

26 DÉCEMBRE 2022



ETAT DES CONNAISSANCES DU CORAIL

OLIVIER SACCHI
LES RESSOURCES SOUS-MARINES
[Adresse de la société]

État des connaissances sur la Biologie du corail rouge *Corallium rubrum* en France.

Table des matières

État des connaissances sur la Biologie du corail rouge <i>Corallium rubrum</i> en France.	1
I. Introduction	3
II. Taxonomie	4
III. Distribution et habitat	4
Globale	4
Profondeur maximale	5
En France	5
Présence dans les eaux profondes	6
Ecosystème	7
Biotope et biocénose.	7
Faciès	7
Typologie des populations de corail rouge	8
Espèces associées et communauté bactérienne	8
IV. Principaux caractères de la biologie et de la physiologie du corail rouge	10
Anatomie	10
Les polypes	10
Les squelettes du corail rouge	11
Croissance	12
Méthodes de mesure	12
Variations anatomiques	13
Alimentation	13
Reproduction	14
Reproduction asexuée	14
Reproduction sexuée	14
Durée de vie et mortalité naturelle	17
Prédateurs et compétition interspécifiques	17
Mortalité massive et température	17
Résilience	18
V. Structure et dynamiques des populations de corail rouge	19
Recrutement	19
Génétique des populations	19
Hétérogénéité spatiale des populations	19
Les populations d'eaux peu profondes	20

Les populations d'eaux profondes.....	20
Adaptations au stress thermique	21
Densité et hauteur des colonies.....	23
Relation inverse entre densité et hauteur des colonies	23
VI.Conservation	26
Principales menaces et agressions	26
La pêche	26
Autres impacts anthropiques	27
Le réchauffement climatique	27
Acidification des océans	27
Débris marins	27
Statut juridique	28
Législation	29
Mesures de conservation	29
Méthode de récolte	29
Taille minimale de référence de conservation (MCRS).....	29
Profondeur minimale de récolte	29
Limitation du prélèvement.....	30
Fermetures spatio-temporelles.....	30
Evaluation des stocks	31
Traçabilité.....	32
Coraliculture.....	32
VII.Conclusion.....	33
VIII.Bibliographie	37

I. Introduction

Le corail rouge *Corallium rubrum* est une espèce fixée (dite sessile), filtratrice, 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).

L'absence d'informations sur les populations de cette espèce, notamment sur les colonies des eaux profondes, rend difficile une gestion efficace des stocks. Sans ces informations, il est compliqué d'estimer l'état de conservation de cette espèce et donc de réguler la pêche.

Le programme de recherches 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 effectives.

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 ») et dont la première, 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 recherches 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 grande 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

La famille des Coralliidae comprend 43 espèces (Tu et al., 2015) et trois genres de Coralliidae (Corallium, Hemicorallium et Pleurocorallium). La classification actuellement acceptée pour *C. rubrum* est la suivante (voir Tab.1) :

Tableau 1 : classification phylogénétique de *Corallium rubrum* d'après l'étude de Tu et al., 2015

Phylum	Cnidaire Hastchek, 1888
Classe	Anthozoa Ehrenberg, 1834
Sous-classe	Octocorallia Haeckel 1866
Ordre	Alcyonaria Lamouroux 1816
Sous Ordre	Scleratina Studer 1887
Famille	Coralliidae Lamouroux 1812
Genre	Corallium Cuvier 1798
Espèce	Corallium rubrum Linnaeus 1758

III. Distribution et habitat

Globale

Corallium rubrum est une espèce sciaphile endémique de la Méditerranée principalement autour des bassins central et occidental et des côtes atlantiques voisines qui se produit principalement autour du bassin central et occidental.

Elle se fixe sur des fonds de 5 à 350 m, bien que plus communément à entre 30 m à et 200 m.

De plus 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 très récent de (Çinar et al., 2018) suggère que l'aire de répartition de *C. rubrum* dans la mer Méditerranée pourrait atteindre Anamur, en mer Levantine (Turquie).

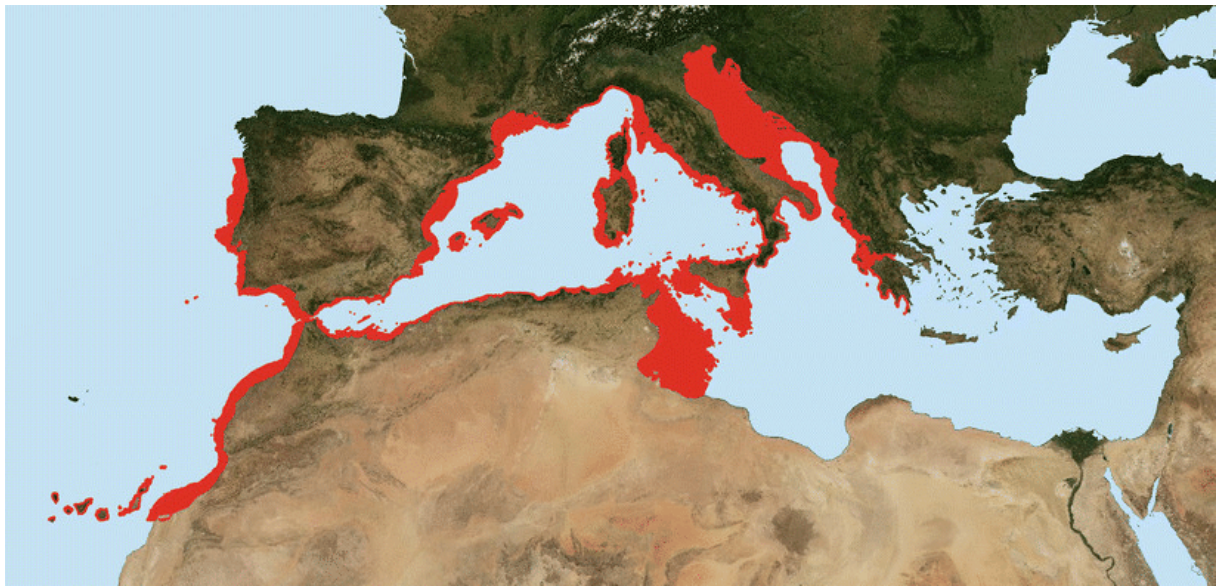


Figure 1 : carte de la répartition du corail rouge en mer Méditerranée (Bruckner, 2016)

Profondeur maximale

Les limites bathymétriques maximales sont de 350 à 800–1000 m de profondeur en Méditerranée centrale (eaux du détroit de Sicile et de Malte) (Costantini et al., 2010; Freiwa 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, entre autres, 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).

