

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

Thierry Perez^{a*}, Joaquim Garrabou^a, Stéphane Sartoretto^a, Jean-Georges Harmelin^a, Patrice Francour^b, Jean Vacelet^a

^a Centre d'océanologie de Marseille, UMR 6540 Dimar, station marine d'Endoume, rue de la Batterie-des-Lions, 13007 Marseille, France

^b Laboratoire d'environnement marin littoral, faculté des sciences, université de Nice-Sophia-Antipolis, parc Valrose, 06108 Nice cedex 2, France

Reçu le 6 mai 2000 ; accepté le 17 juillet 2000

Présenté par Lucien Laubier

Abstract – Mass mortality of marine invertebrates: an unprecedented event in the Northwestern Mediterranean.

An unprecedented mass mortality event has been observed at the end of the summer 1999 along the coasts of Provence (France) and Liguria (Italy). This event has severely affected a wide array of sessile filter-feeder invertebrates from hard-substratum communities, such as sponges (particularly the keratose sponges *Hippospongia* and *Spongia*), cnidarians (particularly the anthozoans *Corallium*, *Paramuricea*, *Eunicella* and *Cladocora*), bivalves, ascidians and bryozoans. Along the Provence coasts, the outbreak spread from east to west. Exceptionally high and constant temperatures of the whole water column (23–24 °C, for over one month, down to 40 m) could have determined an environmental context favourable to the mass mortality event. Like the thermal anomaly, the mortality is limited in depth. However, we cannot ascertain whether temperature had a direct effect on organisms or acted in synergy with a latent and/or waterborne agent (microbiological or chemical). Taking into account the global warming context in the NW-Mediterranean, monitoring programs of physical-chemical parameters and vulnerable populations should rapidly be set up. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

mass mortality / Mediterranean / Porifera / Anthozoa / Gorgonians

Résumé – Un événement de mortalité massive sans précédent en Méditerranée a été observé à la fin de l'été 1999 sur les côtes de Provence (France) et de Ligurie (Italie). Cet événement a sévèrement affecté une grande diversité d'invertébrés sessiles et filtreurs des communautés de substrats durs, parmi lesquels des spongiaires (en particulier, les éponges cornées *Hippospongia* et *Spongia*), des cnidaires (en particulier, les anthozoaires *Corallium*, *Paramuricea*, *Eunicella* et *Cladocora*), des bivalves, des ascidies et des bryozoaires. Sur les côtes de Provence, l'épidémie s'est propagée d'est en ouest. Une température exceptionnellement élevée et stable sur l'ensemble de la colonne d'eau (23–24 °C pendant plus d'un mois jusqu'à 40 m) a constitué un contexte environnemental probablement déterminant pour le phénomène de mortalité massive. Comme l'anomalie thermique, la mortalité est limitée par le profondeur. Cependant, on ne peut pas préciser si la température a eu un effet direct ou a agi en synergie avec un altéragène (microbiologique ou chimique) latent et/ou véhiculé par les courants. Compte tenu du

* Correspondance et tirés à part : perez@com.univ-mrs.fr

contexte actuel de réchauffement global de la Méditerranée nord-occidentale, il convient de mettre en œuvre des programmes de surveillance de paramètres physicochimiques et de populations vulnérables. © 2000 Académie des sciences/Éditions scientifiques et médicales Elsevier SAS

mortalité massive / Méditerranée / Porifera / Anthozoa / Gorgonaires

Abridged version

A mass mortality event of hard substrata benthic invertebrates occurred in the NW Mediterranean between August and November 1999. The area affected stretches from Elba Island in Italy to the Bay of Marseilles in France. All species affected are hard substrate dwellers and several of them are prominent components of the infralittoral and circalittoral communities (photophilic algae assemblages, coralligenous and semi-obscure caves). This event appears to be the largest mass mortality event ever recorded in the Mediterranean with respect to a) the size of the geographic area concerned, b) the high diversity of taxa affected: sponges, cnidarians, bivalves, ascidians and bryozoans, and c) the high mortality rates observed.

There is to date no clear explanation about the cause(s) of this mortality event. However, there is clear evidence that, for several weeks, sea-water temperature was abnormally high during the summer 1999. Thus, temperature might be the key factor explaining the mortality either as the main stress factor or by triggering the virulence of pathogens that would otherwise have remained inactive.

We describe the mass mortality event from several locations on the NW Mediterranean coast, reporting the taxa and areas affected, the chronology of the event, and we also provide temperature time-series from three stations in the Provence region. Finally, we discuss the possible role of several factors known to be involved in previous cases of mass mortality, and the possible consequences for the populations affected.

The incidence of marine invertebrate mortality was surveyed by SCUBA diving between September and December 1999, both by scientists and recreational divers under the supervision of scientists. In general, each survey was carried out from the surface to a maximum depth of 60 m. The species affected were recorded as well as their degree of necrosis and some environmental parameters: depth range, type of substratum and orientation to the main currents. A total of 270 surveys were conducted, 120 by scientists and 150 by recreational divers. The latter had previously been specially trained and their observations were submitted to quality control whenever considered necessary. Interviews with diving club officers also allowed to gather information on the date of first appearance of mortality signs for different species and localities.

Temperature recorders were deployed from June to December 1999 at 11 and 24 m, in three Provence's localities along the Provence coastline: Carry-le-Rouet, Marseille (Riou Island) and Port-Cros Island.

Twenty eight species of marine invertebrates have been observed to be involved in the 1999 mass mortality event. The most affected taxa were sponges and cnidarians. Among sponges, the keratose species (with spongin fiber skeletons) were the most damaged. Commercial sponges from the genera *Spongia* and *Hippospongia* were dramatically affected in most of the area concerned by the mortality.

Among cnidarians, the gorgonians suffered spectacular and extensive damage. In the most affected species, the gorgonians *Paramuricea clavata* and *Eunicella singularis*, the mortality rate reached 90% in some sites. Other gorgonian species, such as *Eunicella cavolinii* and the red coral, *Corallium rubrum*, showed less extensive damage.

In sponges, the first sign of mortality observed was a white bacterial veil on the epidermis. Soon after, the areas under the bacterial layer appeared rotten and death occurred within two days. Skeletons of dead specimens remained attached to the substratum and were eventually detached by storms. In less virulent cases, specimens showed partial damage and healing of wounds could occur within a few weeks after the specimens were affected.

In the gorgonian *Paramuricea clavata*, the following degenerative sequence was observed. At first damaged parts of the colonies changed in colour, from red to greyish. This indicated the first phase of cortex decomposition and was due to the partial or total loss of cortex organic parts, thus exposing the sclerite aggregation. After the break-up of those necrosed parts, the bare axial skeleton becomes exposed and is then colonised, first by microorganisms (bacteria, diatoms, coccolithophoroids, etc.) and after few weeks by macroscopic pioneer taxa such as hydroids, bryozoans, serpulid polychaetes and algae. By November 1999, colonies exhibiting different colonization stages, from recently denuded axes to parts heavily fouled by macroscopic species, could be observed within a same station. This pattern is likely to represent successive mortality pulses.

Numerous cases of bleaching of the scleractinian coral *Cladocora caespitosa*, resulting in the total or partial death of colonies, was observed, especially in Port-Cros, where this species is abundant. Another

scleractinian species, the presumably introduced *Oculina patagonica* also suffered bleaching, but affected colonies fully recovered within winter 2000.

Abnormal recent death among bivalve molluscs (*Lima lima* and *Neopycnodonte cochlear*) and solitary tunicates (*Microcosmus* spp., *Pyura dura* and *Halocynthia papillosa*) was indicated by empty valves and tunics still attached to the substratum or accumulated on the bottom. Finally, it was noted that the fouling rate showed a significant increase on three branched bryozoan species (e.g. *Adeonella calveti*, *Myriapora truncata*, *Pentapora fascialis*, *Turbicellepora avicularis*).

The first mass mortality observations on sponges and gorgonians were made during the second half of August 1999 in Italy and France. To our knowledge, the geographic extent of this mortality event corresponded to an area stretching from Elba Island (Italy) to the Bay of Marseilles. All other NW Mediterranean regions appeared to have been spared by this event. However, cases of mortality, apparently similar to those described here, have been reported to us in August and September 1999 for sponges in Tunisia, Greece, Morocco, Cyprus and Turkey and for gorgonians in Tunisia. A possible link between these observations and the event recorded in France and Italy has not yet been established.

In France, the first signs of sponge and gorgonian mortality were located in mid-August in the eastern parts of Provence (Alpes-Maritimes and eastern Var : Saint-Tropez). In the beginning of September the western parts of Var (e.g. Port-Cros Island) were affected. Finally, between the end of September and mid-October the mortality event had spread across the whole area comprised between Port-Cros and the west side of the Bay of Marseilles. It should be noted that the impact of mortality on gorgonian populations can be sudden. In some reported cases, it took only four days for a healthy population to show severe marks of mortality. Unfortunately, the severe timing of the event could not be dated for other zoological groups due to the scarcity of information.

