



Blanchissement des coraux, un réservoir de biodiversité menacé

Leila Ezzat

Depuis les années 1980, la température moyenne à la surface des océans ne cesse d'augmenter, renforçant l'intensité, la durée et l'étendue du phénomène de blanchissement du corail. La période 2014-2017 fut marquée par des mortalités massives de coraux dans les différents bassins océaniques, avec le déclin exceptionnel de plus de 50 % des récifs sur la Grande Barrière de corail – la plus grande structure corallienne existante. Le degré de résilience des coraux se voit compromis avec un taux de recrutement de larves coralliennes faible et le stress subi est accentué par d'autres facteurs d'origine anthropique (pollution, surpêche, urbanisation, tourisme, acidification des océans, prédation par des organismes corallivores, etc.). Alors que l'année 2018 fut la plus chaude pour les océans, et cela depuis le début des enregistrements, le phénomène de blanchissement pourrait devenir un phénomène récurrent dans les années à venir. Afin de protéger ce patrimoine naturel, abritant plus d'un tiers de la biodiversité marine mondiale et dont dépendent directement pour leur subsistance plus de 500 millions de personnes à travers le monde, il apparaît nécessaire et urgent, au-delà des actions locales, de prendre des décisions à l'échelle des gouvernements afin de diminuer l'impact de l'homme sur le climat.

Malgré leur importance écologique et économique, les récifs coralliens sont affectés par de nombreux facteurs de stress aussi bien à une échelle locale (surexploitation des ressources marines, techniques de pêche destructrices, pression touristique, pollutions marines, développement côtier, prédation par des organismes corallivores) que par des facteurs de stress globaux (hausse de la température de surface des océans, phénomènes météorologiques extrêmes, acidification du milieu marin) [1 – 4]. Ces perturbations d'origines naturelles et anthropiques menacent actuellement la plupart des écosystèmes récifaux à travers le monde. À terme, ces facteurs de stress peuvent mener à la rupture de l'association formée entre l'hôte corallien et ses symbiotes photosynthétiques, un phénomène que l'on nomme « blanchissement » (*coral bleaching* en anglais) qui s'apparente, comme le nom l'indique, à une décoloration du corail (perte des symbiotes et/ou des pigments photosynthétiques associés) s'échelonnant sur une période de temps plus ou moins longue [5]. Une diminution modérée de la concentration en symbiotes et/ou en photopigments associés résulte toutefois d'un phénomène saisonnier et naturel, survenant dès que la température de surface de l'eau de mer



excède les moyennes maximales saisonnières et ceci sur une courte période de temps qui varie selon les sites observés. Cependant, depuis les années 1980, la température moyenne des océans augmente à une allure anormale, renforçant la durée, l'intensité et l'étendue du blanchissement corallien [6]. Suite à la perte de leurs symbiotes photosynthétiques, qui constituent leur principale source de nourriture, les coraux se retrouvent « physiologiquement » affaiblis. Dans le cas d'un épisode de blanchissement prolongé, le corail succombe au stress nutritionnel, engendrant des événements de mortalités massives dans les écosystèmes récifaux du monde entier, du Pacifique à l'océan Indien, en passant par les Caraïbes et la mer Rouge.

HISTOIRE DU BLANCHISSEMENT CORALLIEN

Le premier épisode de blanchissement corallien fut reporté par Yonge et Nicholls sur la Grande Barrière de corail dans les années 1930 alors que la température des eaux de surface atteignait 35 °C [7]. Or, depuis les années 1980, les scientifiques constatent une augmentation de la fréquence, de l'intensité et de l'étendue des épisodes de blanchissement à travers le monde [5]. En cause, une hausse « record » de la température de surface des océans due au réchauffement climatique, combinée au renforcement du phénomène El Niño. Trois événements majeurs de blanchissement ont été reportés en 1998-1999, 2010-2011 et 2014-2017. L'épisode de 1998 avait concerné 60 pays et nations insulaires à travers les océans Pacifique, Indien, Atlantique (Caraïbes), le golfe Persique ainsi que la mer Rouge [8,9]. Les zones couvrant l'océan Indien avaient été particulièrement touchées, avec plus de 70 % de mortalité observées sur un gradient de profondeur pouvant s'échelonner jusqu'à plus de 50 m [9]. Les fortes anomalies de température de surface de l'océan ont entraîné la perte de plus de 16 % des récifs coralliens à travers le monde [5]. L'année 1998 fut ainsi le premier « épisode de blanchissement global » déclaré par la National Oceanic and Atmospheric Administration (NOAA).