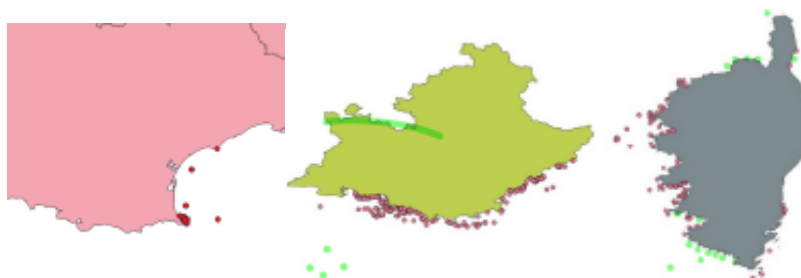


Figure 2 : présence de *Corallium rubrum* dans le golfe du Lion, en Provence et en Corse [données GBIFs ; données LRS]^o

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.

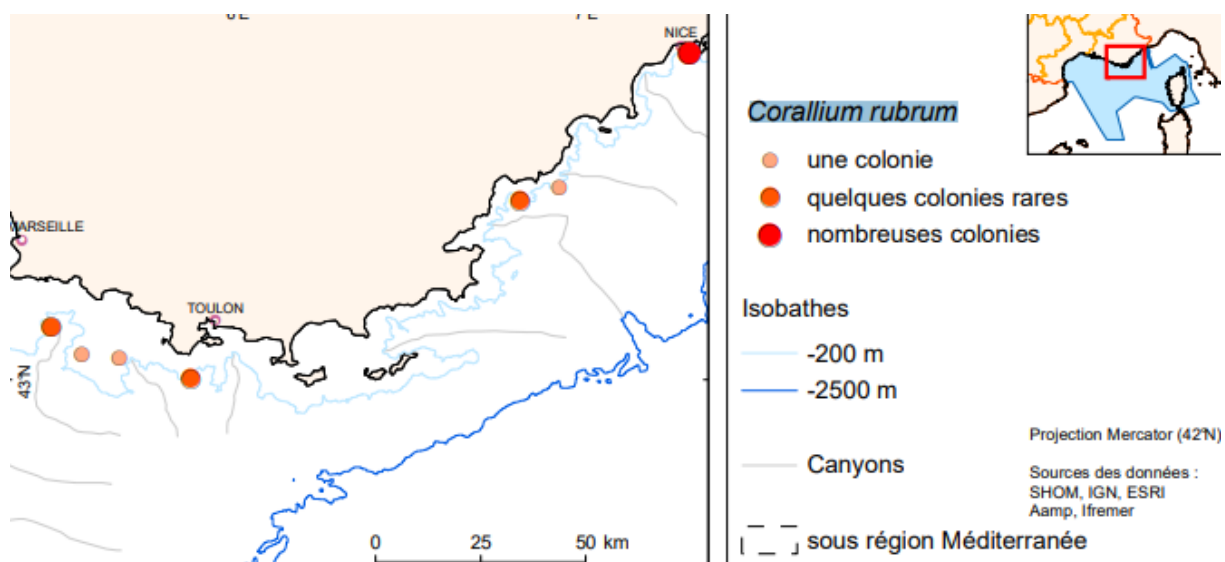


Figure 3 : répartition du corail rouge observé lors de la campagne MEDSEACAN 2009 (Pedel and Fabri, 2011).

Ecosystème

Biotope et biocénose.

Corallium rubrum est une espèce répandue en Méditerranée occidentale au sein de la biocénose des grottes semi-obscur (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).

Il est l'un des composants dominants et importants 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 peuvent 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-obscur à faible profondeur dans le nord du bassin occidental et sur certains sites profonds. Il est distribué en colonies éparses ou formant de petites agrégations dans le coralligène et sur les roches du large pouvant couvrir de grandes surfaces dans des zones semi-obscur comme les parois

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*.

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-obscur, 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-obscur 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, en conséquence de la pression exercée par la plongée sous-marine depuis les années 1950, pouvant récolter du corail rouge dans des zones inaccessibles aux dragues.

Selon la recommandation GFCM/35/2011/2, paragraphe 4, les populations des eaux peu profondes sont désormais entièrement protégées de l'exploitation, 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, ils étaient récoltés à l'aide d'engins de dragage (maintenant interdits), alors qu'aujourd'hui 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).

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) fificiformis</i> , <i>Pleraplysilla spinifera</i>
Scléactiniaires	<i>Leptopsammia pruvoti</i> , <i>Caryophyllia inornata</i> , <i>Hoplangia durotrix</i>
Bryozoaires	<i>Smittina cervicornis</i> , <i>Smittidea reticulata</i> , <i>Celleporina caminata</i> , <i>Disporella hispida</i>
Crustacés	<i>Balssia gasti</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 (van de Water et al., 2018), les communautés bactériennes associées aux gorgoniens, 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 et mène à des acclimatations. La composition du microbionte 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 des hôtes.

IV. Principaux caractères de la biologie et de la physiologie du corail rouge

Le corail rouge, comme tous les coraux bâtisseurs de récifs, 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.

