

Maladies et agressions affectant les coraux, gorgones et éponges de la Martinique : impacts sur les communautés récifales

par

Claude Bouchon et Yolande Bouchon-Navaro



Septembre 2017

C. Bouchon, Y. Bouchon-Navaro, Université des Antilles, UMR BOREA, Labex Corail,
Campus de Fouillole, BP 592, 97159, Pointe-à-Pitre, Guadeloupe
courriel : claud.bouchon@univ-antilles.fr

SOMMAIRE

I – INTRODUCTION	2
II – LES MALADIES IDENTIFIEES DUES A DES ORGANISMES PATHOGENES	4
• Black-band disease (la maladie de la bande noire)	6
• White band disease (la maladie de la bande blanche) (type 1 et 2)	9
• White pox (variole blanche) = white patch disease (maladie des taches blanches)	11
• White plague (peste blanche) (types 1 et 2)	12
• Caribbean yellow band disease (maladie de la bande jaune) = yellow blotch disease (maladie de la tache jaune)	14
• Dark spots disease (maladie des taches sombres) = dark spot syndrome	15
• Caribbean Ciliate infections (infections par des Protozoaires Ciliés)	17
• Rapid wasting syndrome (syndrome de dégénération rapide)	19
• Tumeurs hyperplasiques et néoplasiques	20
• Red band disease (maladie de la bande rouge) (types 1 et 2)	24
• Maladies des gorgones (Gorgonian infections)	25
• Maladies des éponges	28
III - LES PREDATIONS	30
• Les Chaetodontidae	30
• Les Pomacentridae	31
• Les Scaridae	33
• Les Corallophyllidae	34
• Les éponges	35
• Les vers	37
• Les Crustacés parasites (Cirripèdes)	38
• Les prédateurs des gorgones	39
IV – LES ALTERATIONS DE LA QUALITE DU MILIEU	41
• L’augmentation de la température des océans (le « blanchissement » des coraux et le changement climatique global)	41
• L’impact des ouragans sur les coraux	44
• L’augmentation de la turbidité des eaux côtières et l’« hypersédimentation »	49
• La compétition avec les macroalgues	50
V – CONCLUSIONS	53
Remerciements	54
VI –BIBLIOGRAPHIE	54

Crédits photographiques : toutes les illustrations sont des auteurs et soumises au copyright

I - INTRODUCTION

L'objectif de ce travail de recherche est de faire l'inventaire des maladies et des agressions d'origines naturelle ou anthropique frappant les coraux, les gorgones et les éponges autour des côtes de la Martinique et de mesurer leur impact sur les communautés benthiques récifales.

Les récifs coralliens constituent l'écosystème marin possédant la plus forte biodiversité au niveau mondial. Ceux de la région Caraïbe ont été isolés de la zone intertropicale Indo-Pacifique par l'émersion de l'isthme de Panama, il y a environ 10 M.A.. La flore et la faune de cette région ont alors évolué de façon divergente par rapport à celles du reste de l'océan mondial. Ce phénomène a induit un taux d'endémisme particulièrement élevé qui confère aujourd'hui aux récifs coralliens antillais une originalité patrimoniale unique au monde, mais également une fragilité potentielle très importante vis-à-vis des agressions anthropiques ou du changement climatique global. En effet, en cas de catastrophe écologique majeure dans la Caraïbe, il n'existe plus de possibilités de reconstitution des écosystèmes récifaux à partir d'autres régions, comme c'est le cas dans l'Indo-Pacifique. Les récifs de la Caraïbe ont payé un lourd tribut aux dernières glaciations puisque, à leur terme, il y a de cela 5000 ans, il ne restait plus que 72 espèces de coraux sur les récifs de cette région, alors que près de 750 espèces avaient survécu dans la région Indo-Pacifique.