En 2010, un intense phénomène climatique El Niño a entraîné un épisode de blanchissement extrême des coraux touchant l'ensemble des récifs de la planète avec, pour certaines régions comme l'Asie du Sud-Est, des conséquences plus importantes en termes de superficie et de mortalité. L'événement de blanchissement de la période 2014-2017 fut

d'une ampleur, d'une durée et d'une étendue exceptionnelles, encore jamais observées à ce jour. Ce troisième épisode de blanchissement a débuté en juin 2014 dans la zone ouest du Pacifique (Îles Guam, archipel des Mariannes et Hawaï), puis s'est propagé dans les Îles Marshall, et la Floride (Florida Keys). En 2015, le phénomène s'étend dans le Pacifique sud, l'Océan Indien, les régions centrales et est du Pacifique tropical et enfin aux Caraïbes. À l'issue de l'année 2015, alors que le phénomène El Niño atteignait son pic d'intensité maximum, 32 % des récifs à travers le monde avaient été exposés à une anomalie de température équivalente à +4 °C, entraînant des mortalités de coraux sur plus de 12 000 km². Durant le mois de mars 2016, la température moyenne de l'eau de mer dans la zone nord de la Grande Barrière de corail en Australie était supérieure d'1,5 à 2 °C aux valeurs enregistrées entre 1971 et 2000, pour la même période de l'année. Cet épisode global de blanchissement a concerné un nombre plus important de récifs comparé aux événements précédents et fut particulièrement sévère dans certaines régions comme la Grande Barrière de corail, les îles Kiribati et Jarvis situées dans l'océan Pacifique.

Plus de 70 % des récifs coralliens à travers le monde ont été confrontés à la vague de chaleur pouvant induire un blanchissement et des épisodes de mortalité durant la période 2014-2017. Historiquement, le blanchissement corallien se voyait associé au cycle naturel El Niño, un phénomène climatique caractérisé par une température élevée de l'eau de mer dans les régions Est du Pacifique Sud (Amérique du Sud) et lié à un cycle de variation de la pression atmosphérique dans le Pacifique sud (oscillation australe). Le dernier événement de blanchissement (2014-2017)

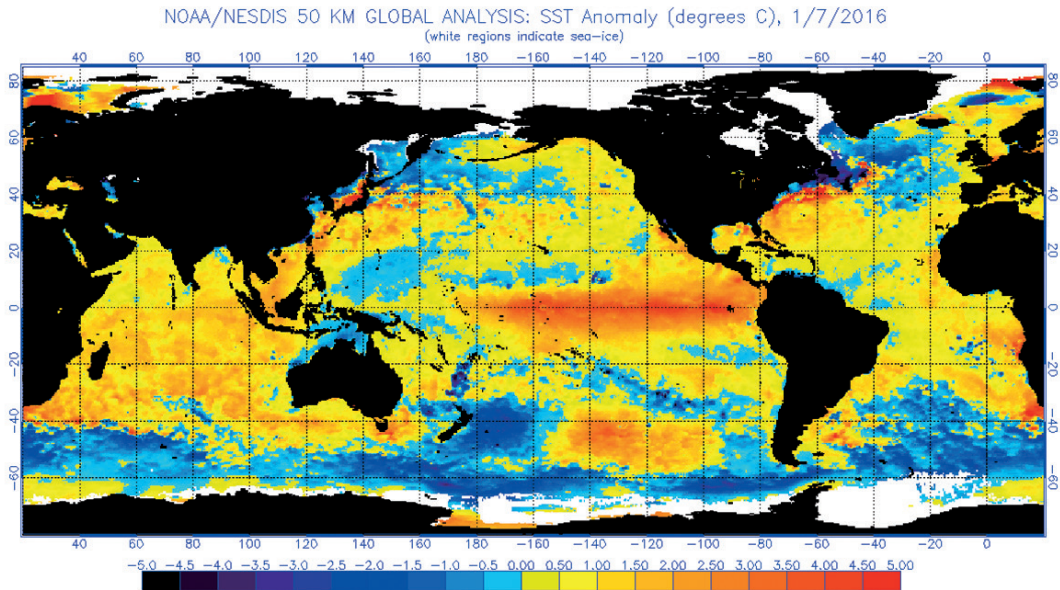


Fig.1 — Anomalies de températures de surface de la mer (°C). L'échelle varie de +5 °C à -5 °C. Les nombres positifs signifient que la température calculée au 1/7/2016 était supérieure à la moyenne.