The mass mortality event showed of a gradient of effects along the Provence littoral as illustrated by the remarkable decrease in the number of severely impacted species from east to west : 11 in Alpes-Maritimes, 8 in Var and 5 in Bouches-du-Rhône. However, mortality was in most cases very variable within sites at various spatial scales, individuals living in the deeper water and in the more cryptic habitats showed low mortality rates. Moreover, it is remarkable that even in sites where mortality was particularly severe, some sponge and cnidarian specimens suffered no damage, indicating some individual degree of resistance to the causative mortality agents.

Mean temperatures recorded at 11 and 24 m depth between the end of August and the beginning of October 1999 were exceptionally high and constant in the three sites studied, which were however affected in very different proportions. The mean values ranged between 22 and 24 °C with very low coefficients of variation. This high thermal stability observed at the end of summer 1999 contrasts spectacularly with the strong wind-induced temperature fluctuations, which normally occur in the region.

The 1999 mass mortality event is the first reported in the Mediterranean Sea to concern a large geographic scale and such a diverse assemblage of species. This event can only be compared with mortality events and widespread diseases reported from tropical areas, especially the Caribbean Sea, which also mainly involved scleractinian corals, gorgonians and sponges. Identification of the putative agent at the origin of mass mortality events is uncertain. In the Caribbean Sea, only three pathogens from about twelve investigated large-scale disease outbreaks have been identified. Tropical mortality events have also been related with noticeable increase in the sea-water temperature. The increase in temperature observed in the NW Mediterranean is not sufficient to explain the outbreak, since large differences in mortality rate were observed between adjacent sites or within a single site. It can only be hypothesised that a) some specimens or sub-populations showed a particular thermal resistance, b) temperature acted in synergy with a waterborne or local, normally non-virulent, agent. Various groups of microorganisms, including bacteria, fungi and cyanobacteria, have been identified as pathogenic agents in tropical seas and the Mediterranean, and in some cases virulence was proved to be positively correlated with temperature. In the present case, preliminary analyses of samples from different species with apparent signs of necrosis did not lead to any conclusive result. In any case, considering the wide range of taxa affected, one should focus the search on a set of widely distributed agents or to an agent affecting a large spectrum of taxa. The scenario of an accidental pollutant spill (a common source of local mortality) is very unlikely considering the large geographic scale of this mortality event.

Our observations can only partially explain the phenomenon. The temperature increase can explain why all observed affected populations were above 40 m. The chronology of the outbreak and the lower mortality rate in cryptic habitats might indicate the action of waterborne agents advected by the dominant current. The high within-sites variability in the degree of necrosis could point to the existence of specimens resistant to pathogens and/or thermal stress. Overall, we are facing a very complex scenario where many factors can be involved and where previous population stress

levels (like chronic pollution) could be determinant in the mortality effects.

The recovery of impacted populations may be uncertain since most of the affected species are characterised by slow dynamics : slow growth, recruitment and death rates. For instance, it will take decades for gorgonian populations to fully recover, and they may not do so, should new outbreaks occur in the area. This catastrophic scenario is not unlikely since many biological

indicators point to a global warming of the NW Mediterranean. Therefore, we strongly believe that monitoring programs of physical-chemical parameters and sensitive populations should rapidly be set up to evaluate the recovery ability and eventually identify the causes of this kind of event. In this way, we might be able to anticipate the future occurrence of new outbreaks and propose adequate management strategies.

1. Introduction

De nombreux cas de mortalité d'invertébrés marins ont été observés entre les mois d'août et novembre 1999 sur plusieurs centaines de kilomètres du littoral méditerranéen nord occidental, comprenant les côtes provençales et ligures (C.N. Bianchi et R. Pronzato, comm. pers.). Cet événement apparaît comme sans précédent en Méditerranée par trois aspects principaux : a) l'étendue de l'aire géographique concernée ; b) la grande diversité des groupes affectés : spongiaires, cnidaires, mollusques bivalves, bryozoaires, ascidies simples ; c) l'importance de l'impact, avec des taux de mortalité très élevés dans de nombreuses populations locales. Tous les organismes affectés appartiennent aux communautés de substrats durs des étages infralittoral et circalittoral (roches à algues photophiles, roches coralligènes et grottes semi-obscurées). Les gorgonaires, organismes caractéristiques du coralligène, qui ont un rôle clé dans la structuration tri-dimensionnelle de cette communauté [1], ont été particulièrement affectés.

Cet événement de mortalité n'a frappé que des invertébrés sessiles et filtreurs, susceptibles d'avoir un rôle majeur dans les réseaux trophiques. Ainsi, les spongiaires sont de puissants filtreurs actifs, capables d'absorber des particules de 0,1 à 50 μm et situés dans des chaînes alimentaires très courtes basées sur le matériel organique détritique [2]. Les gorgonaires sont des filtreurs passifs, qui peuvent aussi utiliser du carbone organique particulaire de petite taille (diatomées, dinoflagellés, ciliés, matières détritiques) mais qui sont surtout spécialisés dans la capture d'organismes plus gros (plus de 100 μm) tels que des œufs et des larves de divers invertébrés et mêmes des copépodes adultes [3, 4].

Un autre point commun des organismes affectés, particulièrement préoccupant pour la restauration de leurs populations, est une dynamique très lente (faible rapport P/B), avec des taux de croissance, de dispersion larvaire et de recrutement le plus souvent faibles. La dispersion larvaire des éponges commerciales est essentiellement passive et très limitée [5]. Les données de croissance et de longévité sont peu nombreuses. Selon Allemand-Martin, une larve d'*Hippospongia communis* donnerait une éponge de 5 à 10 cm de diamètre au bout de 1 an, mais la croissance ralentirait considérablement après 2 ans [6]. Selon ce même auteur, il n'est pas exceptionnel d'observer des spécimens d'environ 50 ans. La dispersion larvaire du

corail rouge, *Corallium rubrum*, est aussi très restreinte [7]. Chez cette espèce, le taux moyen d'accroissement en hauteur d'une colonie est estimé à 5–8 mm/an, et le taux d'accroissement du diamètre avoisine le millimètre par an pour les spécimens jeunes [8, 9]. Pour les colonies du gorgonaire, *Paramuricea clavata*, qui peuvent atteindre 1,5 m de haut, le taux moyen d'accroissement est estimé à 18 mm/an [10, 11].

Ces organismes à longévité relativement importante peuvent être soumis à des facteurs naturels de mortalité autres que le vieillissement. Ils peuvent subir les effets de la compétition inter-spécifique pour l'espace, de la prédation, de la sédimentation ou de la rupture de la fixation au substrat du fait d'événements climatiques particuliers (tempêtes, ouragans, etc.) ou de l'action d'organismes foreurs. En Méditerranée, ces groupes d'organismes ont aussi connu dans le passé des épisodes de mortalité massive, mais ces événements concernaient le plus souvent un nombre réduit d'espèces ou une petite aire géographique. À la fin des années 1980, les éponges commerciales ont été victimes d'une épidémie qui a été à l'origine d'une chute de la production méditerranéenne [12]. Des cas de mortalité de gorgonaires ont été enregistrés aussi bien en milieu tropical qu'en Méditerranée, à des profondeurs importantes comme à des niveaux plus superficiels [13–16].

Pour le moment, il n'existe pas d'explications claires de l'événement de 1999, mais la température anormalement élevée sur une longue période a été rapidement suspectée comme facteur déclenchant [17]. L'hypothèse d'une vulnérabilité accrue par une élévation de la température a déjà été évoquée pour les gorgonaires face à des facteurs de stress naturels ou d'origine humaine [9, 18]. Des cas de mortalité de gorgones et d'éponges observés entre 1997 et 1998 au dessus de 25 m de profondeur (Harmelin et Sartoretto, données non publiées) ont coïncidé avec une anomalie thermique du même type, mais moins importante que celle mesurée en 1999 [17].