Les récifs coralliens possèdent de nombreuses fonctions écosystémiques. Ils constituent le long des côtes de gigantesques brise-lames naturels qui protègent ces côtes et leurs infrastructures humaines de la houle, des vagues d'ouragan et des tsunamis. Par ailleurs, les récifs coralliens permettent à d'autres écosystèmes, comme les mangroves et les herbiers de Phanérogames marines de se développer à leur abri. Ces structures, qui présentent l'avantage d'avoir été construites naturellement, ont un caractère « autoréparateur » vis-à-vis des dégâts causés par la mer lorsque les coraux qui les bâtissent sont florissants. Cependant, le maintien d'une structure récifale dépend étroitement d'un équilibre entre les forces constructrices (les coraux) et les forces d'érosion (houle, ouragans, organismes bio-érodeurs, maladies...). Ainsi, lorsque les peuplements coralliens régressent, l'érosion prend le dessus et un récif corallien peut être démantelé en l'espace d'une à quelques décennies. Ce phénomène s'accompagne alors de la diminution de la biodiversité récifale et d'une érosion importante du littoral au détriment des aménagements et constructions humaines. L'homme doit alors prendre à sa charge la protection du littoral, ce qui n'est pas toujours possible et se révèle être toujours d'un coût très élevé.

Ces constructions coralliennes, situées dans des zones océaniques naturellement pauvres, abritent environ un tiers des espèces marines recensées et y constituent de véritables oasis de vie, tout particulièrement, pour des mollusques, des crustacés et des poissons exploités économiquement sur la planète par plus de cent pays abritant des récifs coralliens.

En Martinique, près de 3000 tonnes de poissons commercialisés tous les ans sont issues des récifs coralliens. Une étude récente (Alvarez-Filip *et al.*, 2009) vient de démontrer que la complexité structurelle des récifs de la région Caraïbe a tendance à diminuer depuis les années 70. La disparition des coraux entraînant progressivement celle des abris pour les autres organismes récifaux, un effondrement des stocks d'espèces d'intérêt commercial est envisageable à moyen terme (10 à 15 ans). Par ailleurs, les récifs coralliens constituent le support d'un écotourisme florissant (plongée sous-marine, « snorkeling », bateaux à fond de

verre...) qui se révèle être une ressource économique en plein développement. Aujourd'hui, cette économie a même remplacé celle de la pêche dans certains pays de la région caraïbe (Bonaire, Saba...). Dans les îles tropicales comme la Martinique, où l'essentiel des produits de la pêche est extrait de l'écosystème récifal et où l'écotourisme se développe, la disparition des coraux et la dégradation des récifs représentent des menaces sérieuses pour l'économie.

Le récent congrès du « Global Coral Reef Monitoring Network » (GCRMN) à Panama en 2012, a été l'occasion d'établir un bilan de l'état des récifs coralliens de la Caraïbe. Il est apparu que ces écosystèmes, pratiquement dans toute la région Caraïbe, présentent des signes d'altération depuis au moins deux décennies (Pandolfi *et al.*, 2003 ; Knowlton, 2001 ; Jackson, 2001 ; Smantz, 2002 ; Wilkinson, 2004 ; 2008 ; Bouchon *et al.*, 2014 ; Jackson *et al.*, 2014). L'analyse des résultats des études menées dans le bassin caraïbe montre également que la couverture corallienne des récifs a diminué de 80 % en trois décennies (Gardner *et al.*, 2003 ; Wilkinson, 2004 ; 2008). Le débat scientifique a été largement axé sur les parts de responsabilité dues à un éventuel changement climatique global à l'échelle planétaire ou à une action anthropique plus directe. Les recherches déjà réalisées au sein de l'équipe DYNECAR (Dynamique des Ecosystèmes de la caraïbe) ont permis de mettre en évidence une tendance nette à la dégradation des communautés récifales des Antilles françaises. Ainsi, la perte en couverture corallienne s'est élevée à près de 40 % au cours de ces dernières années sur ces récifs (Bouchon *et al.*, 2008a, 2008b). Parallèlement à la régression des coraux adultes, ces études ont également montré l'existence d'une tendance décroissante du recrutement des jeunes coraux, seul mécanisme susceptible de reconstituer les populations adultes. Bouchon *et al.* (2017) ont réalisé une cartographie de l'état de santé des communautés récifales des récifs de la Martinique qui a mis en évidence un état de dégradation préoccupant des récifs de l'île.