fut d'autant plus spectaculaire puisqu'il n'était pas continuellement lié à des périodes dominées par El Niño (par exemple : 2017 fut une année dominée par La Niña), suggérant que contrairement aux épisodes précédents, l'oscillation australe n'eut que très peu d'effets sur le blanchissement.

LES CONSÉQUENCES ALARMANTES DU BLANCHISSEMENT DE 2014-2017

Mortalités massives de coraux reportées à travers les océans du globe

En 2016, les programmes de prospection aériens et sous-marins ont révélé que sur un total de 911 récifs individuels observés sur la Grande Barrière, 93 % avaient été affectés, et particulièrement les 1000 km de côtes longeant la zone nord de Port Douglas, pourtant considérés jusqu'ici comme parfaitement préservés, car à l'écart des activités humaines [10]. En revanche, dans la région centrale, entre Cairns et Mackay, le blanchissement fut modéré. La zone sud quant à elle fut épargnée due à une baisse de la température de l'eau de mer résultant du cyclone Winston. En 2017, et pour une deuxième année consécutive, le blanchissement impactait sévèrement la Grande Barrière, et cette fois la zone centrale aux

abords de Cairns, Townsville et Lizard Island. Plus de 50 % des récifs formant la Grande Barrière ont péri entre 2016 et 2017 [11], dont des espèces centenaires telles que les coraux du genre *Porites* [10]. Guam, la plus grande île de Micronésie située dans l'est-sud-est de la mer des Philippines, a subi durant quatre années consécutives des épisodes de blanchissement extrêmes. Le phénomène fut sévère dans la région du triangle de corail (Malaisie, Indonésie, Philippines et les îles Salomon) en Nouvelle Calédonie, aux Îles Fidji ainsi que dans la république des Kiribati, où une température anormalement élevée de l'eau de mer durant les années 2015-2016 a induit plus de 80 % de mortalité aux abords de l'île « Christmas ». Des anomalies de températures importantes furent également enregistrées en Chine, au Vietnam à Taiwan et tout particulièrement au Japon, dans la zone récifale de Sekiseishoko où 97 % de mortalité corallienne a été reportée fin 2016. Durant les trois dernières années, ce sont plus de 20 % des récifs à travers le monde qui ont disparu.

Impacts du blanchissement sur l'abondance et la diversité des poissons récifaux

Les récifs coralliens, souvent décrits comme berceaux de la biodiversité marine mondiale, abritent plus d'un tiers des organismes marins dont 4000 espèces de poissons. Or, lorsque les coraux constructeurs de ré-



cifs blanchissent et meurent, c'est tout un réservoir de biodiversité qui est menacé. Suite à la vague de chaleur de 2016, les scientifiques reportèrent une diminution de l'abondance et de la diversité au sein des espèces de poissons herbivores [12,13], tels que les poissons demoiselles dans certaines régions de la Grande Barrière de corail [12]. Le déclin des communautés d'herbivores est d'autant plus inquiétant puisque ces poissons jouent un rôle fonctionnel clé dans le développement, la survie et la résilience des récifs en « broutant » les algues filamenteuses qui colonisent les coraux [14]. Il faut tout de même noter que le déclin de certaines espèces d'herbivores n'était pas toujours corrélé à une diminution de la couverture corallienne [12]. Dans certains sites, les experts ont observé une augmentation de l'abondance de poissons herbivores, suggérant des mouvements spatiaux importants et des potentiels « refuges climatiques » à courts termes.