Nous décrivons ici le phénomène de mortalité observé dans le nord de la Méditerranée durant le deuxième semestre de 1999, les espèces affectées, les aires géographiques concernées, les dates d'apparition du phénomène et les conditions de température enregistrées sur trois sites du littoral. Cet événement sera comparé à des cas de mortalités massives enregistrés dans le passé en milieux

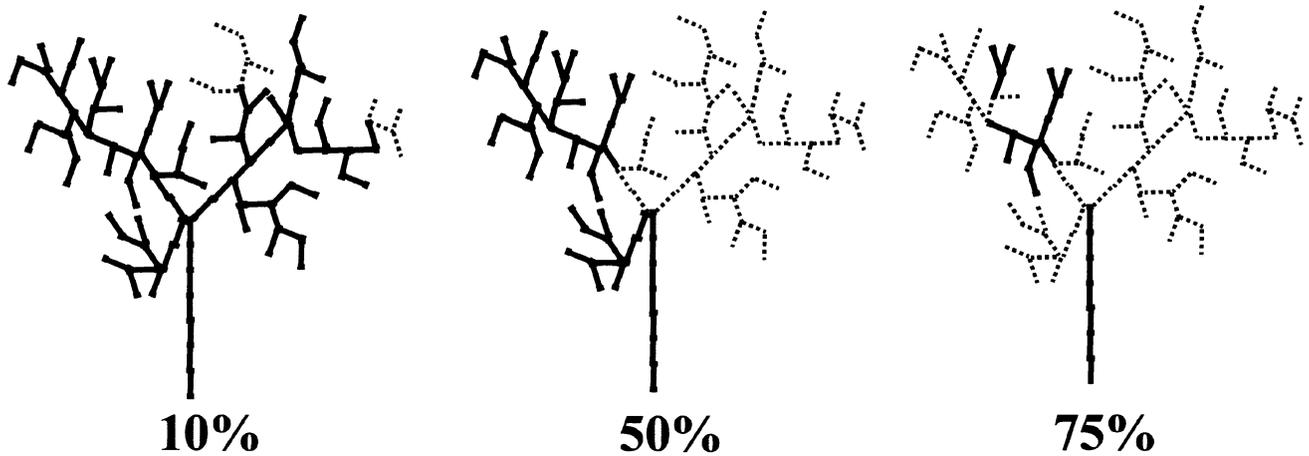


Figure 1. Exemples de taux de nécroses chez les octocoralliaires.

tempéré et tropical. Sur la base de nos premières observations, plusieurs hypothèses sur les facteurs responsables seront présentées et discutées. Compte tenu des conséquences écologiques que ce type d'événement peut avoir à long terme sur les communautés de substrats durs de Méditerranée nord occidentale, il convient de proposer des mesures de contrôle et de suivi de l'état de santé de ces peuplements.

2. Matériel et méthodes

Les données rapportées dans cet article sont le résultat de 120 observations réalisées en plongée sous-marine par des scientifiques en principauté de Monaco et en France, dans le parc national de Port-Cros, dans la région de Marseille et dans la réserve de Scandola (Corse). Chaque observation correspond à un parcours depuis la surface jusqu'à une profondeur de 60 m au maximum, durant lequel ont été notés la liste des espèces massivement affectées, la limite en profondeur du phénomène, l'orientation et le type d'habitat. Pour les octocoralliaires, le taux de nécrose (figure 1) et l'état de la colonisation par les épibiontes sont notés selon une méthode déjà éprouvée [18]. Les observations ont été accompagnées de photos et de prélèvements pour identification et mise en collection d'échantillons pour les analyses susceptibles d'identifier les facteurs d'altération. Dans ce but, mais aussi pour l'étude des différents stades de dégradation, certains échantillons ont fait l'objet d'observations en microscopie optique et électronique à balayage.

La participation de clubs de plongée sportive a permis de recueillir environ 150 observations supplémentaires sur un grand nombre de sites et de préciser la chronologie du phénomène le long des côtes de Provence. Ces plongeurs avaient été préalablement formés et leurs observations ont fait l'objet de vérifications de terrain quand cela paraissait nécessaire. Les données collectées ont été triées et regroupées selon la date d'apparition du phénomène, la profondeur, le type d'habitat, l'exposition aux courants du site d'observation.

La température a été enregistrée de juin à décembre 1999 simultanément à deux profondeurs (11 et 24 m) dans trois sites du littoral de Provence : Carry-le-Rouet, Marseille (île de Riou) et île de Port-Cros. Six thermographes (Deep-Sea Sealoggers - précision 0,10 °C) ont été programmés pour enregistrer une mesure toutes les 2,5 h.

3. Résultats

3.1. Espèces affectées

Au total, 28 espèces d'invertébrés du macrobenthos ont présenté une mortalité importante entre août et novembre 1999. Ces premières observations ne concernent que des espèces très remarquables. Cependant, d'autres organismes plus discrets ont pu être touchés sans pour autant être signalés. Dans l'état actuel de nos connaissances, les groupes les plus atteints par cet événement sont les spongiaires et les cnidaires (tableau I).

Les éponges les plus sensibles ont été les éponges cornées, à squelette fibreux. Les éponges commerciales des genres *Spongia* et *Hippospongia* ont été très affectées sur l'ensemble du littoral. Ainsi, 75 % d'une population de *Spongia officinalis* très dynamique de Port-Cros [19] a été décimée. En revanche, d'autres espèces ont présenté des degrés d'impact beaucoup plus modérés et fluctuants d'une localité à l'autre.

Chez les cnidaires, les gorgonaires ont subi l'atteinte la plus spectaculaire. En particulier, la gorgone pourpre, *Paramuricea clavata*, et la gorgone blanche, *Eunicella singularis*, ont été massivement affectées depuis l'Italie jusqu'à Marseille. Dans les sites les plus touchés, le taux de nécrose individuel est souvent supérieur à 75 % et les spécimens indemnes de toute atteinte sont devenus très rares (figure 2.A). La gorgone jaune, *Eunicella cavolinii*, a présenté des degrés d'atteinte beaucoup plus variables, en général inférieurs à ceux de *P. clavata* et *E. singularis*. Pour *Eunicella verrucosa*, des cas de mortalité partielle ont été observés pour les colonies les moins profondes des Alpes-Maritimes (37–38 m). Les peuplements de corail rouge,

Tableau I. Liste des organismes affectés par l'événement de 1999 et niveau relatif d'atteinte.

Phylum	Espèce	Z max. (m)	Départements		
			Bouches-du-Rhône	Var	Alpes-Maritimes
Porifera	<i>Ircinia variabilis</i> (Schmidt, 1862)	10	***	***	***
	<i>Spongia officinalis</i> Linné, 1759	25	**	***	***
	<i>Spongia agaricina</i> Pallas, 1766	25	**	***	***
	<i>Hippospongia communis</i> (Lamarck, 1814)	25	**	***	***
	<i>Cacospongia scalaris</i> Schmidt, 1862	20	**	***	***
	<i>Ircinia dendroides</i> Schmidt, 1862	10	O	P	***
	<i>Ircinia oros</i> (Schmidt, 1864)	10	O	*	***
	<i>Cacospongia mollior</i> Schmidt, 1862	10	X	X	**
	<i>Reniera fulva</i> Topsent, 1893	25	O	O	**
	<i>Crambe crambe</i> (Schmidt, 1862)	10	O	*	*
	<i>Clathrina clathrus</i> (Schmidt, 1864)	15	*	O	O
	<i>Aplysina cavernicola</i> (Vacelet, 1959)	15	*	X	X
	Cnidaria	<i>Paramuricea clavata</i> (Risso, 1826)	45	***	***
<i>Eunicella singularis</i> (Esper, 1791)		30	***	***	***
<i>Eunicella cavolinii</i> (Koch, 1887)		30	**	***	***
<i>Corallium rubrum</i> (Linné, 1758)		30	***	X	X
<i>Cladocora caespitosa</i> (Linné, 1758)		15	**	**	**
<i>Oculina patagonica</i> de Angelis, 1908		10	**	X	X
<i>Eunicella verrucosa</i> (Pallas, 1766)		38	O	X	*
Bryozoa	<i>Adeonella calveti</i> Canu & Bassler, 1930	30	*	X	X
	<i>Myriapora truncata</i> (Pallas, 1766)	30	*	X	X
	<i>Turbicellepora avicularis</i> (Hincks, 1862)	30	*	X	X
	<i>Pentapora fascialis</i> (Pallas, 1766)	30	*	X	X
Mol. Bivalvia	<i>Neopycnodonte cochlear</i> (Poli, 1795)	15	*	X	X
	<i>Lima lima</i> Linné, 1758	45	*	X	X
Ascidiacea	<i>Microcosmus</i> spp.	15	***	X	***
	<i>Halocynthia papillosa</i> (Linné, 1759)	10	*	X	*
	<i>Pyura dura</i> (Heller, 1877)	10	*	X	X

Zmax. = profondeur maximale d'atteinte ; *** affection massive ; ** affection massive, sauf sur certains sites ; * affection ponctuelle ; O pas de mortalité ; X = aucune observation.

Corallium rubrum, les moins profonds (10–30 m) ont été partiellement touchés dans les Bouches-du-Rhône.