Les causes de la régression des coraux sont multiples et agissent souvent en synergie. Les principales sont : 1) l'eutrophisation des eaux côtières qui font entrer, artificiellement, les algues en compétition avec les coraux ; 2) la diminution de l'abondance des organismes herbivores capables de combattre ce phénomène (oursins, poissons-chirurgiens et poissons-perroquets). Ces perturbations se traduisent par le phénomène de « coral-algal phase shift » qui entraîne une disparition des peuplements coralliens remplacés par des macro-algues ; 3) le réchauffement climatique qui se traduit actuellement par une augmentation de la température de l'eau qui entraîne des phénomènes de blanchissement des coraux ; 4) des pollutions chimiques diverses (métaux lourds et métalloïdes, pesticides, hydrocarbures...) dont les effets délétères sont avérés sur les coraux par des expériences *in vitro*, mais dont l'impact au niveau des récifs coralliens est difficile à quantifier ; 5) les maladies des coraux dont les observations vont en croissant depuis une dizaine d'années ; 6) des prédateurs externes de la chair des coraux (invertébrés et poissons) et des « bioérodeurs » de leur squelette, qui sont essentiellement des éponges. Ces deux derniers phénomènes semblent être en augmentation.

Les premières observations de maladies frappant les coraux ont été faites par Antonius dans la mer Caraïbe en 1973 et publiées en 1976 (Antonius, 1973, 1976). Ces observations ont augmenté depuis de façon exponentielle (Sokolov, 2009). D'origine très probablement naturelle (toutes les espèces présentent des maladies qui leur sont spécifiques), leurs impacts se sont considérablement développés au cours de ces dernières décades. Par exemple, la maladie de la « bande blanche » qui touche les deux espèces de coraux *Acropora palmata* et *A. cervicornis* (espèces de coraux emblématiques et espèces « clés » des récifs caraïbes) s'est développée de

façon explosive dans la région au début des années 80, au point de les conduire à figurer en 2008 sur la Liste Rouge de l'UICN¹ des espèces « en danger d'extinction ». Par ailleurs, de nouvelles maladies ont été identifiées qui font appel à des germes d'origine terrestre probablement liés à la pollution de la mer caraïbe (*Aspergillosis*, *Vibrio*, *Serratia*...). Les causes responsables de l'extension de ces maladies d'origines naturelle ou anthropique sont aujourd'hui mal connues et mal comprises. Sont soupçonnées : la pollution par la matière organique d'origine terrestre, le réchauffement de l'eau lié au changement climatique global, le stress physiologique des coraux soumis à des agressions diverses, susceptibles d'affaiblir leurs défenses immunitaires ...

Une grande partie des agressions des coraux se traduit par une nécrose plus ou moins importante de leurs tissus vivants. Un corail est un animal colonial constitué par des centaines, voire des millions d'animalcules appelés polypes, reliés entre eux par une mince couche de tissus vivants. En cas de mort d'un polype ou de destruction tissulaire, la zone de nécrose est, normalement, rapidement cicatrisée par le bourgeonnement de nouveaux polypes et régénération des tissus. Par conséquent, dans de bonnes conditions écologiques, la longévité d'une colonie corallienne est, grâce à ce mécanisme de régénération des polypes, théoriquement infinie. Ainsi, on connaît de par le monde, des colonies coralliennes dont l'âge approche le millénaire. Sur un récif en bon état, ce mécanisme de cicatrisation permet de compenser les destructions de polypes ou de tissus d'origines naturelles (prédation, abrasion des tissus par les houles cycloniques...). La pollution côtière introduit dans le milieu des virus, bactéries et levures susceptibles de surinfecter les plaies et de contrarier leur cicatrisation, voire de provoquer leur extension et la destruction totale du corail. La dégradation des conditions environnementales est également susceptible de diminuer la résistance immunitaire des coraux et de favoriser ainsi le phénomène précédent. Ainsi, une étude sur près de quinze ans des coraux des Antilles françaises a démontré l'existence d'une augmentation, d'année en année, du taux de surface de tissus nécrosés pour l'ensemble des coraux (Bouchon *et al.*, 2016a,b). Ce phénomène amplifie les impacts des maladies et des agressions diverses qui touchent actuellement les coraux des Antilles et qui font l'objet de l'étude ci-après.