Anatomie

Le corail rouge est un organisme composé d'un tronc, fixé au substrat, et de ses ramifications. Cet ensemble constitue une colonie composée de plusieurs unités fonctionnelles, les polypes (Fig. 4).

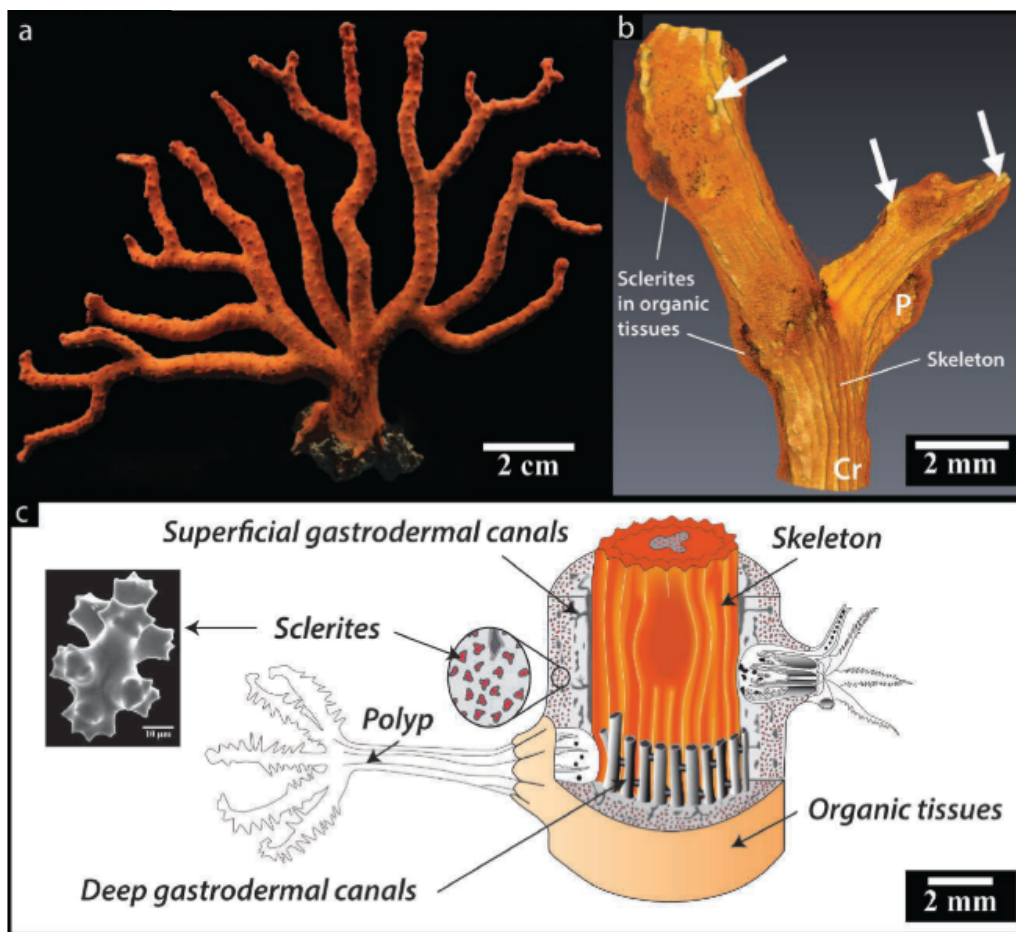


Figure 4: Morphologie et anatomie d'une colonie de *C. rubrum*. A) Colonie de *C. rubrum* recouvert avec ces tissus séchés. B) Rendu 3D d'une coupe d'une reconstruction par tomodensitométrie à rayons X (μ -CT) à une résolution de 9 μ m d'une pointe de branche de *C. rubrum*. Des unités allongées constituées de sclérites (agrégats de sclérite) sont fléchées à l'extrémité et autour des cavités polypes. C) Représentation schématisée 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 **mésoglée**.

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 en formes de fils sont aussi utilisés pour se nourrir. Ces tentacules entourent une bouche, seule ouverture vers l'extérieur qui a une fonction gastrique et en outre abrite les gonades. Tous les polypes partagent les métabolites et les informations par des canaux communicant 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 squelettes calcifiés :

- un axial, servant de pied et fixé au substrat
- et un autre constitué de sclérite (segments qui constituent l'exosquelette des arthropodes) inclus dans la mésoglée.

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

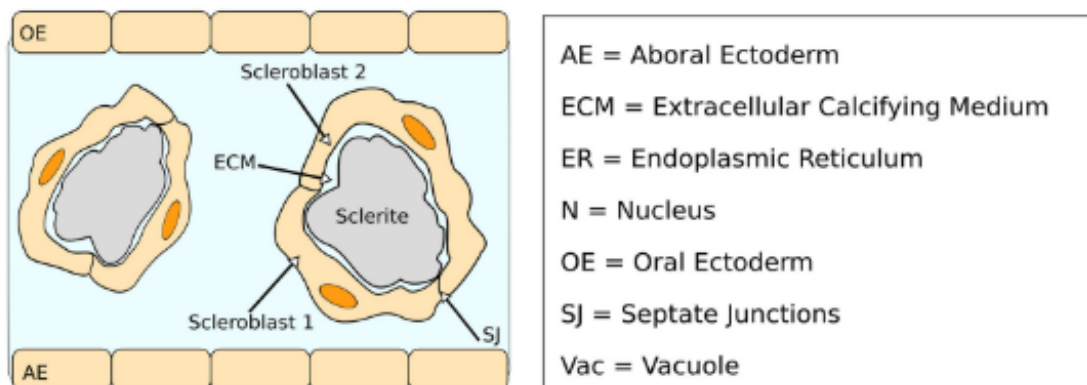


Figure 5 : sclérobaste de *C. rubrum* et formation des sclérites (Conci et al., 2021).

Le squelette calcaire est naturellement 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 plombs 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 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.

Les colonies d'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).

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).

