., REIMER J.D., VOOLSTRA C.R. and SANTOS S.R., 2018 – *Systematic Revision of Symbiodiniaceae Highlights the Antiquity and Diversity of Coral Endosymbionts*. Current Biology 28: 2570-2580.
- LEAL M.C., FERRIER-PAGÈS C., PETERSEN D. and OSINGA R., 2014 – *Coral Aquaculture: Applying Scientific Knowledge to Ex Situ Production*. Reviews in Aquaculture. 6 : 1-18.
- LIEWY.J., HOWELLS E.J., WANG X., MICHELL C.T., BURT J.A., IDAGHDOURY. and ARANDA M. 2018 – *Intergenerational Epigenetic Inheritance in Reef-Building Corals*. BioRxiv. <https://doi.org/10.1101/269076>
- LIEW Y.J., ZOCCOLA D., LI Y., TAMBUTTÉ E., VENN A.A., MICHELL C.T., CUI G., DEUTEKOM E.S., KAANDORP J.A., VOOLSTRA C.R., FORÊT S., ALLEMAND D., TAMBUTTÉ S. and ARANDA M. 2018 – *Epigenome-Associated Phenotypic Acclimatization to Ocean Acidification in a Reef-Building Coral*. Science Advances 4.
- LOYA Y., SAKAI K., YAMAZATO K., NAKANO Y., SAMBALI H. and VAN WOESIK R., 2001 – *Coral Bleaching: the Winners and the Losers*. Ecol Lett 4 : 122-131.
- MALLELA J. and PERRY C., 2007 – *Calcium Carbonate Budgets for Two Coral Reefs Affected by Different Terrestrial Runoff Regimes, Rio Bueno, Jamaica*. Coral Reefs 26: 129–145.
- MOBERG F. and FOLKE C., 1999 – *Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems*. Ecol Econ 29 : 215-233.
- MOUILLOT D., PARRAVICINI V., BELLWOOD D.R., LEPRIEUR F., HUANG D., COWMAN P.F., ALBOUY C., HUGHES T.P., THUILLER W. and GUILHAUMON F., 2016 – *Global Marine Protected Areas Do Not Secure the Evolutionary History of Tropical Corals and Fishes*. Nature Comm. 7 : 10359.
- MOYA A., HUISMAN L., BALL E.E., HAYWARD D.C., GRASSO L.C., CHUA C.M., WOO H. N., GATTUSO J. P., FORÊT S. and MILLER D.J., 2012 – *Whole Transcriptome Analysis of the Coral Acropora millepora Reveals Complex Responses to CO₂-driven Acidification during the Initiation of Calcification*. Mol Ecol 21: 2440-2454.
- MUSCATINE L., GOIRAN C., LAND L., JAUBERT J., CUIF J.-P. and ALLEMAND D., 2005 – *Stable Isotopes ($\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$) of Organic Matrix from Coral Skeleton*. Proc Natl Acad Sci USA 102: 1525-1530.
- MUSCATINE L. and PORTER J.W., 1977 – *Reef Corals: Mutualistic Symbioses Adapted to Nutrient-Poor Environments*. BioScience 27 : 454 – 460.
- NAKAMURA R., ANDO W., YAMAMOTO H., KITANO M., SATO A., NAKAMURA M., KAYANNE H. and OMORI M., 2011 – *Corals Mass-Cultured from Eggs and Transplanted As Juveniles to their Native, Remote Coral Reef*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 436 : 161-168.
- OSMAN E.O., SMITH D.J., ZIEGLER M., KÜRTEB B., CONRAD C., EL-HADDAD K.M., VOOLSTRA C.R. and SUGGETT D.J., 2017 – *Thermal Refugia against Coral Bleaching Throughout the Northern Red Sea*. Global Change Biology 24(2): e474-e484.
- PEIXOTO R.S., ROSADO P.M., LEITE D.C.A., ROSADO A.S. and BOURNE D.G., 2017 – *Beneficial Microorganisms for*



Corals (BMC): Proposed Mechanisms for Coral Health and Resilience. Front.Microbiol 8 : 341.

- PERRY C.T., MURPHY G.N., GRAHAM N.A.J., WILSON S.K., JANUCHOWSKI-HARTLEY F.A. and EAST H.K., 2015 – *Remote Coral Reefs Can Sustain High Growth Potential and May Match Future Sea-Level Trends.* Sci. Rep. 5: 18289 .