La Martinique dans la mer Caraïbe.

¹ UICN : Union Internationale pour la Conservation de la Nature.

II – LES MALADIES IDENTIFIEES DUES A DES ORGANISMES PATHOGENES

Depuis leur découverte en 1973 par Antonius, trois maladies des coraux ont été communément reconnues jusqu'au début des années 90 : la maladie de la « bande noire » (« black band disease »), celle de la « bande blanche » (« white band disease ») et celle de la « peste blanche » (« white plague »). Depuis, près d'une cinquantaine de maladies ont été décrites. Ce phénomène peut être lié à la fois à la multiplication de ces maladies dues à des pressions croissantes d'ordre anthropique (Lipp *et al.*, 2002 ; Sokolow, 2009), mais également, à une attention de plus en plus soutenue de la part des scientifiques vis-à-vis de ces pathologies frappant les coraux et autres organismes récifaux. Le phénomène reste mal connu (Richardson, 1998). Certaines maladies, du fait du polymorphisme de leurs symptômes, qui varient d'une espèce de corail à une autre, d'une région géographique à l'autre ou en fonction de la profondeur, ont été décrites sous différentes appellations par plusieurs auteurs. En général, recensées visuellement en plongée sous-marine, ces maladies ont été décrites à partir de leurs symptômes apparents : changement de couleur des tissus coralliens, nécrose de ceux-ci entraînant la dénudation du squelette sous-jacent, forme des lésions, emplacement et distribution de celles-ci sur les colonies coralliennes.

Les agents causaux de ces maladies restent, pour beaucoup d'entre elles, mal connus ou encore inconnus. Ils peuvent être constitués par des virus (Soffer *et al.*, 2014 ; Nguyen-Kim, *et al.*, 2015), des bactéries (Richardson, 1996 ; Goreau *et al.*, 1998), des Cyanobactéries (Richardson, 1996), des champignons (Le Campion-Alsumard *et al.*, 1995 ; Ravindran *et al.*, 2001), des Protozoaires (Rodriguez *et al.*, 2009), des vers Nématodes (Goreau *et al.*, 1998) ou par une association de ces différents organismes (Ducklow et Mitchell, 1979 ; Richardson, 1997). Certaines de ces maladies sont causées par des agents pathogènes d'origine humaine (la « White patch disease » soupçonnée d'être causée par une bactérie fécale humaine et l'aspergillose des gorgones due à un champignon d'origine terrestre). Mais, la présence de maladies des coraux sur des récifs éloignés de toutes perturbations humaines laisse à penser que nombre de ces maladies ont une origine marine. Toutefois, la prévalence importante de nombre d'entre elles sur des récifs subissant des pressions anthropiques importantes, susceptibles de diminuer les défenses immunitaires des coraux, laisse soupçonner l'existence d'une relation importante entre ces maladies et les pollutions diverses.

Les maladies affectant les coraux et les gorgones ainsi que certaines éponges identifiées en Martinique sont décrites ci-après. Certaines nécroses tissulaires et squelettiques ont été décrites en tant que maladies, mais ces nécroses sont en réalité le résultat de prédation des coraux par certains invertébrés ou poissons. Elles sont traitées séparément des maladies *stricto sensu* dans le chapitre III.