(Galli et al., 2016) ont appliqué un modèle numérique mécaniste 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 connaissent à la fois des températures élevées **et une pénurie d'eau** à la fin de l'été et sont donc moins susceptibles de se trouver près des limites supérieures de distribution de *C. rubrum*.

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 vagues de chaleur nocives augmenteraient également ce risque (Galli et al., 2016).

Après installation, le taux de croissance 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). Cependant, après 4 à 5 ans, la croissance s'arrête pratiquement et devient négligeable (Bavestrello et al., 2009).

Le taux de croissance des colonies en eau profonde semble être plus étroit (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).

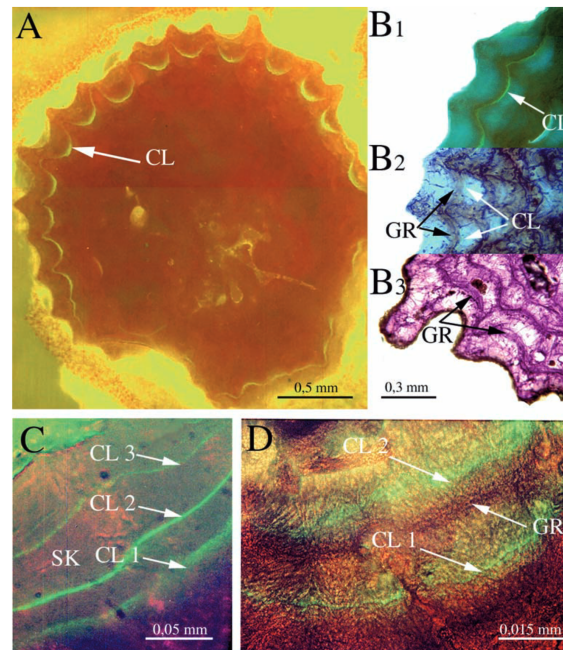


Figure 6 : Image en microscopie à épifluorescence d'une colonie de *Corallium rubrum* marquée à la calcéine (couche vert clair) après l'avoir laissée pousser pendant environ 1 an. Les images b1 à b3 révèlent qu'un seul anneau de croissance (bande sombre) se trouve au-delà de la couche de calcéine après 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. R, 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)

Variations anatomiques

En outre, il apparaît que les variations du taux de croissance diffèrent suivant la partie étudiée (pied et pointe de la colonie) (Allemand and Bénazet-Tambutté, 1996). De plus, la croissance en longueur sans fabrication d'un squelette axial calcifié épais 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 phytoplancton (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 reproductive de *C. rubrum* ont été étudiés, mais il existe encore de nombreuses lacunes dans les connaissances et des incertitudes qui empêchent les scientifiques de comprendre pleinement tous les facteurs qui régissent la reproduction des espèces 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 à ce jour pour 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 2013, 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).

Reproduction asexuée

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. *C. rubrum* a cependant une capacité limitée de reproduction asexuée (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2003 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1972, 1970).

Reproduction sexuée

Récemment, une étude génétique basée sur des polymorphismes mononucléotidiques (ou SNP pour Single Nucleotide Polymorphism) a démontré l'existence d'une détermination génétique du sexe (système GSD) XX/XY chez *C. rubrum* : il s'agit du premier enregistrement d'espèces à symétrie non bilatérale (Pratlong et al., 2017).

✓ Statut reproductif et structure sexuelle de la population

Le statut sexuel de la population apparaît complètement gonochorique, soit mâle, soit femelle, tant au niveau de la colonie qu'au niveau des polypes (Porcu et al., 2017 ; Santangelo et al., 2003 ; Tsounis et al., 2006 ; Vighi, 1972, 1970).

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 l'ouverture (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).

✓ **Fertilité et fécondité**

La fécondité et la fertilité des femelles sont constantes dans le temps, mais diminuent après mars, malgré le fait que les ovocytes ne se transforment 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 $6 \pm 3,5$ 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 et al., 2005). Quoi qu'il en soit, selon plusieurs auteurs (Garrahou 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).

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

✓ **Les larves**

Martinez-Quintana et al. (Martínez-Quintana et al., 2015) ont montré que la durée larvaire pélagique (PLD) 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 se fixent pendant plus de 60 jours.

✓ **Facteurs limitant de la reproduction**

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

Généralement, les grandes colonies contiennent plus d'ovocytes et de spermatozoïdes. Elles peuvent produire une centaine de planules ou plus, par rapport aux petites (quelques dizaines de planules) (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 à très peu de colonies plus grandes et 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'autres parts, un potentiel de récupération retardé en raison du potentiel limité de dispersion sur de longues distances.

Sa capacité incubatrice de protéger ses larves en son sein leur assure, par un stage pélagique plus court, d'être moins exposée aux mortalités associées au développement planctonique et favorise des taux de recrutement plus élevés, du moins en eau peu profonde, car ils ont tendance à s'installer là où leurs parents ont réussi (Bruckner, 2010).

Néanmoins, à la différence la plupart des espèces de coraux, 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 beaucoup plus 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 celui des larves de coraux reproducteurs à la volée (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, potentiellement, l'espèce pourrait vivre jusqu'à 532 ans. Cette modélisation montre que les caractéristiques d'un milieu, notamment ceux 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 gasti* 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).

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).

Résilience

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.

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 (Garrahou et al., 2001 ; 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 corail rouge et vers une croissance en épaisseur des rameaux après récolte, même sélective, de corailleur est très lente en raison d'un recrutement aléatoire (30-40 ans pour un diamètre de 7 mm) ; (Garrahou and Harmelin, 2002; Marschal et al., 2004)

Toutefois, la résilience du faciès en tant que telle est grande, car la maturation sexuelle commence à une très petite taille (colonies de 2-3 cm de haut), très inférieure à la taille commerciale minimale (Harmelin et al., 1984).