- POCHON X. and GATES R.D., 2010 – *A New Symbiodinium Clade (Dinophyceae) from Soritid Foraminifera in Hawaii.* Molecular Phylogenetics & Evolution 56: 492–497.
- PORTER J.W. and TOUGAS J.I., 2001 – *Reef Ecosystems: Threats to their Biodiversity.* In: LEVIN S.A. (ed.) – *Encyclopedia of Biodiversity.* San Diego: Academic Press. pp. 73-95.
- REYNAUD S., LECLERCQ N., ROMAINE-LIOUD S., FERRIER-PAGÈS C., JAUBERT J. and GATTUSO J.-P., 2003 – *Interacting Effects of CO₂ Partial Pressure and Temperature on Photosynthesis and Calcification in a Scleractinian Coral.* Global Change Biol 9: 1660-1668.
- RIEGL B.M., PURKIS S.J., AL-CIBAHY A.S., ABDEL-MOATI M.A. and HOEGH-GULDBERG O., 2011 – *Present Limits to Heat-Adaptability in Corals and Population-Level Responses to Climate Extremes.* PloS one. 6(9): e24802.
- RINKEVICH B., 2014 – *Rebuilding Coral Reefs: Does Active Reef Restoration Lead to Sustainable Reefs?* Current Opinion in Environmental Sustainability 7 : 28-36.
- RINKEVICH B., 2005 – *Conservation of Coral Reefs through Active Restoration Measures: Recent Approaches and Last Decade Progress.* Environ Sci Technol. 39 : 4333-4342.
- RIPPE J.P., BAUMANN J.H., DE LEENER D.N., AICHELMAN H.E., FRIEDLANDER E.B., DAVIES S.W. and CASTILLO K.D., 2018 – *Corals Sustain Growth but Not Skeletal Density Across the Florida Keys Reef Tract despite Ongoing Warming.* Global Change Biology 24(11) : 5205 - 5217.
- ROBERTS C.M., O'LEARY B.C., MCCAULEY D.J., CURY P.M., DUARTE C.M., LUBCHENCO J., PAULY D., SAENZ-ARROYO D., SUMAILA U.R., WILSON R.W., WORM B. and CASTILLA J.C., 2017 – *Marine Reserves Can Mitigate and Promote Adaptation to Climate Change.* Proc. Natl. Acad. Sc. USA 114(24) :6167-6175.
- ROBERTS J.M., WHEELER A., FREIWALD A. and CAIRNS S., 2009 – *Cold-Water Corals: the Biology of Deep-Sea Coral Habitats.* Cambridge University Press. 334 pp.
- ROHWER F., SEGURITAN V., AZAM F. and KNOWLTON N., 2002 – *Diversity and Distribution of Coral-Associated Bacteria.* Mar Ecol Prog Ser 243 : 1-10.
- SHAMBERGER K.E.F., COHEN A.L., GOLBUU Y., MCCORKLE D.C., LENTZ S.J. and BARKLEY H.C., 2014 – *Diverse Coral Communities in Naturally Acidified Waters of a Western Pacific Reef.* Geophys. Res. Lett. 41. doi:10.1002/2013GL058489.
- SHEPPARD C.R.C., DAVY S.K. and PILING G.M., 2009 – *The Biology of Coral Reefs.* Oxford University Press. 339 p.
- SMITH L., 1978 – *Coral Reef Area and the Contributions of Reefs to Processes and Resources of the World's Oceans.* Nature 273, 225-226.
- SMITH S.V. and KINSEY D.W., 1976 – *Calcium Carbonate Production, Coral Reef Growth, and Sea Level Change.* Science 194 : 937-939.
- SPALDING M., BURKE L., WOOD S.A., ASHPOLE J., HUTCHISON J. and ZU ERMGASSENE P., 2017 – *Mapping the Global Value and Distribution of Coral Reef Tourism.* Marine Policy 82 : 104–113.
- SPALDING M.D., RAVILIOUS C. and GREEN E.P., 2001 – *World Atlas of Coral Reefs.* University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 424 p.
- TAMBUTTÉ S., TAMBUTTÉ É., ZOCCOLA D. and ALLEMAND D., 2008 – *Organic Matrix and Biomineralization of Scleractinian Corals.* In: BÄUERLEIN E. (ed.) – *Handbook of Biomineralization.* Wiley-VCH Verlag GmbH. pp. 243-259.