• Black Band disease (la maladie de la bande noire)

- **Identification visuelle** : la maladie de la bande noire apparaît comme une auréole, plus ou moins circulaire, de quelques millimètres à un centimètre d'épaisseur et de couleur noire, violette ou rougeâtre, qui sépare les tissus encore vivants du corail du squelette dénudé de tout tissu. Cette auréole sombre, qui a l'aspect d'un feutrage filamenteux, constitue le front de la maladie et se propage de façon centrifuge jusqu'à la destruction éventuelle totale des tissus de la colonie affectée. Les parties squelettiques ainsi dénudées sont rapidement colonisées par des microalgues Chlorophycées, puis par des macroalgues diverses. Cette maladie est observée entre la surface et -30 m.

- **Cause(s)** : La maladie est due principalement à des Cyanobactéries (*Phormidium corallyticum*, *Geitlerina* sp., et autres). Ce sont des pigments des Cyanobactéries (phycocyanine et phycoérythrine) qui sont responsables de la couleur noire de la zone malade. Ces Cyanobactéries forment un gel filamenteux qui sert de matrice à d'autres organismes tels que des bactéries réductrices du soufre (*Desulfovibrio* spp.), ainsi que des bactéries sulfo-oxydantes (*Beggiatoa* spp.). Cette matrice sert de barrière à la pénétration de l'oxygène et crée des conditions anoxiques au niveau des tissus coralliens sous-jacents. De plus, le sulfite d'hydrogène produit par le métabolisme de ces bactéries est toxique pour les tissus coralliens. À ce « cocktail » ont également été observés des organismes opportunistes tels que d'autres bactéries hétérotrophes, des levures, des protozoaires ciliés, des vers Plathelminthes et Némathelminthes. Des prédateurs habituels des tissus coralliens sont souvent observés en train de se nourrir à proximité des lésions (*Hermodice carunculata*, *Coralliophila* spp.).

- **Espèces affectées** : Les principales espèces affectées par la maladie de la bande noire dans la Caraïbe sont les coraux *Pseudodiploria strigosa*, *Orbicella annularis* et *O. faveolata*. Néanmoins, elle a également été signalée sur 21 autres espèces de coraux massifs ou encroûtants, un Hydrocoralliaire et 6 espèces de gorgones (dont *Gorgonia ventalina*). Le genre *Acropora* n'est pas affecté.

- **Distribution géographique** : Cette affection a été la première maladie corallienne observée dans la région Caraïbe par Antonius en 1972. Elle est certainement à l'heure actuelle la plus commune. Elle a depuis également été observée sur des récifs de la région Indo-Pacifique.

Dans la Caraïbe, sa fréquence présente des variations saisonnières : les coraux sont plus affectés pendant la saison des pluies (août à décembre), au cours de laquelle les eaux sont chaudes et souvent confinées dans les baies et lagons. Son importance diminue pendant la saison sèche qui correspond à des eaux plus froides et bien renouvelées par les vents alizés. L'abondance de la maladie a également été reconnue être liée à l'importance des influences anthropiques et, en particulier, à celle des eaux usées non traitées, à l'hypersédimentation... Ce phénomène explique certainement son extension dans toute la région Caraïbe depuis sa première signalisation.