Génétique des populations

L'étude de la distribution et de la variabilité dans les populations s'appuie sur la connaissance des variations des fréquences alléliques et génotypiques entre elles.

Hétérogénéité spatiale des populations

Selon Boavida et al., (2016), les populations du nord-ouest de la Méditerranée présentent des haplotypes distincts des populations de l'Atlantique, du sud de la Méditerranée et de la mer Adriatique, avec une différenciation atlantique méditerranéenne. Cependant, cette première analyse préliminaire suggère que des zones de contact se produisent en mer d'Alboran, dans le golfe du Lion et dans le sud-ouest de l'Italie. L'influence atlantique s'étendant dans la mer Méditerranée, allant au-delà de l'AOF (Almeria-Oran Front), éventuellement le long de la côte africaine (Boavida et al., 2016).

Dans l'ensemble, les études génétiques réalisées jusqu'à présent en Méditerranée mettent en évidence une forte hétérogénéité 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 (Boavida et al., 2016).

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; Ledoux et al., 2010a, 2010b).

Ces études ont trouvé des preuves de l'isolement de la reproduction et de la sous-structuration de la population suggérant que la dispersion des larves ne pouvait pas être en mesure d'assurer un flux de gènes suffisant pour préserver l'homogénéité génétique de l'espèce.

Plusieurs études ont confirmé l'existence d'une différenciation génétique à des échelles spatiales de plusieurs dizaines de mètres signifiant que la plage de dispersion effective des larves peut être limitée à < 10 m. La forte différenciation génétique entre les échantillons voisins implique que le rétablissement des populations surexploitées devrait être principalement dû à l'autorecrutement.

De plus, un modèle d'isolement par la distance a été décrit dans Ledoux et al., (Ledoux et al., 2010b), tel que plus les populations sont éloignées, plus les populations sont différentes. Toutes les études ont révélé, à l'aide de marqueurs différenciellement puissants, des écarts significatifs par rapport à l'équilibre de Hardy-Weinberg dû à des carences hétérozygotes élevées, compatibles avec l'apparition de consanguinité (accouplement entre consanguins).

En France, les études sur les populations de corail rouge ont montré qu'à Banyuls-sur-Mer, des différences génétiques au sein des populations séparées par 20 m de fond. Il y aurait potentiellement un fort taux de loci sous sélection (mais faux positif possible) (Pratlong et al., 2021). Dans cette même étude, les auteurs suggèrent d'utiliser la génétique comme indicateur d'événements passés menant à une baisse démographique, tels que les vagues de chaleur (Pratlong et al., 2021).

La structuration génétique est différente entre la Côte bleue et la baie de Marseille et les calanques (Ledoux et al., 2010a; Pratlong et al., 2021). Ces études montreraient que la dispersion par courant et la répartition de l'habitat contrôlent, jusqu'à un certain degré, la structure spatiale des populations benthiques.

Dans la réserve de Scandola (France, Corse) l'étude de (Gazulla et al., 2021) a montré une stabilité temporelle apparente dans le schéma de diversité génétique et de structure dans l'AMP malgré un déclin démographique spectaculaire et des niveaux contrastés d'isolement génétique, mais une connectivité démographique importante entre les populations.

Les populations d'eaux profondes

Le nombre d'études génétiques concernant ces populations est très limité. Costantini 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. Un seuil de connectivité a été observé parmi les échantillons collectés à une profondeur de 40 à 50 m, confirmant l'hypothèse selon laquelle des séparations entre les populations de corail rouge des eaux peu profondes et profondes se produisent.

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). Les résultats génétiques ont indiqué que pour les populations de coraux précieux en Sardaigne, l'hypothèse du « refuge profond des récifs », qui envisage la capacité des coraux profonds à servir de ressources pour les populations surexploitées de la surface, n'est pas validée (Cannas et al., 2016). Cette découverte pourrait avoir des implications majeures pour les stratégies de gestion et la conservation des populations de coraux rouges profonds exploités.

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. De plus, l'exploitation ne semble pas encore avoir modifié la structure des populations de corail rouge.

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) a été génétiquement caractérisées par Costantini et al. (Costantini et al., 2010). Les auteurs ont trouvé des différences entre les échantillons d'eau peu profonde et d'eau profonde, mais la petite taille de l'échantillon des collections d'eau profonde ne leur a pas permis de faire des considérations finales sur le degré d'isolement (Costantini et al., 2010).

Adaptations au stress thermique

La réponse adaptative de *C. rubrum* au stress thermique a été étudiée (Haguenauer et al., 2013) sur trois populations à différentes profondeurs (5 m, 20 m et 40 m de profondeur). En particulier, la population de 5 m semble avoir une tolérance thermique plus élevée : elle a montré une réponse d'expression génique plus élevée (induction de HSP70 après un choc thermique), ce qui pourrait s'expliquer par une adaptation ou une acclimatation locale. Les auteurs suggèrent que, face au changement climatique, ces populations peu profondes peuvent être une source irremplaçable de potentiel de sauvetage évolutif et de recolonisation, et doivent mériter une attention et une protection particulières (Haguenauer et al., 2013).

Une expérience intéressante a été récemment réalisée combinant transplantation et analyses génétiques (Ledoux et al., 2010a) : 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 (PEI) contrastées entre les populations peu profondes et plus profondes (mésophotiques) séparées d'environ une centaine de mètres, suggérant

que les populations de corail rouge pourraient être localement adaptées à leur environnement avec des capacités tampons phénotypiques différentielles contre le 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 en tant que réservoir potentiel de polymorphisme génétique adaptatif.

Par ailleurs, de nouveaux marqueurs potentiellement impliqués dans la réponse au stress thermique, qui pourraient être de bons candidats pour l'étude de l'adaptation thermique du corail rouge ont été proposés par Pratlong et al. (Pratlong et al., 2015).