3.2. Manifestation du phénomène

Chez les spongiaires, le premier signe de stress se traduit par l'apparition d'un voile blanchâtre, d'origine microbienne, sur l'épiderme (figure 2.B). Très rapidement, les parties sous-jacentes entrent en putréfaction, entraînant souvent la mort totale de l'animal en un ou deux jours. L'atteinte peut toutefois se limiter à des nécroses partielles, dont l'évolution peut se traduire par l'apparition d'une zone franche de cicatrisation entre les parties mortes et vivantes du spécimen. En cas de mortalité totale du spécimen, seul le squelette fibreux subsiste sur le substrat de fixation (figure 2.C). Après deux à trois semaines, le squelette est rendu très cassant par une attaque bactérienne des fibres de spongine et finit généralement par être détaché de son support par l'hydrodynamisme. Durant le mois de novembre 1999, des centaines de squelettes de différentes espèces d'éponges cornées ont ainsi été rejetées à la côte dans le Var et les Alpes-Maritimes.

Chez les gorgonaires, les différents phases de dégénérescence ont été observées chez *P. clavata*. Dans un premier temps, des portions plus ou moins étendues du

cortex de la colonie deviennent grisâtres. Ces portions grisâtres correspondent à l'agrégation de sclérites restés en place après la disparition du coenenchyme. Elles se désagrègent ensuite rapidement et laissent apparaître le squelette axial corné de la colonie. La localisation de ces nécroses sur la colonie ne semble répondre à aucun schéma général. La phase suivante correspond au processus de colonisation des axes dénudés par une succession d'organismes fixés. Cette colonisation commence dans les jours qui suivent la mise à nu des axes par un voile de microorganismes composés de bactéries, diatomées et coccolithophorides, etc. Au bout de quelques semaines, les axes sont colonisés par des organismes macroscopiques, en premier lieu des hydroides et des algues dans les sites les plus éclairés (figure 2.E), puis des bryozoaires et des vers polychètes serpulides. En décembre 1999, trois mois après le début de la mortalité, on observait dans un même site plusieurs stades de colonisation, depuis des axes fraîchement dénudés jusqu'à ceux abondamment colonisés par un assemblage d'organismes, indiquant plusieurs vagues de mortalité (figure 2.E). Dans certain cas de mortalité totale de la colonie, ou de taux très important de nécrose, les axes des grands gorgonaires peuvent plier et casser sous le poids des épibiontes et l'action de l'hydro-

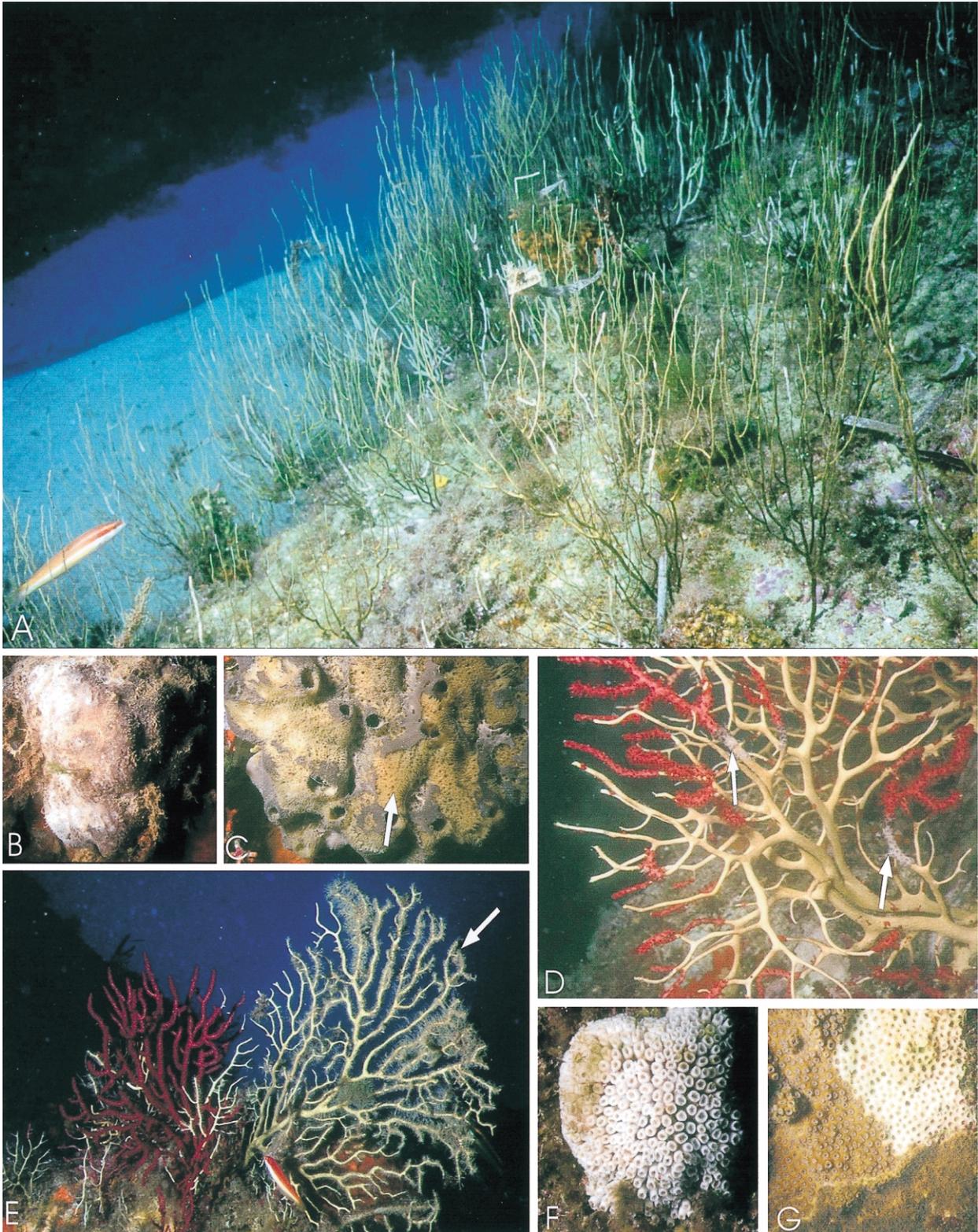


Figure 2. Manifestation de la mortalité.

A. À Port-Cros, la plupart des colonies d'*Eunicella singularis* situés au dessus de 25 m ont été affectés.

B. Un voile blanc à la surface de l'éponge *Cacospongia scalaris* illustre le premier stade visible de la maladie.

C. Squelette de *Spongia officinalis* en voie de dégradation totale.

D. Colonie de *Paramuricea clavata* à un stade avancé de nécrose, avec des restes grisâtres de cœnenchyme (flèches) et l'axe corné totalement nu.

E. Après plusieurs semaines, de nombreux organismes sessiles colonisent les axes de gorgones.

F. Blanchissement et mort d'une partie des polypes de *Cladocora caespitosa* (Port-Cros).

G. Blanchissement temporaire du scléactiniaire exotique *Oculina patagonica* (Marseille). Photos A, C, D, E et F (J.G. Harmelin) et B et G (T. Perez).

dynamisme. À la fin de décembre 1999, de nombreux axes de gorgones détachés, avec parfois encore quelques fragments de tissus vivants, ont été observés à Port-Cros.

Chez les scléactiniaires, de nombreux cas de blanchissement par expulsion des algues zooxanthelles symbiotiques ont été observés chez l'espèce coloniale *Cladocora caespitosa*, allant parfois jusqu'à la mort partielle ou totale de la colonie (figure 2.F). Ce phénomène a été observé particulièrement à Port-Cros, où cette espèce est bien représentée. Un autre scléactiniaire à zooxanthelles, *Oculina patagonica*, présumé introduit d'Amérique du Sud [20], a également présenté à Marseille des symptômes de blanchissement (figure 2.G). Toutefois, dans ce cas, ce phénomène n'a touché que des portions de colonies et celles-ci ont récupéré au cours des premiers mois de l'année 2000.

D'autres groupes d'invertébrés macroscopiques ont été affectés. Chez les mollusques bivalves, des cas de mortalité ont été observés dans la région de Marseille chez deux espèces : *Lima lima*, avec des amas importants de spécimens fraîchement morts au pied des tombants de coralligène et *Neopycnodonte cochlear*, avec la mort de nombreux individus dans une grotte sous-marine. Des ascidies simples ont été atteintes, en particulier *Microcosmus* spp., *Halocynthia papillosa* et *Pyura dura*, comme l'indiquait une grande quantité de restes de tuniques fixés sur les roches peu profondes des Bouches-du-Rhône et des Alpes-Maritimes. Chez les bryozoaires, une première évaluation quantitative de l'état des grands ascophores branchus semble indiquer un accroissement du taux de colonisation par des épibiontes des colonies de plusieurs espèces (e.g. *Adeonella calveti*, *Myriapora truncata*, *Turbicellepora avicularis*, *Pentapora fascialis*) par rapport à un état de référence en 1998 (Harmelin et Capo, données non publiées).