Le recrutement des larves coralliennes compromis

Les conséquences des récents événements de blanchissement pourraient compromettre la capacité des coraux à se reproduire. Durant les épisodes de blanchissement 2016-2017, le déclin marqué des individus adultes de coraux constructeurs de récifs dans les régions nord et centrale de la Grande Barrière a occasionné une chute de 89 % de la production de nouvelles larves par rapport aux périodes pré-blanchissement 2016-2017 [15]. Les coraux du genre *Acropora*, un des taxa les plus abondants dans les tropiques et responsables de la structure tridimensionnelle d'un récif, furent les plus affectés avec une baisse de 93 % de la production de larves. Ces observations sont alarmantes puisque le nombre de larves coralliennes produites chaque année et leur dispersion précédant la colonisation du milieu/substrat sont des éléments essentiels prenant part à la résilience des récifs. La diversité des larves coralliennes va donc grandement influencer la diversité des futures colonies « adultes ». « Nous nous attendons à ce que le recrutement corallien se rétablisse progressivement au cours des cinq à dix prochaines années, à mesure que les coraux survivants se développent et que davantage d'entre eux atteignent la maturité sexuelle, en supposant

bien sûr que nous n'assisterons pas à un autre événement de blanchissement durant la prochaine décennie », a déclaré le Professeur Terry Hughes, Directeur du Australian Research Council (ARC) – Centre d'excellence sur l'étude des récifs coralliens.

LE DEVENIR DES RÉCIFS CORALLIENS: VERS UN ÉPISODE DE BLANCHISSEMENT ANNUEL ?

En février 2019, la température moyenne globale de la surface des océans était supérieure de +0,70 °C aux moyennes du xx^e siècle. Les modèles climatiques prévoient à court terme une prolongation du phénomène El Niño jusqu'à la fin du printemps 2019 (hémisphère nord), augmentant significativement la susceptibilité des coraux à un nouvel épisode de blanchissement et à des mortalités massives. Dans le cas où aucune action n'est entreprise par les gouvernements afin de maintenir les températures de l'atmosphère au-dessous du seuil des +1,5 °C suivant l'Accord de Paris sur le climat, les experts prévoient que le réchauffement de la surface des océans pourrait être six fois plus intense entre 2081 et 2100 que le réchauffement total observé au cours des 60 dernières années [6]. Ainsi, le dépassement du seuil limite de thermotolérance au-dessus duquel les coraux blanchissent, jusque-là exceptionnel et ponctuel, est prévu de devenir annuel ou biannuel et de menacer la survie des récifs du monde entier d'ici 2050. Ces prédictions sont alarmantes puisque l'augmentation de l'intensité, de l'étendue et de la fréquence du blanchissement, comme celles observées dans les Caraïbes (1995, 1998, 2005 puis 2010) et sur la Grande Barrière de corail (1998, 2010, 2014-2016, 2017) limitent le temps de résilience des écosystèmes récifaux et peuvent entraîner, sur le long terme, de plus forts taux de mortalité.

Des études récentes ont toutefois souligné certains mécanismes et potentiels d'acclimatation des coraux aux fortes anomalies de température. Une équipe de scientifiques américains a récemment synthétisé les données des quatre événements majeurs de blanchissement (1998-2017), englobant 3 351 sites à



travers 81 pays. Ils observèrent que le phénomène était significativement moins marqué au sein des récifs caractérisés par une variation importante de la température des eaux de surface [16]. Aussi, certains récifs résistent particulièrement bien aux dernières vagues de chaleur, comme ceux situés aux abords de l'atoll Palmyra (90 % de survie) compris dans les Îles de la Ligne [17], l'archipel indonésien des Rajat Ampat ou encore le Golfe d'Aqaba dans la mer Rouge, décrit comme un refuge corallien unique [18,19].

D'un point de vue physiologique, certaines espèces de coraux sont plus à même de résister au blanchissement, comme les coraux constructeurs de récifs dits « massifs » caractérisés par une croissance lente et un tissu épais, tels que les taxas appartenant aux familles *Faviidae* et *Poritidae* ou *Merulinidae*. Les coraux branchus, appartenant aux familles *Pocilloporidae* et *Acroporidae* sont, quant à elles, généralement plus sensibles aux fortes anomalies de température [20 – 22]. Certaines espèces peuvent s'associer à différents clades d'algues symbiotiques afin d'optimiser leur résistance au stress thermique ou régulent l'expression de leurs gènes pour renforcer les mécanismes de défenses (diversité génétique) [23 – 25]. Une étude récente a également démontré le potentiel d'une mémoire écologique du blanchissement, rendant certaines espèces coralliennes potentiellement plus résistantes aux événements à venir [26]. Cependant, le degré de résilience des coraux reste faible et le temps d'adaptation ou d'acclimatation au stress de température trop court. Il est donc peu probable que ces différents mécanismes jouent un rôle prépondérant dans la survie des récifs. Enfin, d'autres facteurs de stress sont à prendre en considération dans la prédiction du devenir des écosystèmes récifaux. L'effet synergique de certains facteurs (e.g. pollution marine et surpêche) peut altérer les relations trophiques entre les organismes au sein d'un récif, augmentant la susceptibilité des coraux au blanchissement, aux maladies et mortalités. Par exemple, lors des périodes de stress thermique, la prédation des coraux par des organismes corallivores (i.e. étoiles de mer, escargots, poissons de récifs), affaiblit physiologiquement le corail, diminuant sur le long terme