- TAMBUTTÉ S., HOLCOMB M., FERRIER-PAGÈS C., REYNAUD S., TAMBUTTÉ É., ZOCCOLA D. and ALLEMAND D., 2011 – *Coral Biomineralization: from the Gene to the Environment.* J Exp Mar Biol Ecol 408(1-2) : 58-78.
- TAMBUTTÉ É., VENN A.A., HOLCOMB M., SEGONDS N., TECHER N., ZOCCOLA D., ALLEMAND D. and TAMBUTTÉ S., 2015 – *Morphological Plasticity of the Coral Skeleton under CO₂-Driven Seawater Acidification.* Nat. Commun. 6 : 7368.
- TEEB, 2010 – *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations.* Edited by Pushpam Kumar. Earthscan, London and Washington.



- THOMPSON J.R., RIVERA H.E., CLOSEK C.J. and MEDINA M., 2014 – *Microbes in the Coral Holobiont: Partners through Evolution, Development, and Ecological Interactions*. *Frontiers in cellular and infection microbiology* 4 : 176-176.
- TUNNICLIFFE V., 1983 – *Caribbean Staghorn Coral Populations : Pre-Hurricane Allen Conditions in Discovery Bay, Jamaica*. *Bull Mar Sc* 33 : 132-151.
- UN Environment, ISU, ICRI, Trucost, 2018 – *The Coral Reef Economy: the Business Case for Investment in the Protection, Preservation and Enhancement of Coral Health*. 36 pp.
- VAN OPPEN M.J.H., OLIVER J.K., PUTNAM H.M. and GATES R.D., 2015 – *Building Coral Reef Resilience through Assisted Evolution*. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 112(8) : 2307-2313.
- VENN A.A., TAMBUTTÉ É., HOLCOMB M., LAURENT J., ALLEMAND D. and TAMBUTTÉ S., 2013 – *Impact of Seawater Acidification on pH at the Tissue-Skeleton Interface and Calcification in Reef Corals*. *Proc Natl Acad Sci USA* 110 : 1634-1639.
- VERON J.E., HOEGH-GULDBERG O., LENTON T.M., LOUGH J.M., OBURA D.O., PEARCE-KELLY P., SHEPPARD C.R., SPALDING M., STAFFORD-SMITH M.G. and ROGERS A.D., 2009 – *The Coral Reef Crisis: the Critical Importance of <350ppm CO₂*. *Mar Pollut Bull* 58 : 1428-1436.
- VIDAL-DUPIOL J., ZOCCOLA D., TAMBUTTÉ É. GRUNAU C., COSSEAU C., SMITH K.M., FREITAG M., DHEILLY N. M., ALLEMAND D. and TAMBUTTE S., 2013 – *Genes Related to Ion-Transport and Energy Production Are Upregulated in Response to CO₂-Driven pH Decrease in Corals: New Insights from Transcriptome Analysis*. *PLoS One* 8: e58652.
- WEIS V.M. and ALLEMAND D., 2009 – *What Determines Coral Health?* *Science* 324: 1153-1155.
- WEISS K.R., 2017 – *Naturalist Richard Pyle Explores the Mysterious, Dimly Lit Realm of Deep Coral Reefs*. *Science Mag*, 2 mars 2017 (Accessed at www.sciencemag.org/news/2017/03/naturalist-richard-pyle-explores-mysterious-dimly-lit-realm-deep-coral-reefs on 2019-04-27).
- WEST J.M. and SALM R.V., 2003 – *Resistance and Resilience to Coral Bleaching: Implications for Coral Reef Conservation and Management*. *Conserv Biol* 17 : 956–967.
- WIKELSKI M. and COOKE S.J., 2006 – *Conservation Physiology*. *Trends Ecol Evol* 21(1) : 38-46.
- WILKINSON C., 2008 – *Status of Coral Reefs of the World: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, 296 p.*
- WOODHEAD A.J., HICKS C.C., NORSTRÖM A.V., WILLIAMS G.J. and GRAHAM N.A.J., 2019 – *Coral Reef Ecosystem Services in the Anthropocene*. *Functional Ecology*. Doi: 10.1111/1365-2435.13331