3.3. Gradient spatio-temporel du phénomène

Les premières atteintes de gorgones et d'éponges ont été observées en même temps en France et en Italie (C. N. Bianchi et R. Pronzato, comm. pers.) durant la deuxième quinzaine d'août. Chez d'autres groupes d'organismes, l'apparition d'une mortalité accrue n'a pas pu être datée avec précision. Dans l'état actuel de nos connaissances, la limite de la mortalité se situerait à l'ouest dans la rade de Marseille, et à l'est dans le secteur de l'île d'Elbe. La Corse, le Languedoc-Roussillon et l'Espagne semblent épargnés par cet événement. On ne connaît pas encore précisément l'extension du phénomène dans le reste de la Méditerranée, mais des mortalités ont été signalées en août et septembre en Grèce, Turquie, Lybie, Maroc, Chypre pour les spongiaires, et en Tunisie pour les gorgonaires (J. Catritsi et K. Ben Mustapha, comm. pers.). Toutefois la validité de ces observations, effectuées le plus souvent par des pêcheurs d'éponges, et leur lien avec l'événement enregistré en France et en Italie restent à vérifier.

Sur le littoral de Provence, les premières observations de mortalité massive de gorgones et d'éponges par les plongeurs sportifs datent de la mi-août dans les Alpes-Maritimes et l'est du Var (région de Saint-Tropez). Les

peuplements de l'ouest du Var (Port-Cros) ont été à leur tour massivement affectés durant la première quinzaine de septembre et ceux des Bouches-du-Rhône (La Ciotat, Archipel de Riou) ont été touchés entre fin septembre et mi-octobre. Le phénomène s'est étendu dans certains sites à l'ouest de la rade de Marseille au début de novembre (figure 3). Dans certains cas, l'apparition et la progression du phénomène ont été enregistrées très précisément. Des missions successives effectuées à Port-Cros ont montré une situation apparemment normale à la fin d'août, des premiers cas de mortalités de gorgones entre 10 et 28 m à la mi-septembre, puis une extension du phénomène jusqu'à la zone des 40 m au début d'octobre, avec une atteinte très forte des gorgones et plus modérée des éponges. Enfin, en novembre et décembre, les éponges commerciales ont disparu massivement et les premières branches de gorgones mortes 3 à 4 mois auparavant se sont accumulées au pied des tombants rocheux. Dans les Bouches-du-Rhône, à La Ciotat et à l'îlot du Planier, au large de Marseille, la mortalité massive de *P. clavata* entre 10 et 45 m est survenue dans l'espace de 4 j, avec un délai entre ces deux sites qui atteste d'une propagation d'est en ouest (figure 3).

3.4. Facteurs de variation de l'atteinte

Il existe des variations dans l'amplitude de la mortalité en fonction de la situation géographique. Le nombre d'espèces massivement affectées sur l'ensemble du littoral décroît d'est en ouest (tableau 1) : onze dans les Alpes-Maritimes, contre huit dans le Var et cinq dans les Bouches-du-Rhône. D'une manière générale, les peuplements d'éponges de la région de Marseille ont été beaucoup moins affectés que ceux situés plus à l'est.

Des facteurs environnementaux peuvent contribuer à expliquer la variabilité intra-site de l'atteinte. La profondeur est le premier facteur limitant le phénomène. Alors qu'en Italie on a observé une atteinte de *P. clavata* jusqu'à plus de 65 m (G. Bavestrello, comm. pers.), en France, aucune observation effectuée au-delà de 45 m n'a montré un taux anormal de nécroses chez ce gorgonaire. De la même manière, *E. cavolinii*, *E. singularis* et *C. rubrum* ont surtout été affectés au dessus de 30 m. Enfin, certaines éponges, telles qu'*Ircinia variabilis*, *Cacospongia mollior*, *Crambe crambe* et *Aplysina cavernicola*, n'ont été affectées qu'à des profondeurs inférieures à 15 m. L'exposition semble aussi participer aux variations du degré d'atteinte. Dans plusieurs sites, les peuplements de gorgonaires exposés au courant sont apparus plus affectés que ceux abrités. Par exemple, le corail rouge a été nettement moins touché dans des habitats cryptiques tels que des grottes sous-marines. Cette variabilité n'a pas été observée chez les spongiaires.

Cependant, ces deux facteurs n'expliquent pas tout. Des niveaux d'atteinte très différents ont souvent été observés dans un groupe d'individus d'un même site soumis *a priori* aux mêmes conditions environnementales (profondeur, exposition). Ainsi, il a été très fréquent d'observer quelques colonies de gorgones épargnées dans un peuplement

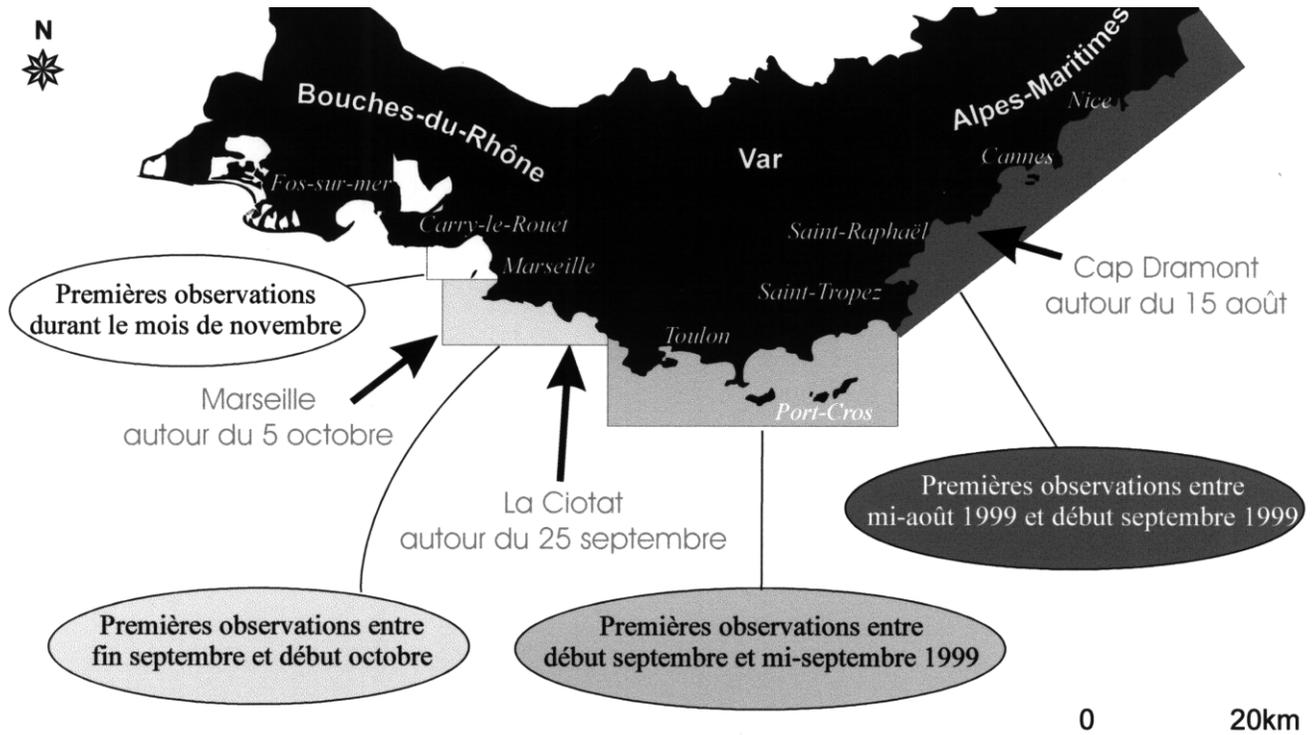


Figure 3. Extension géographique et chronologie de l'événement de mortalité de l'année 1999.

très sévèrement affecté. Pour les spongiaires, la mortalité a d'abord frappé quelques individus au milieu d'une population dense et apparemment saine, qui était massivement affectée quelques semaines plus tard. Cette variabilité semble traduire des phénomènes de résistance individuelle.