sa résilience au changement climatique et autres facteurs de stress [27 – 29].

L'URGENCE D'AGIR

Ces événements récents inquiètent la communauté scientifique et ont déclenché une prise de conscience collective sur la nécessité d'agir rapidement afin de réduire l'impact de l'homme sur le climat et de préserver les récifs coralliens.

En 2016, l'accord de Paris sur le climat, constituant le premier accord universel sur le réchauffement climatique, fut signé suite aux négociations tenues lors de la Conférence de Paris sur le Climat (COP21) en décembre 2015. Cet accord, ayant pour objectif de « contenir le réchauffement climatique au-dessous des +2 °C par rapport aux niveaux préindustriels d'ici 2100 » et si possible de « poursuivre les efforts pour limiter la hausse des températures à +1,5 °C » a été approuvé par 196 délégations sur les 197 comptant l'Organisation des Nations unies (ONU). L'Union européenne en collaboration avec l'Agence européenne pour l'environnement a, quant à elle, fixé un nombre important d'objectifs environnementaux et climatiques englobant les domaines de la qualité de l'air, de l'eau, la gestion des déchets ainsi que l'énergie et les transports. Fin 2018, le groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat (GIEC) a présenté un rapport spécial rappelant à l'ordre les instances gouvernementales sur l'urgence d'agir rapidement afin de réduire les émissions de gaz à effet de serre. Au rythme actuel, le réchauffement atteindra +1,5 °C entre 2030 et 2052. La France, comptant à elle seule 10 % des récifs mondiaux (58 000 km²), s'engage au niveau national avec l'Initiative française pour les récifs coralliens (IFRECOR) afin d'améliorer l'état de conservation et d'assurer une gestion durable des récifs coralliens français. Au niveau international, le gouvernement français agit en collaboration avec l'International Coral Reef Initiative (ICRI) afin de promouvoir des initiatives et projets pour assurer la protection des écosystèmes côtiers. Suite à la signature de la Déclaration de Bruxelles « Climate Change and Ocean Preservation » (février 2019), la

France rappelle ses engagements internationaux en matière de développement durable, de changement climatique et de la préservation de la biodiversité des milieux océaniques.

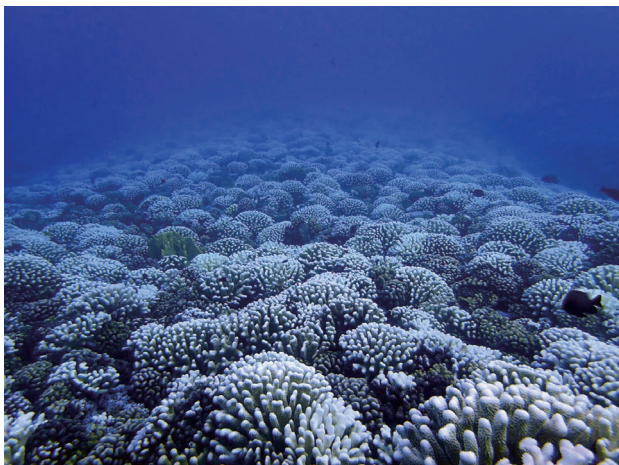


Fig.2 — Blanchissement corallien en avril 2019 à Moorea, Polynésie Française. © Kelly Speare, étudiante en thèse à University of California, Santa Barbara.