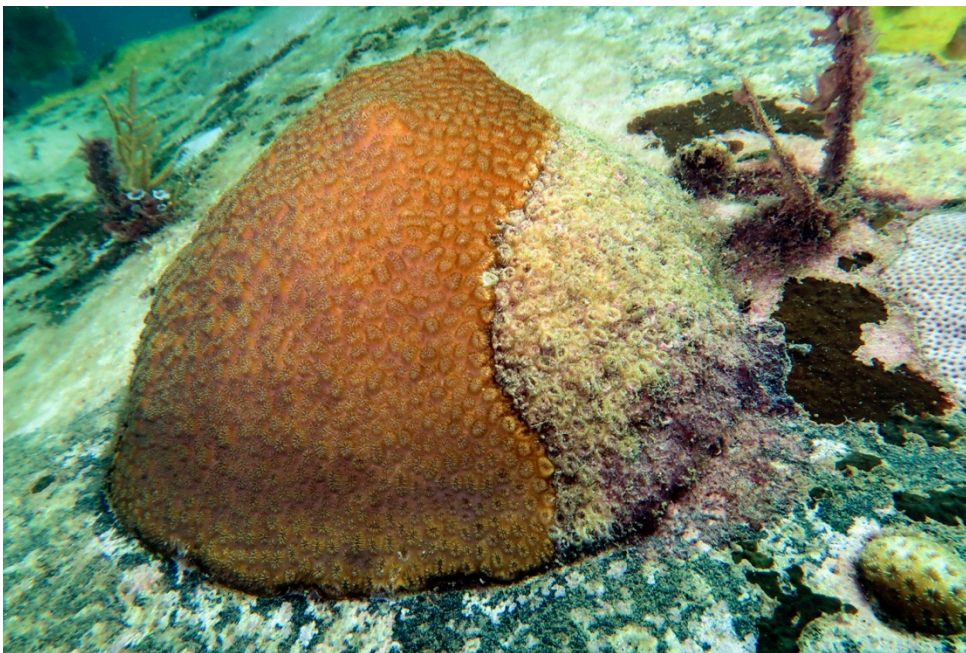
- **Impact** : Cette maladie est normalement commune, mais affecte peu de colonies. Il a toutefois été signalé des taux d'infestation pouvant aller jusqu'à 50 % des colonies d'une espèce. La vitesse de progression du front de la maladie est de l'ordre du millimètre au centimètre par jour et peut ainsi tuer rapidement les petites colonies infestées. En principe, les grandes colonies ne sont pas tuées par une première infestation, mais peuvent perdre jusqu'à la moitié de leurs

tissus vivants. Compte tenu du niveau d'eutrophisation des eaux côtières des Antilles françaises, les parties squelettiques dénudées sont rapidement colonisées par les algues (entre 24 et 48 h), empêchant toute possibilité de cicatrisation. Les colonies ne sont pas immunisées contre d'autres infections ultérieures.

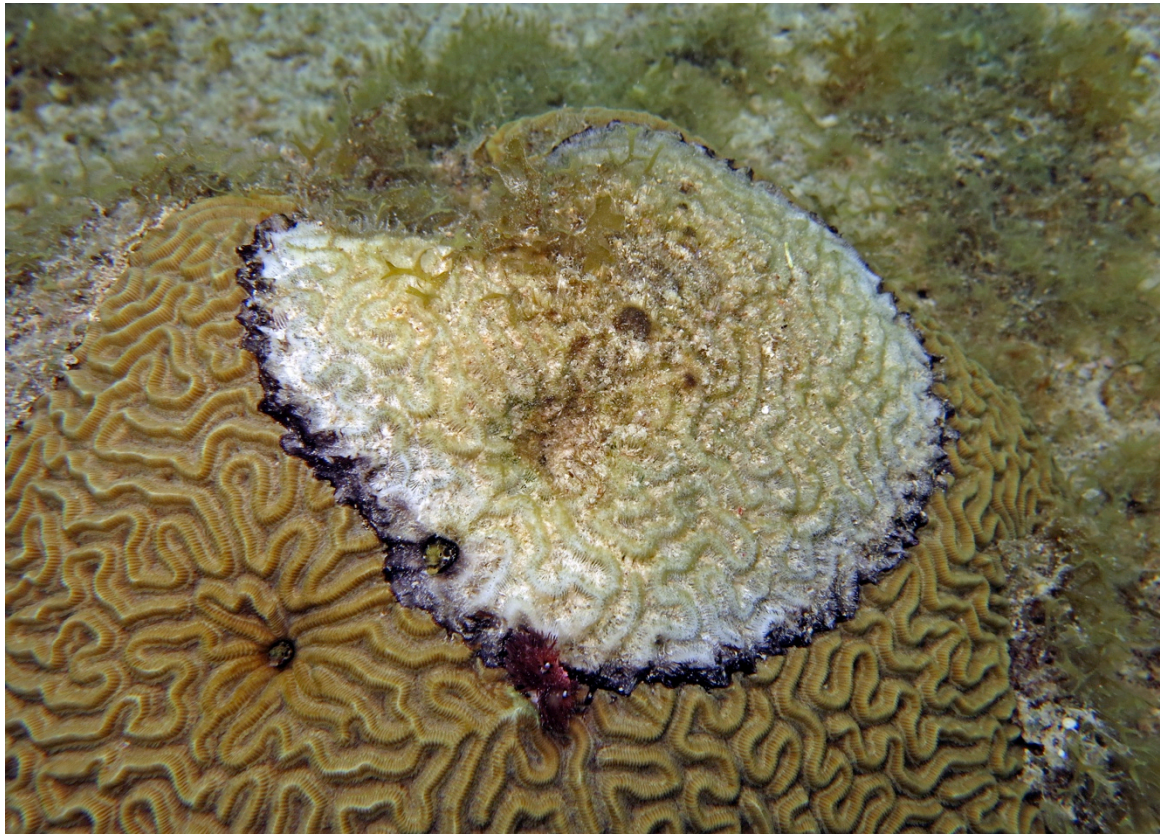
- **Références** : Antonius (173), Goreau *et al.* (1998), Richardson et Carlson (1993), Bruckner *et al.* (1997).