3.5. Enregistrements de température

Les enregistrements effectués dans trois sites du Var et des Bouches-du-Rhône, comprenant des peuplements de gorgones, confirment les valeurs anormales signalées par Romano et al. (2000). La température moyenne de l'eau entre la fin août et début octobre était exceptionnellement haute, comprise entre 22 et 24 °C (tableau II), et la valeur maximale à 24 m était de 1,5 °C supérieure à celle enregistrée durant la même période en 1998 (figure 4). De plus, ces enregistrements montrent une très grande stabilité de la température durant l'événement de mortalité, qui

contraste avec les fluctuations de température habituellement observées en cette saison dans les eaux provençales (coefficient de variation de 16,2 % pour une température moyenne de 17,3 °C en 1998 contre 6,4 % et 23,1 °C en 1999 à Carry-le-Rouet ; figure 4). Toutefois, on n'observe pas de différences significatives du régime thermique de ces trois sites alors que leur degré d'atteinte a été très différent (tableau II). En effet, au niveau des thermographes de Carry-le-Rouet, les peuplements de spongiaires, d'*E. cavolinii*, *E. singularis* et *C. rubrum* étaient totalement indemnes, alors qu'à peine quelques kilomètres à l'est en direction de Marseille les peuplements de gorgonaires et de corail rouge étaient partiellement endommagés.

4. Discussion

Le phénomène que nous décrivons est le premier événement de mortalité à grande échelle qui ait atteint mas-

Tableau II. Moyenne et coefficient de variation des températures enregistrées à 11 et 24 m entre le 24 août et le 1^{er} octobre 1999 (389 mesures par station) dans trois localités de Provence.

	Moyenne (°C)	Coefficient de variation (%)	Amplitude de la mortalité
Port-Cros 11 m	23,9	3,1	Forte
Port-Cros 24 m	23,3	4,3	
Marseille-Riou 11 m	23,4	6,6	Forte à modérée
Marseille-Riou 24 m	22,0	10,7	
Carry-le-Rouet 12 m	23,6	3,2	Nulle
Carry-le-Rouet 24 m	23,1	6,3	

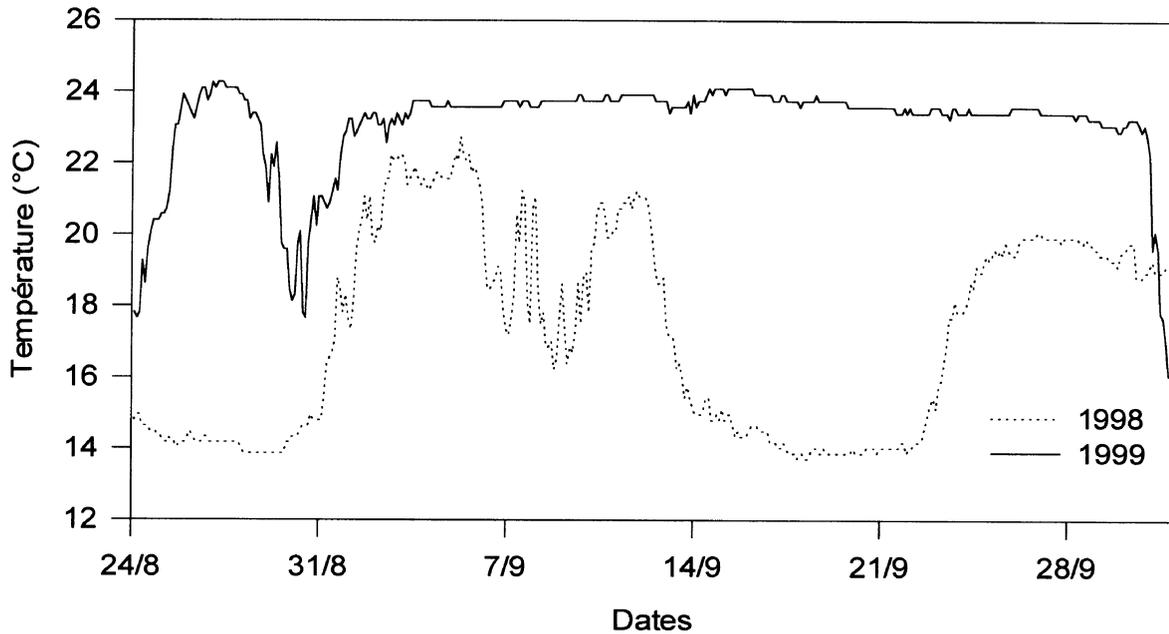


Figure 4. Fluctuations de température enregistrées à 24 m à Carry-le-Rouet en 1998 et 1999 entre le 24 août et le 1^{er} octobre (une mesure toutes les 2 h 30).

Moyenne \pm écart type – 1998 : 17,3 °C \pm 2,8 — 1999 : 23,1 °C \pm 1,5.

sivement une aussi grande diversité d'organismes marins en Méditerranée. Ce phénomène présente de nettes analogies avec les maladies des coraux enregistrées de plus en plus fréquemment sous les tropiques, en particulier aux Antilles, qui paraît être un point chaud des maladies chez les invertébrés marins [21]. L'explication de cet événement méditerranéen demandera des études approfondies. En effet, sur la douzaine de maladies régulièrement observées aux Antilles, trois pathogènes seulement ont pu être identifiés [21]. Une des causes principales du développement de ces maladies, et en particulier du blanchissement des coraux (expulsion des algues symbiotiques), est la persistance d'une température élevée de l'eau, avec parfois l'action combinée de facteurs de stress anthropiques [21].

La mortalité massive observée en Méditerranée nord-occidentale à la fin de l'été 1999 paraît également liée à des températures anormalement élevées. Les données de température de l'eau à diverses profondeurs recueillies en Provence indiquent des valeurs significativement plus élevées à la fin de l'été 1999 que durant les autres années, depuis la surface jusqu'à une profondeur de 40 m (*figure 4* et [17]). Cette « anomalie thermique » résulterait d'un déficit de vent de nord-ouest, tant par la force que par la durée [17] ; mais il est aussi possible que, comme l'indiquent certains bioindicateurs [22], ces valeurs exceptionnellement hautes traduisent un phénomène plus global de réchauffement de la Méditerranée nord-occidentale. Nos enregistrements de température effectués dans des peuplements à gorgones (11 et 24 m) montrent que l'anomalie thermique s'est maintenue avec une grande stabilité pendant une longue période (*figure 4*). Les organismes affectés

ont ainsi été exposés pendant plusieurs semaines à un stress thermique durable et important, avec un écart à la normale atteignant 5 °C dans les parties les plus profondes.

Toutefois, les mortalités ne peuvent pas être clairement reliées à un effet direct de ces températures élevées, en raison de l'irrégularité spatiale des atteintes. Ainsi, les trois sites où ont été réalisés nos enregistrements ont présenté des degrés de mortalité très différents, alors qu'ils ont subi un stress thermique analogue (*tableau II*).

Deux hypothèses peuvent donc être envisagées : a) certains îlots de populations, voire certains individus des peuplements affectés, présentent une meilleure résistance au stress thermique ; b) la température n'a pas eu un effet direct, mais a agi en synergie avec d'autres facteurs d'altération, dont la répartition spatiale pourrait être variable. Par exemple, des conditions climatiques particulières peuvent avoir provoqué le développement de microorganismes nuisibles, ou encore augmenter la virulence de certains pathogènes latents. Divers microorganismes (bactéries, champignons, cyanobactéries) apparaissent souvent à l'origine des maladies rencontrées dans les récifs coralliens [23].

Aux Antilles, plusieurs événements de mortalité massives ont été enregistrés dans le passé chez les spongiaires [24] et les gorgonaires [25–27] et ont coïncidé avec des épisodes de maladies des bandes noires chez les scléactiniaires. L'agent pathogène responsable de mortalité chez les cnidaires (gorgonaires et scléactiniaires) est un champignon du genre *Aspergillus* [26–29]. Plusieurs champignons ont été isolés des éponges et des gorgones victimes

de l'événement de 1999 (M. Sidri et R. Pronzato, *comm. pers.*), mais leur rôle effectif dans la mortalité de ces organismes n'a pas encore pu être démontré.

Plusieurs épisodes de mortalité d'éponges commerciales ont été observés en Méditerranée depuis le début du siècle. Le dernier événement en date avait affecté en 1986 les populations de *Spongia*, *Hippospongia*, *Ircinia* et *Sarcotragus* partout en Méditerranée, mais plus particulièrement dans les parties les plus chaudes [12]. Une digestion des fibres de spongine par des bactéries a été observée dans les éponges affectés [30]. Il paraît possible que des bactéries qui dégradent lentement en temps normal la spongine des éponges mortes deviennent virulentes à la faveur d'un réchauffement de l'eau, et attaquent alors les fibres des éponges vivantes [30]. L'événement de 1999 n'a pas présenté les mêmes caractéristiques que celui de 1986. Une attaque bactérienne des squelettes de spongine, d'un type différent de 1986, n'a été observé que dans des spécimens morts depuis plus de 2 semaines, et jamais dans des spécimens en cours de putréfaction.