De nouvelles techniques et de nombreuses ressources ont également été mises en place afin de suivre l'évolution du réchauffement climatique et ses conséquences sur les récifs coralliens. Par exemple, l'expédition « Catlin Seaview survey », qui a été lancée en septembre 2012, établit un suivi de l'état des récifs à travers le monde. Cette campagne précéda la conception du documentaire « Chasing Corals » (Jeff Orlowski), retraçant le déclenchement et l'évolution du troisième épisode de blanchissement dans les différents bassins océaniques, au moyen de vidéos et images impressionnantes qui éveillèrent les consciences de nombre d'entre nous. L'institut de recherche Scripps à San Diego a récemment lancé le projet « 100 Island Challenge », visant à cartographier 100 récifs coralliens pour mieux appréhender l'impact du changement climatique et des stress anthropogènes. Les chercheurs ont étudié un jeu de données comprenant des milliers d'images de la même zone récifale collectées durant 8 ans. Ces photographies ont été assemblées à l'aide d'un logiciel créant des mosaïques de photos en 3D et ont permis de démontrer la résilience des récifs de Palmyra dans le Pacifique suivant l'épisode de blanchissement

de 2014-2016. Dans la même lignée, la goélette TARA Pacific (menée par le Centre National pour la Recherche Scientifique et le Centre Scientifique de Monaco) a sillonné plus de 100 000 km entre 2016 et 2018 visant à fournir une approche inédite de la biodiversité au sein des récifs et de leur capacité de « résistance, d'adaptation et de résilience » aux facteurs de stress anthropiques au moyen de techniques de pointes. Ces projets ont aussi donné lieu à de nombreuses conférences et opérations de sensibilisation afin d'informer les populations locales, et tout un chacun au devenir des océans. Par exemple, l'organisation non-gouvernementale « Reef Check » forme des plongeurs scientifiques volontaires à la réalisation de transects pour suivre l'évolution de l'état de santé des récifs tropicaux à travers le monde ainsi que des récifs longeant la côte ouest californienne.

Les efforts entrepris par les différents organismes et gouvernements peuvent aboutir à la mise en place de plans d'action locaux afin de réduire l'empreinte de l'homme sur les écosystèmes récifaux. Mumby & Harborne (2010) [30] ont par exemple démontré l'efficacité des aires marines protégées pour la résilience des récifs dans les Caraïbes. En 2014, la Nouvelle-Calédonie a annoncé la création du Parc naturel de la mer de corail, l'une des plus grandes aires marines protégées au monde (AMP ; 1,3 million de km²). Selon le Protected Planet Report, en 2018, 7 % de la surface total des océans était classée « protégée ». Les AMPs représentent donc un refuge inestimable face au déclin de la biodiversité observé depuis les années 1970. Une étude récente a d'ailleurs démontré l'effet positif de la diversité d'espèces coralliennes, (polyculture – comme celles observées au sein d'un récif en bonne santé ou d'une AMP) sur la croissance et la survie des coraux en comparaison à une diminution de la biodiversité caractérisée par une diminution du nombre d'espèces coralliennes (monoculture ; comme observé au sein d'un récif dégradé) [31]. Par la suite, les projets de plantation de coraux et restauration de récifs, tels que ceux développés par l'ONG Coral Guardian permettent à la fois de stimuler la vie marine en favorisant le



recrutement de larves coralliennes et de créer de nouvelles nurseries pour les organismes marins.

Des solutions d'ingénierie biologique ont même été proposées, suggérant d'utiliser des colonies coralliennes « optimisées » en fonction des nouvelles conditions environnementales dans le but de restaurer les récifs dégradés. Certains scientifiques proposent en effet d'utiliser « l'évolution assistée » pour modifier le seuil de résilience des coraux en réalisant une sélection artificielle en laboratoire, consistant à exposer les coraux à divers stress ou en sélectionnant des souches de symbiotes thermotolérantes [32]. Cependant, ces mesures restent très coûteuses et ne seraient que très peu applicables à grande échelle, étant donné la surface colossale occupée par les récifs coralliens (à elle seule la Grande Barrière s'étend sur plus de 2300 km). Enfin, fin mars 2019 à Monaco, s'est tenu le premier comité de pilotage du projet « World Coral Conservatoire », un programme soutenu par la Fondation Prince Albert II de Monaco et coordonné par le Centre Scientifique de Monaco

et l'Institut Océanographique. Cette initiative, alliant laboratoires de recherche et aquariums publics et privés à travers le monde, propose de créer une « arche de Noé » recensant la plupart des espèces et souches de coraux – un moyen de préserver la biodiversité au sein des écosystèmes coralliens en reliant recherche scientifique, conservation et sensibilisation.