Densité et hauteur des colonies

La densité de la population de corail rouge varie d'un endroit à l'autre, selon la profondeur et l'exploitation (Rossi et al., 2008; Tsounis et al., 2006a). Schématiquement, on peut distinguer deux 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) ;

2) des populations profondes, présentes de 50 à 200 m de profondeur et plus, caractérisées 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.

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'autoéclaircissement peuvent façonner la structure de la population (Cau et al., 2016).

Il a été suggéré que les populations protégées peu profondes devraient ressembler à long terme aux populations profondes actuelles, avec de grandes colonies dispersées (Cau et al., 2016).

Des changements drastiques induits dans des populations peu profondes vierges lorsque des colonies plus grandes/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/plus anciennes sur la colonisation larvaire et la croissance des colons (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 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 avait un diamètre basal maximal moyen t de 1,16 à 1,60 cm et la hauteur maximale moyenne variait 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**

La découverte récente d'une population exceptionnelle de corail rouge provenant d'une grotte sous-marine peu profonde encore inexplorée en Corse (Fig.7), 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 pouvait avoir vécu dans des populations relativement denses avec une grande proportion de colonies séculaires, même à de très faibles profondeurs (Garrahou et al., 2017).

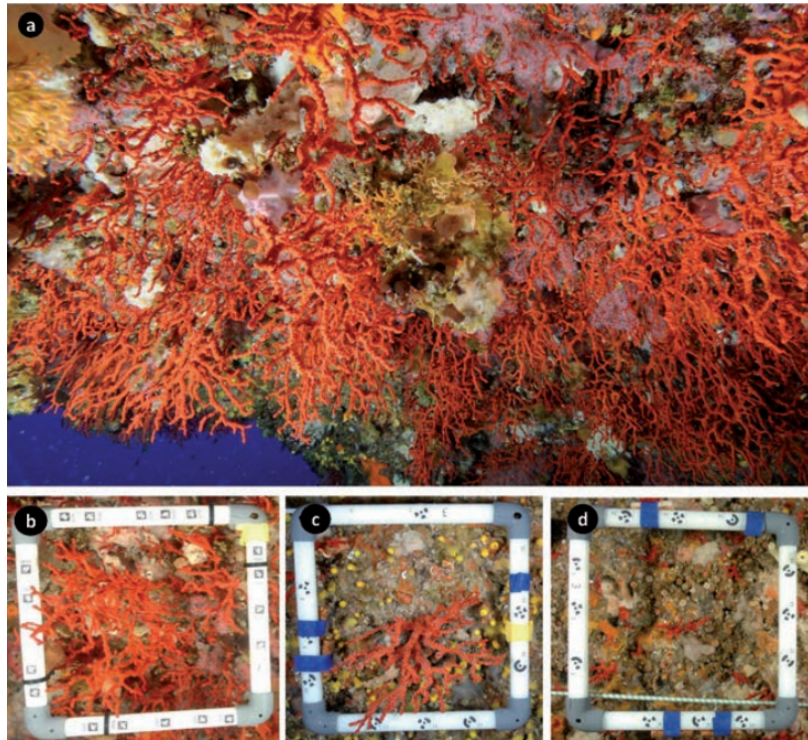


Figure 7 : population de corail rouge entre 18 et 27 m à la « Cave b » dans la Réserve Naturelle de Scàndula (a, b), comparée à une autre grotte peu profonde à Scàndula (c), et à une population standard d'une zone non protégée Provence, France) (d). (Garrabou et al., 2017).

VI.Conservation

Le corail rouge de Méditerranée est considéré comme une ressource limitée, car il s'agit d'une espèce à longue durée de vie, à croissance lente, à faible fécondité et capacité de dispersion limitée et par conséquent se caractérise par forte différenciation génétique des populations voisines 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 interdit 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 pu 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 et enchevêtrées dans des lambeaux de filet ; 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 dans 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)

A 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).

Autres impacts anthropiques

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

Pour exemple, la fréquentation exagérée par les plongeurs des grottes et des surplombs riches en corail rouge, amenée par le tourisme, engendre 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 anomalies des réchauffements estivaux à l'origine de la mortalité massive de colonies de *Corallium rubrum* les moins profondes (Garrabou et al., 2009, 2001) dans le nord-ouest de Méditerranée ; un renforcement du réchauffement de la Méditerranée pourrait entraîner ainsi une extinction de la frange la moins profonde des populations de corail rouge du nord de la Méditerranée.

Les impacts de la pêche sont aggravés par les facteurs de stress naturels et le changement climatique, en particulier dans les eaux peu profondes où des événements de mortalité massive ont également été documentés depuis la fin des années 1990, attribués à une maladie fongique et protozoaire et liés à des anomalies de température (Bramanti et al., 2005; Cerrano et al., 1999; Garrabou et al., 2009, 2001; Perez et al., 2000; Romano et al., 2000).

Acidification des océans

Le corail rouge méditerranéen devrait être particulièrement sensible aux effets d'acidification liés au changement climatique en raison de la solubilité élevée de son squelette Mg-calcite.

Des études expérimentales ont montré, pour la première fois, des preuves d'effets néfastes de l'acidification des océans sur le corail rouge (Bramanti et al., 2013; Cerrano et al., 2013).

Débris marins

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

L'ensemble de ces agressions conduit, comme l'indiquent plusieurs auteurs (Bavestrello et al., 2014; Garrabou et al., 2009; Harmelin, 2004), à l'épuisement progressif de plusieurs populations locales avec un déclin estimé dépassant de près de 30% au cours des 30 dernières années (une génération), conduisant l'UICN (Union International pour la Conservation de la Nature) à classer *C. rubrum* comme

« en danger » (EN), un déclin futur qui pourrait bien dépasser 50 % si les menaces ne sont d'ici là traitées (Otero et al., 2017).³

Toutefois, la qualité des données utilisées pour les évaluations, en particulier lorsqu'elles font référence à la baisse des rendements au cours des dernières années non vérifiées (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 inclus 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).