Des proliférations d'algues filamenteuses, causant des nécroses de *P. clavata*, sont ponctuellement observées en saison estivale sur les peuplements coralligènes de Méditerranée nord-occidentale. À la fin de l'été 1993, un développement massif de mucilages produits par les algues filamenteuses *Tribonema marinum* et *Acinetospora crinita* [31] à la suite d'un réchauffement des masses d'eau et d'un enrichissement en sels nutritifs, a été responsable d'une mortalité partielle d'une population de *P. clavata* dans le détroit de Messine [32]. Quelques cas d'apparition de d'algues filamenteuses ont été signalés durant l'été 1999, mais ce phénomène est resté ponctuel.

Durant les étés 1997 et 1998, les scléactiniaires méditerranéens *C. caespitosa* et *Balanophyllia europea* ont localement blanchi [33]. Tout comme à Marseille en 1999, *Oculina patagonica* a connu des périodes de blanchissement sur les côtes méditerranéennes d'Israël. Récemment, le blanchissement de ce scléactinaire exotique a été attribué à une infection causée par une bactérie pathogène identifiée comme *Vibrio* AK-1, dont la virulence est déclenchée par une augmentation de la température de l'eau [34, 35].

Ces exemples de maladies causées dans le passé par des microorganismes à petite et grande échelle géographique étayent l'hypothèse d'une action combinée de la température avec un pathogène. Mais, étant donné la grande diversité des espèces d'invertébrés affectées par l'événement de 1999, une éventuelle origine microbiologique de la mortalité devrait impliquer plusieurs agents pathogènes ou un agent à très large spectre.

Bien que peu probable, compte tenu de l'étendue de l'aire géographique concernée par l'événement de 1999, on ne peut pas écarter l'hypothèse d'une pollution chimique, ou du moins d'une action combinée de polluants avec d'autres facteurs de stress comme la température.

En 1987, des mortalités massives de gorgones et de corail rouge ont été observées dans les peuplements profonds (80–160 m) du Var et des Bouches-du-Rhône [36].

Les versants est des hauts-fonds paraissent alors très atteints, alors que les versants ouest étaient le plus souvent indemnes ; des dosages de polluants dans des spécimens de l'éponge *Reniera plana*, prélevés sur les deux versants du haut-fond Saint-Julien (région de Saint-Tropez, Var), ont montré un plus fort niveau de contamination par les métaux lourds et les PCB sur le versant est, exposé au courant liguro-provençal [13]. Ces mesures suggéraient le rôle d'une pollution véhiculée par le courant dominant dans cette mortalité, et des observations réalisées en 1999 à l'aide d'un engin téléopéré sur d'autres haut-fonds du Var indiquaient la même disparité est-ouest (Sartoretto et Perez, données non publiées). Dans le cas présent, le déplacement d'est en ouest du phénomène au cours du temps et les différences dans le degré d'atteinte en fonction de l'exposition aux courants soutiennent l'idée d'un transport d'un agent altérant (chimique ou microbiologique) par le courant liguro-provençal, d'autant que le phénomène semble avoir été plus dramatique dans les parties les plus à l'est. On doit toutefois noter que le réchauffement estival naturellement plus précoce et plus accentué à l'est qu'à l'ouest du littoral liguro-provençal peut aussi contribuer à cet apparent gradient d'est en ouest.

Plus localement, des cas de mortalités peuvent être attribués à une introduction accidentelle de polluant. Ainsi, des cas de mortalités ont été enregistrés à la suite de violents orages ayant pu causer une importante dessalure, une remise en suspension de sédiments [14] ou un lessivage des sols chargés en polluants [9].

Nos observations et les différentes hypothèses énoncées dans cette discussion démontrent la complexité du phénomène observé en 1999. Les facteurs de stress énumérés peuvent expliquer les variations du niveau d'atteinte observées sur le terrain. La limite en profondeur de la mortalité corrobore l'idée d'un effet du réchauffement de la colonne d'eau. Le décalage dans le temps du phénomène et les différences observées en fonction de l'exposition pourraient être expliqués par l'action d'un altérage (microbiologique ou chimique) véhiculé par le courant liguro-provençal. En revanche, les variations du niveau d'atteinte sous les mêmes conditions environnementales, avec des individus ou des îlots de population totalement indemnes au milieu de peuplements sévèrement affectés, ne peuvent être expliquées que par des capacités de résistance individuelle variables, elles-mêmes probablement dépendantes de l'état de stress initial de l'animal.

5. Conclusion

Le régime thermique anormal de la fin de l'été 1999, avec des températures exceptionnellement élevées et stables sur l'ensemble de la colonne d'eau et une descente de la thermocline dans la zone des 40 m, a constitué un contexte environnemental probablement déterminant pour le phénomène de mortalité massive qui s'est propagé sur plusieurs centaines de kilomètres de côte de la Méditerranée nord-occidentale. Toutefois, des questions restent

posées sur l'effet direct de la température sur l'intégrité même des structures cellulaires des organismes, sur son rôle déclenchant la virulence d'un ou plusieurs microorganismes, ou encore sur les effets combinés du réchauffement avec d'autres facteurs d'altération physico-chimique.

Les conséquences écologiques à long terme de tels phénomènes sont très préoccupantes, en particulier si les anomalies résultent du processus de réchauffement global. Les conséquences désastreuses de celui-ci sur la physiologie et la distribution de certaines espèces sont de plus en plus fréquentes [21, 37]. Le réchauffement de la Méditerranée nord-occidentale s'est d'abord manifesté dans les communautés littorales par l'apparition ou l'abondance croissante de certaines espèces dites thermophiles [22, 38, 39]. L'événement de mortalité de 1999, qui a touché un groupe d'espèces dont certaines sont exclues des régions les plus chaudes de Méditerranée, comme *P. clavata* et *C. rubrum*, peut être une nouvelle conséquence du changement climatique global. Les espèces de Méditerranée nord-occidentale à fort rapport P/B sont susceptibles de s'adapter, alors que celles dont la dynamique est plus lente risquent de disparaître des zones les plus chaudes [37]. Quels vont être les effets à long terme d'un tel changement sur les communautés de substrats durs de Méditerranée nord-occidentale ? Quelles sont les capacités de récupération des peuplements affectés ? Compte tenu de la dynamique de ceux-ci, on peut estimer que si cet événement ne se renouvelle pas, les sites les plus affectés demanderont plusieurs dizaines d'années pour se reconstituer. Il existe malheureusement une forte probabilité pour que de tels événements se reproduisent. Le littoral provençal a récemment connu des cas de mortalité de gorgones et d'éponges qui ont coïncidé avec une anomalie thermique du même type, mais moins marquée qu'en 1999 (Harmelin et Sartoretto, données non publiées) [9, 17].

Références

- [1] Pérès J.M., Picard J., Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée, Rec. Trav. St. mar. Endoume 31 (47) (1964) 5–137.
- [2] Vacelet J., La place des Spongiaires dans les systèmes trophiques marins, in : Lévi C., Boury-Esnault N. (Eds.), Biologie des spongiaires, Éditions du CNRS, Paris, 1979, pp. 259–270.
- [3] Coma R., Gili J.M., Zabala M., Riera T., Feeding and prey capture cycles in the aposymbiotic gorgonian *Paramuricea clavata*, Mar. Ecol. Prog. Ser. 115 (1994) 257–270.
- [4] Ribes M., Coma R., Gili J.M., Heterogeneous feeding in benthic suspension feeders: the natural diet and grazing rate of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria: Octacorallia) over a year cycle, Mar. Ecol. Prog. Ser. 183 (1999) 125–137.
- [5] Vacelet J., Bases historiques et biologiques d'une éventuelle spongi-culture, Océanis 11 (1985) 551–584.
- [6] Allemand-Martin A., Étude de physiologie appliquée à la spongi-culture sur les côtes de Tunisie, thèse de doctorat, faculté des sciences, Lyon, 1906.
- [7] Vighi M., Étude de la reproduction du *Corallium rubrum* (L.), Vie et milieu 23 (1972) 21–32.
- [8] Allemand D., The biology and skeletogenesis of the Mediterranean red coral, Precious Corals and Octocoral Research, 1993, pp.19–39.

Le contexte climatique actuel et ses conséquences écologiques justifient pleinement la nécessité de mettre en œuvre des stratégies de surveillance de la qualité des communautés de substrats durs, avec l'emploi d'indicateurs biologiques qui devraient être associés à des mesures de paramètres physico-chimiques dans la colonne d'eau (température, salinité, fluorescence, pH, O₂, sels nutritifs). Seul le couplage de différentes méthodes permettra d'évaluer les capacités de récupération de ces peuplements et la résistance de certaines populations locales, de comprendre les mécanismes à l'origine des événements de mortalité massive, et, éventuellement, de les anticiper avec des marqueurs précoces de stress.