Les récifs coralliens abritent à ce jour plus d'un tiers de la biodiversité marine mondiale et représentent une source de protéine pour plus de 500 millions de citoyens à travers le monde. Selon le Prof. Terry Hughes, une seule solution s'impose afin de préserver la vie marine : « Il faut s'attaquer à la source du problème, en réduisant les émissions de gaz à effet de serre à zéro aussi rapidement que possible ». La conception de projets innovants relatifs aux domaines scientifiques, mais également aux niveaux politique et social, permettra de réduire notre empreinte carbone, d'esquisser et d'assurer un avenir dont bénéficieront les écosystèmes de notre planète et les générations futures.

RÉFÉRENCES

- BRENER-RAFFALLI K. et al., 2018 – *Gene Expression Plasticity And Frontloading Promote Thermotolerance in Pocilloporid Corals*. bioRxiv , 398602. FABRICIUS K.E., 2005 – *Effects of Terrestrial Runoff on the Ecology of Corals and Coral Reefs: Review And Synthesis*. Mar. Pollut. Bull. 50, 125–146.
- CLEMENTS C.S. and HAY M.E., 2019 – *Biodiversity Enhances Coral Growth, Tissue Survivorship and Suppression of Macroalgae*. Nat. Ecol. Evol. 3, 178.
- CHENG L., ABRAHAM J., HAUSFATHER Z., TRENBERTH K.E., 2019 – *How Fast Are the Oceans Warming?* Science (80). 363, 128–129.
- D'ANGELO C. and WIEDENMANN J., 2014 – *Impacts of Nutrient Enrichment on Coral Reefs: New Perspectives and Implications for Coastal Management and Reef Survival*. Curr. Opin. Environ. Sustain. 7, 82–93. (doi:10.1016/j.cosust.2013.11.029).
- FINE M., GILDOR H. and GENIN A., 2013 – *A Coral Reef Refuge in the Red Sea*. Glob. Chang. Biol. 19, 3640–3647.
- FOX M.D. et al., 2019 – *Limited Coral Mortality Following Acute Thermal Stress and Widespread Bleaching on Palmyra Atoll, Central Pacific*. Coral Reefs (doi:10.1007/s00338-019-01796-7)
- GIBSON R.N., BARNES M. and ATKINSON R.J., 2001 – *Territorial Damselfishes As Determinants of the Structure of Benthic Communities on Coral Reefs*. Oceanogr. Mar. Biol. an Annu. Rev. 39, 355–389.
- HOEGH-GULDBERG O., 1999 – *Climate Change, Coral Bleaching and the Future of the World's Coral Reefs*. Mar. Freshw. Res. 50, 839–866.
- HOEGH-GULDBERG O., POLOCZANSKA E.S., SKIRVING W. and DOVE S., 2017 – *Coral Reef Ecosystems under Climate Change and Ocean Acidification*. Front. Mar. Sci. 4, 158.
- HUGHES T.P. et al., 2017 – *Coral Reefs in the Anthropocene*. Nature 546, 82.
- HUGHES T.P. et al., 2017 – *Global Warming and Recurrent Mass Bleaching of Corals*. Nature 543, 373.
- HUGHES T.P. et al., 2018 – *Global Warming Transforms Coral Reef Assemblages*. Nature 556, 492–496. (doi:10.1038/s41586-018-0041-2).
- HUGHES T.P. et al., 2019 – *Ecological Memory Modifies the Cumulative Impact of Recurrent Climate Extremes*. Nat. Clim. Chang. 9, 40.
- HUGHES T.P. et al., 2019 – *Global Warming Impairs Stock–Recruitment Dynamics of Corals*. Nature, 1.
- HUME B.C.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*. Sci. Rep. 5, 8562.
- KENKEL C.D. and MATZ M.V., 2017 – *Gene Expression Plasticity As a Mechanism of Coral Adaptation to a Variable Environment*. Nat. Ecol. Evol. 1, 14.
- 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.
- MARSHALL P.A., SCHUTTENBERG H.Z. and WEST J.M., 2006 – *A Reef Manager's Guide to Coral Bleaching*.
- MCCLANAHAN T.R., BAIRD A.H., MARSHALL P.A. and TOSCANO M.A., 2004 – *Comparing Bleaching and Mortality Responses of Hard Corals between Southern Kenya and the Great Barrier Reef, Australia*. Mar. Pollut. Bull. 48, 327–335.
- MUMBY P.J. and HARBORNE A.R., 2010 – *Marine Reserves Enhance the Recovery of Corals on Caribbean Reefs*. PLoS One 5, e8657.
- OSMAN E.O., SMITH D.J., ZIEGLER M., KÜRTEB B., CONRAD C., EL-HADDAD K.M., VOOLSTRA C.R. and SUGGETT D.J., 2018 – *Thermal Refugia against Coral Bleaching throughout the Northern Red Sea*. Glob. Chang. Biol. 24, e474–e484.
- RICE M.M., EZZAT L. and BURKEPILE D.E., 2018 – *Corallivory in the Anthropocene: Interactive Effects of Anthropogenic Stressors and Corallivory on Coral Reefs*. Front. Mar. Sci. 5, 525.