³ Pour plus d'informations sur les critères de sélection de la liste rouge de l'UICN : https://nc.iucnredlist.org/redlist/content/attachment_files/summary_sheet_fr_web.pdf

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 (Garrahou 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 cm 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 main tenir 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 Air Marine Protégée (AMP) méditerranéennes, le parc national des Calanques, la réserve naturelle de Scandola, la réserve de Banyuls. Au sein de ces AMP, 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 vs 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).

✓ 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

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

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.

✓ **Système de jachères**

Une alternative 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 l'exploitation 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 de population 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 corallienne pendant une période de plusieurs décennies impose des coûts de surveillance très élevés et conduit à une incitation croissante à la pêche illégale.

Evaluation 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 l'évaluation, jugeant 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-âge pour obtenir un diagnostic de l'état du stock (Cau Angelo, 2013).

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 *C. japonicum* inscrits à la CITES des *C. rubrum* non-inscrits à la CITES.

Coraliculture

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 et 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 naturelles.

Dans une étude récente, 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 (Montero-Serra et al., 2018).

VII.Conclusion

Ce rapport présente un état de l'art des connaissances sur le corail rouge des côtes françaises. Ces études permettent à la CGPM de mettre en place des recommandations pour les états de membres de manière à exploiter durablement et à conserver le corail rouge.

En 2011 la CGPM a émis plusieurs recommandations sur l'exploitation du corail rouge dont la plus récente, adoptée en 2017 (Recommandation GFCM/41/2017/5 porte sur la mise en place d'un plan régional de gestion adaptative pour l'exploitation du corail rouge en mer Méditerranée qui impose de fait plusieurs exigences d'ordre scientifiques et législatives.

Les observations sur la structure de la population sont, selon (Cannas, 2019), les plus utiles pour surveiller l'état de la population et pour identifier les changements dans les proportions de colonies matures/immatures. En effet, ces informations sont très utiles comme base pour les décisions de gestion qui doivent assurer un recrutement minimum, en particulier pour les animaux sessiles qui nécessitent une certaine densité pour assurer le succès de la fertilisation.

Pour résumer en partie ce document : l'espèce *C. rubrum*, sessile, sciaphile, est présente en Méditerranée et sur les côtes atlantiques en dessous du détroit de Gibraltar. Elle vit sur des fonds, d'en moyenne de 5 à 350 m, jusqu'à des profondeurs maximales de 1000 m.

En France on la trouve jusqu'à 307 m dans le canyon de Cassidaigne.

Elle se fixe sur des roches profondes et des grottes semi-obscurées, et a besoin de l'hydrodynamisme ambiant pour se nourrir.

Le corail rouge a un cycle de vie en deux parties, une phase polype immobile et fixée au substrat et une phase de larve mobile dans l'eau, la planule.

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.

Il se reproduit de manière asexuée et sexuée. De manière asexuée chaque polype se clone par bourgeonnement. La reproduction sexuée elle est gonochorique, avec un sexe mâle et un femelle. Chez les polypes et les colonies : les sexes sont séparés avec des gonades différentes.

Il y a une période de reproduction par an. Chaque colonie est issue d'une seule larve elle-même issue d'une fécondation interne. L'espèce est fertile durant toute l'année, mais cette fertilité baisse après le mois de mars. En moyenne l'âge de première reproduction est entre 7 et 10 ans. L'âge de potentiel reproducteur le plus élevé est 20 ans. Chez les mâles la maturité sexuelle est au bout de 6 ans (1,2 mm de diamètre basal) et 10 ans pour les femelles. Les nombres de polypes et le potentiel reproducteur augmentent avec la taille des colonies. À la vue de la méthode fécondation et du faible déplacement des larves, 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'espèce pourrait vivre jusqu'à 532 ans pour les colonies et 12 ans pour les polypes mais une colonie renouvelée plusieurs fois ces polypes au cours de sa vie. Le recrutement varie selon l'espace, le temps l'habitat et la circulation hydrologique. La fixation par recrutement larvaire est une phase importante aux vues de la forte compétition pour l'espace sur les faciès. La saturation de l'espace et la concurrence semblent être un facteur majeur du contrôle du recrutement expliquant possiblement la forte colonisation apparaissant après des évènements de récolte.

Les populations sont séparables en trois groupes : peu profondes, profondes et très profondes.

Chacune de ces populations sont différenciable génétiquement, et on des caractéristiques de tailles et hauteurs, croissances différentes.

Les populations peu profondes sont les plus impactées par les évènements de fortes mortalités notamment celles dues aux fortes vagues de chaleur. Elles ont un diamètre basal de 7 mm pour un âge de moins de 30 à 40 ans. Elles sont celles qui présentent les plus fortes densités (jusqu'à 1000 colonies par m²).

Les populations peu profondes semblent avoir une tolérance thermique plus élevée (adaptation ou acclimatation locale).

Ces populations sont une source irremplaçable, pouvant servir de pool de gène très important pour la survie de l'espèce et la recolonisation.

Les populations sous 50 m sont actuellement celles exploitées. Elles ont une plus petite croissance que celles des eaux très profondes et présentes des faibles densités de population pour des colonies de tailles élevées. Leurs ramifications sont aussi plus étendues.

Comme il y a une forte différenciation génétique entre populations de différentes profondeurs, mais aussi de différentes localisations (présence d'une forte structuration génétique sur quelques kilomètres de distance et une vingtaine de mètres de fonds), il n'y a pas d'effet de réserve possible des populations profondes. Cela met en évidence un besoin de management local des populations de corail rouge. Cependant cette différence génétique met en évidence la valeur de conservation des populations marginales en tant que réservoir potentiel de polymorphisme génétique adaptatif.

Les populations très profondes font sujet de peu d'étude aux vues de la difficulté de l'accès à leurs habitats ; pour exemple le nombres d'ovocytes matures et la variation de fécondité est inconnue, mais aussi la vitesse de croissance ou d'autres paramètres de démographie importants comme le recrutement.