Ce compte rendu représente un premier pas vers l'explication de l'événement de 1999. Plusieurs études sont en cours, de manière à confirmer ou infirmer les différentes hypothèses énoncées.

Remerciements. Nous exprimons nos sincères remerciements à B. De Ligondes, R. Graille, C. Jalong et C. Marschal pour leur assistance technique, le parc national de Port-Cros et la Direction de l'environnement de Monaco pour leur soutien logistique et les clubs de plongée de la FFESSM, et particulièrement la commission de biologie de Provence, pour leur contribution à l'étude. Ce travail a été soutenu par le programme Liteau du ministère de l'Aménagement du Territoire et de l'Environnement français, par la communauté de communes Marseille Provence Métropole et par le ministère de l'Éducation et de la Science espagnol (bourse post-doctorale de J. Garrabou).

- [9] Harmelin J.G., Biologie du corail rouge. Paramètres de populations, croissance et mortalité naturelle. État des connaissances en France, in : Charbonnier D., Garcia S. (éd.), Rapport de consultation technique du CGPM sur les ressources du corail rouge de la Méditerranée occidentale et leur exploitation rationnelle, FAO rapport n° 306 sur les Pêches, Palma de Mallorca, Espagne, 1984, pp. 99–103.
- [10] Weinberg S., Faut-il protéger les gorgones de Méditerranée ? in : Boudouresque C.F., Avon M., Gravez V. (éd.), Les espèces marines à protéger en Méditerranée, GIS Posidonies Publ., France, 1991, pp. 47–52.
- [11] Coma R., Ribes M., Zabala M., Gili J.M., Growth in a modular colonial marine invertebrate, Estuar. Coast. Shelf Sci. 47 (1998) 459–470.
- [12] Vacelet J., The struggle against the epidemic which is decimating Mediterranean sponges, FAO, rapport technique, 1994.
- [13] Arnoux A., Harmelin J.G., Monod J.L., Romaña L.A., Zibrowius H., Altérations des peuplements benthiques de roches profondes en Méditerranée nord-occidentale : quelques aspects biologiques et molysmologiques, C. R. Acad. Sci. Paris 314 (1992) 219–225.
- [14] Bavestrello G., Bertone S., Cattaneo-Vietti R., Cerrano C., Gaino E., Zanzi D., Mass mortality of *Paramuricea clavata* (Anthozoa, Cnidaria) on Portofino Promontory cliffs, Ligurian Sea, Mediterranean Sea, Mar. Life 4 (1) (1994) 15–19.
- [15] Garzon-Ferreira J., Zea S., A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (Cnidaria: Gorgoniidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Colombia, Bull. Mar. Sci. 50 (3) (1992) 522–526.

- [16] Peters E.C., Disease of other invertebrate phyla: Porifera, Cnidaria, Ctenophora, Annelida, Echinodermata, in : Couch J.A., Fournie J.W. (Eds.), Pathobiology of Marine and Estuarine Organisms, CRC Press, Boca Raton, 1993, pp. 393–449.
- [17] Romano J.C., Bensoussan N., Younes W.A.N., Arlhac D., Anomalies thermiques dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés, C. R. Acad. Sci. Paris 323 (2000) (1999) 415–427.
- [18] Harmelin J.G., Marinopoulos J., Population structure and partial mortality of the gorgonian *Paramuricea clavata* (Risso) in the north-western Mediterranean (France, Port-Cros Island), Mar. Life 4 (1) (1994) 5–13.
- [19] Perez T., Capo S., Éponges commerciales du parc national de Port-Cros : Estimation de la densité de deux populations de *Spongia officinalis* (Linné, 1759), Sci. Rep. Port-Cros Natl. Park VOLUME ? (2000), in press.
- [20] Zibrowius H., *Oculina patagonica* sclératiniaire hermatypique introduit en Méditerranée, Helgol, Meeresunters 26 (1974) 153.
- [21] Harvell C.D., Kim K., Burkholder J.M., Colwell R.R., Epstein P.R., Grimes D.J., Hofmann E.E., Lipp E.K., Osterhaus A.D.M.E., Overstreet R.M., Porter J.W., Smith G.W., Vasta G.R., Emerging marine diseases - Climate links and anthropogenic factors, Science 285 (1999) 1505–1510.
- [22] Francour P., Boudouresque C.F., Harmelin J.G., Harmelin-Vivien M.L., Quignard J.P., Are the Mediterranean waters becoming warmer? Information from biological indicators, Mar. Pollut. Bull. 28 (9) (1994) 523–526.
- [23] Richardson L.L., Coral diseases: what is really known? Tree 13 (1998) 438–443.
- [24] Galtsoff P.S., Wasting disease causing mortality of sponges in the West Indies and Gulf of Mexico, Proc. 8th. Amer. Sci. Congr. 3 (1942) 411–421.
- [25] Guzman H.M., Cortes J., Mass death of *Gorgonia flabellum* L. (Octocorallia: Gorgoniidae) on the Caribbean coast of Costa Rica, Rev. Biol. Trop. 32 (1984) 305–308.
- [26] Smith G.W., Ives L.D., Nagelkerken I.A., Ritchie K.B., Caribbean sea-fan mortalities, Nature 383 (1996) 487.
- [27] Nagelkerken I., Buchan K., Smith G.W., Bonair K., Bush P., Garzon-Ferreira J., Botero L., Gayle P., Harvell C.D., Widespread disease in Caribbean sea fans: 2. Patterns of infection and tissue loss, Mar. Ecol. Prog. Ser. 160 (1997) 255–263.
- [28] Geiser D.M., Taylor J.W., Ritchie K.B., Smith G.W., Cause of sea fan death in the West Indies, Nature 394 (1998) 137–138.
- [29] Priess K., Le Campion-Alsumard T., Golubic S., Gadel F., Thomasin B.A., Fungi in corals: black bands and density-banding of *Porites lutea* and *P. lobata* skeleton, Mar. Biol. 136 (1) (2000) 19–27.
- [30] Vacelet J., Gaino E., Gallissian M.-F., Vacelet E., Bacterial attack of spongin skeleton during the-1990 Mediterranean sponge disease, in : Soest R.W.M.van, Kempen T.M.G.van, Braekman J.C. (Eds.), Sponges in Time and Space; Biology, Chemistry, Paleontology, Balkema, Rotterdam, 1994, pp. 355–362.
- [31] Sartoni G., Sonni C., *Tribonema marinum* J. Feldmann e *Acinetospora crinita* (Carmichael) Sauvageau nelle formazioni mucillaginose bentoniche osservate sulle coste toscane nell'estate La crisi del Mediterraneo in seguito alla fioritura di masse algali, Accad. Intern. Sci. Tecn. Sub. Ustica 9 (1992) (1991) 37–46.
- [32] Mistri M., Ceccherelli V.U., Damage and partial mortality in the gorgonian *Paramuricea clavata* in the strait of Messina (Tyrrhenian Sea), Mar. Life 5 (1) (1995) 43–49.
- [33] Metalpa R.R., Bianchi C.N., Peirano A., Coral mortality in NW Mediterranean, Coral Reefs 19 (2000) 24–24.
- [34] Kushmaro A., Rosenberg E., Fine M., Loya Y., Bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio* AK-1, Mar. Ecol. Prog. Ser. 147 (1997) 159–165.
- [35] Kushmaro A., Rosenberg E., Fine M., Haim Y.B., Loya Y., Effect of temperature on bleaching of the coral *Oculina patagonica* by *Vibrio* AK-1, Mar. Ecol. Prog. Ser. 171 (1998) 131–137.
- [36] Rivoire G., Mortalité de corail et de gorgones en profondeur au large des côtes provençales, in : Boudouresque C.F., Avon M., Gravez V. (éd.), Les espèces marines à protéger en Méditerranée, GIS Posidonies publ., France, 1991, pp. 53–59.
- [37] Hughes L., Biological consequences of global warming: is the signal already apparent? Tree 15 (2000) 56–61.
- [38] Astraldi M., Bianchi C.M., Gasparini G.P., Morri C., Climatic fluctuations, current variability and marine species distribution: a case study in the Ligurian Sea (north-west Mediterranean), Oceanol. Acta 18 (2) (1995) 139–149.
- [39] Bianchi C.N. Climate change and biological response in the marine benthos, in : Picazzo M. (éd.), Atti 128 Congresso Associaz. Italiana Oceanol. Limnol. (18-21 settembre 1996, Isola di Volcano), 1997, pp. 3–20.