- RICHARDSON L.E., GRAHAM N.A.J., PRATCHETT M.S., EURICH J.G. and HOEY A.S., 2018 – *Mass Coral Bleaching Causes Biotic Homogenization of Reef Fish Assemblages*. *Glob. Chang. Biol.* 24, 3117–3129.
- SHAVER E.C., BURKEPILE D.E. and SILLIMAN B.R., 2018 – *Local Management Actions Can Increase Coral Resilience to Thermally-Induced Bleaching*. *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1075.
- SULLY S., BURKEPILE D.E., DONOVAN M.K., HODGSON G. and VAN WOESIK R., 2019 – *A Global Analysis of Coral Bleaching over the Past Two Decades*. *Nat. Commun.* 10, 1264.
- 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.* 112, 2307 LP-2313. (doi:10.1073/pnas.1422301112).
- WILKINSON C.C.R., 2001 – *The 1997-1998 Mass Bleaching Event around the World*.
- WILKINSON C., LINDÉN O., CESAR H., HODGSON G., RUBENS J., STRONG A.E., 1999 – *Ecological and Socioeconomic Impacts of 1998 Coral Mortality in the Indian Ocean: an Enso Impact and a Warning of Future Change?* *Ambio*.
- WISMER S., TEBBETT S.B., STREIT R.P. and BELLWOOD D.R., 2019 – *Spatial Mismatch in Fish and Coral Loss Following 2016 Mass Coral Bleaching*. *Sci. Total Environ.* 650, 1487–1498.
- YONGE S.C.M. and NICHOLLS A.G., 1931 – *The Structure, Distribution and Physiology of the Zooxanthellae*. British Museum.
- ZANEVELD J.R. *et al.*, 2016 – *Overfishing and Nutrient Pollution Interact With Temperature to Disrupt Coral Reefs Down to Microbial Scales*. *Nat. Commun.* 7, 11833.

RÉFÉRENCES SITOGRAPHIQUES

- Climate.gov. (2019). *El Niño & La Niña (El Niño-Southern Oscillation)* | NOAA Climate.gov. [online] Available at: <https://www.climate.gov/enso>
- Coral Guardian. (2019). *Conservation des récifs coralliens - Coral Guardian*. [online] Available at: <https://www.coralguardian.org>
- Coralreefwatch.noaa.gov. (2019). [online] Available at: https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/analyses_guidance/global_climate_updates/global_coral_reef_analysis_thru_dec_2010.pdf
- Coralreefwatch.noaa.gov. (2019). NOAA Coral Reef Watch Homepage and Near-Real-Time Products Portal. [online] Available at: <https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/index.php>
- Coralreefwatch.noaa.gov. (2019). *Global Coral Bleaching 2014-2017: Status and an Appeal for Observations*. [online] Available at: https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/analyses_guidance/global_coral_bleaching_2014-17_status.php
- Coralreefwatch.noaa.gov. (2019). *Coral Reef Watch Coral Bleaching Heat Stress Analysis and Guidance*. [online] Available at: https://coralreefwatch.noaa.gov/satellite/analyses_guidance/pacific_cbts_ag_20171109.php
- Livereport.protectedplanet.net. (2019). [online] Available at: https://livereport.protectedplanet.net/pdf/Protected_Planet_Report_2018.pdf