Les découvertes en génétique ont de plus montré un isolement reproductif global, la dispersion larvaire n'est pas suffisante pour assurer un flux de gène pour garder une homogénéité génétique de l'espèce. On en déduit donc que le rétablissement des populations est donc basé sur l'autorecrutement. Utiliser la génétique comme indicateur d'évènements passés menant à une baisse démographique, telle que les vagues de chaleur, apparait comme une solution proposée dans certaines études (Pratlong, 2011).

Nous savons que 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. Cumulé à l'acidification des océans, l'augmentation de l'activité humaine (pollution, tourisme...), le réchauffement climatique et les événements influe sur les mortalités des colonies surtout chez les moins profondes.

Cet ensemble de facteurs est la raison du besoin plus en plus pressant d'éclairer les zones d'ombres que nous avons sur le corail rouge et son exploitation.

Les principaux manquent concernent les connaissances sur les populations profondes et cela dans tous les domaines que ce soit en France ou à l'étranger.

La difficulté d'accéder à des profondeurs de plus de 100 m en scaphandre limite en effet ces recherches.

Il y a peu d'étude sur le sujet du recrutement malgré l'importance de cette information pour la mise en place de mesure de gestion.

De même, peu d'étude existe sur les communautés bactériennes et l'importance de l'holobionte.

De plus, des données fiables concernant l'exploitation du corail rouge sont essentielles pour comprendre le niveau d'exploitation de la ressource telle qu'obtenue à partir des journaux de bord certifiés, des observateurs à bord ou au débarquement, des mécanismes de traçabilité, ce qui n'est pas le cas actuellement en France.

Dans la littérature, certains auteurs recommandent plusieurs mesures de gestion ; en plus d'augmenter les efforts de suivis des AMP ainsi que de continuer la mise en place de zone de jachères et d'interdiction d'exploitation, ceux-ci conseil d'augmenter la taille de prélèvement à 8 mm de diamètre basal.

Il est aussi recommandé de mettre en place des contrôles effectifs pour assurer un suivi à long terme de l'état d'exploitations.

En revient l'utilisation, pour l'étude et possiblement la pêche, du Remote Operated Vehicle (ROV), qui permettrait d'accéder et d'étudier plus facilement les populations peu connues.

Aujourd'hui, conformément aux recommandations GFCM/40/2016/7 et GFCM/41/2017/5, l'utilisation de ROV pour la prospection dans la zone d'application de la CGPM n'est plus autorisée et a été limitée à l'observation à des fins scientifiques dans la dans le cadre de programmes de recherche et de campagnes d'expérimentation scientifique menées par des institutions scientifiques (jusqu'au 31 décembre 2020), avec une interdiction stricte de la commercialisation des colonies de *C. rubrum* collectées dans le cadre de programmes de recherche.

Il avait été démontré que l'utilisation de ROV par des navires de pêche pour la prospection des fonds coralliens en Sardaigne était liée à une forte augmentation du nombre de colonies collectées par

plongée par rapport aux plongées effectuées sans ROV ; le temps de recherche pour récolter les coraux lors d'une plongée étant drastiquement réduit, alors que le temps de collecte des coraux a en revanche considérablement augmenté (Cannas in GFCM, 2017).

Néanmoins, Iwasaki et al. (2012) ont démontré qu'une exploitation durable peut être obtenue en mettant en œuvre des méthodes de pêche sélectives utilisant des ROV pour ne collecter que des colonies d'une certaine taille et en établissant des périodes de non-pêche pour laisser le temps aux petites colonies de se développer. En mars 2017, la pêcherie de coraux (coraux rouges, roses et blancs) utilisant des ROV à Okinawa et Kagoshima a obtenu la certification de la chaîne de traçabilité (CoC) de Marine Eco-Label Japan (MEL), un organisme qui certifie les pêcheries cherchant de manière proactive la protection des ressources et les écosystèmes.

L'efficacité de l'utilisation de ROV à des fins de prospection et de sécurité des plongées n'est plus à démontrer. Reste à faire valoir qu'elle peut améliorer également la sélectivité des opérations de pêche sans accroître l'effort d'exploitation ni affecter les stocks sanctuarisés et l'habitat. Proposé par la CGPM déjà en 2011, cet objectif reste à réaliser afin d'améliorer le schéma de conservation du corail rouge en Méditerranée⁵.

⁵ SCIENTIFIC ADVISORY COMMITTEE (SAC) 2012 Report Of The Transversal Workshop On Red Coral . Ajaccio (Corsica), France, 5-7 October 2011 Fourteen Session Sophia, Bulgaria 20-24 February 2012

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.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., Meliador, 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>
- 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. \Idots.
- García-Rodríguez, M., Massó, 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., Lejeusne, 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., 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, J., 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.
- 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>

- Grigg, R.W., 1989. Precious coral fisheries of the Pacific and Mediterranean. *Mar. Invertebr. Fish. THEIR Assess. Manag.* 637–645.
- Haguenauer, 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., Jarboui, 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., 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 Ldts.
- 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>
- 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>
- 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., Haguenauer, 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., Haguenauer, A., Chabrol, O., Klopp, C., Pontarotti, P., Aurelle, D., 2015. The red coral (*Corallium rubrum*) transcriptome: A new resource for population genetics and local adaptation studies. *Mol. Ecol. Resour.* 15, 1205–1215. <https://doi.org/10.1111/1755-0998.12383>
- Pratlong, M., Haguenauer, 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 Méditerranée Monaco* 31, p19.
- Santangelo, G., Bongiorno, 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](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>
- 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>
- Tu, T.H., Dai, C.F., Jeng, M.S., 2015. Phylogeny and systematics of deep-sea precious corals (Anthozoa: Octocorallia: Coralliidae). *Mol. Phylogenet. Evol.* 84, 173. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2014.09.031>
- 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*.