Maladie de la bande noire chez *Pseudodiploria strigosa*.



Maladie de la bande noire chez *Dichocoenia stokesi*.



Maladie de la bande noire chez *Colpophyllia natans*.



Vue agrandie de la maladie de la bande noire chez *Colpophyllia natans*. Le front de la maladie se déplace de la droite vers la gauche. À gauche : les tissus sains. Au centre : le front de la maladie avec, à sa droite, le squelette nouvellement découvert. Plus à droite, le squelette est colonisé par des algues (24 à 48 h).

• White-band disease (la maladie de la bande blanche) (type 1 et 2)

Identification visuelle : Identifiée en 1997, cette maladie a, entre la fin des années 1970 et le début des années 1980, détruit massivement les populations de coraux appartenant au genre *Acropora* (*A. Palmata*, *A. cervicornis*) de la région caraïbe (Gladfelter, 1992).

La maladie se manifeste par l'apparition, en général à la base des branches d'acropores, d'une bande blanche de quelques millimètres à un centimètre de large, correspondant à une zone de décollement des tissus vivants, qui se propage en direction de l'extrémité des branches. La vitesse d'expansion de la maladie est de quelques millimètres par jour. La partie dénudée du squelette est rapidement colonisée par des algues qui affectent les possibilités de cicatrisation. Cette variante de la maladie a été qualifiée de « type I ». Une autre variante dite de « type II » a été identifiée au début des années 90 (Bythell et Sheppard, 1993). Elle se distingue de la première par l'existence d'une large bande de tissu blanchi de un à 20 cm de large qui se propage de façon centrifuge au détriment des tissus vivants. Sa propagation le long des branches des acropores est beaucoup plus rapide que dans le cas du type I et la maladie est susceptible de tuer la colonie infestée en quelques jours seulement.

Cause(s) : Les causes de cette maladie, sous ses deux formes, sont toujours mal connues. Peters *et al.* (1983) et Ritchie (2006) ont identifié des bactéries gram négatif (*Vibrio* spp.) au niveau des lésions tissulaires, mais elles n'ont pas été retrouvées sur d'autres sites infectieux (Santavy et Peters, 1997). Des levures et des Protozoaires ont également été observés au niveau des lésions, sans qu'il soit certain qu'il ne s'agit pas d'organismes opportunistes. Les colonies ne sont pas toujours entièrement détruites, mais les survivantes ne sont pas immunisées contre d'autres réinfections. La maladie de la bande blanche présente une augmentation de sa prévalence pendant la saison humide (eaux chaudes et mode hydrodynamique calme).

Espèces affectées : La maladie de la bande blanche est spécifique aux coraux du genre *Acropora* de la Caraïbe (*Acropora Palmata*, *A. cervicornis* et leur hybride *A. prolifera*). La forme de type II présente une prédilection pour *Acropora cervicornis*.

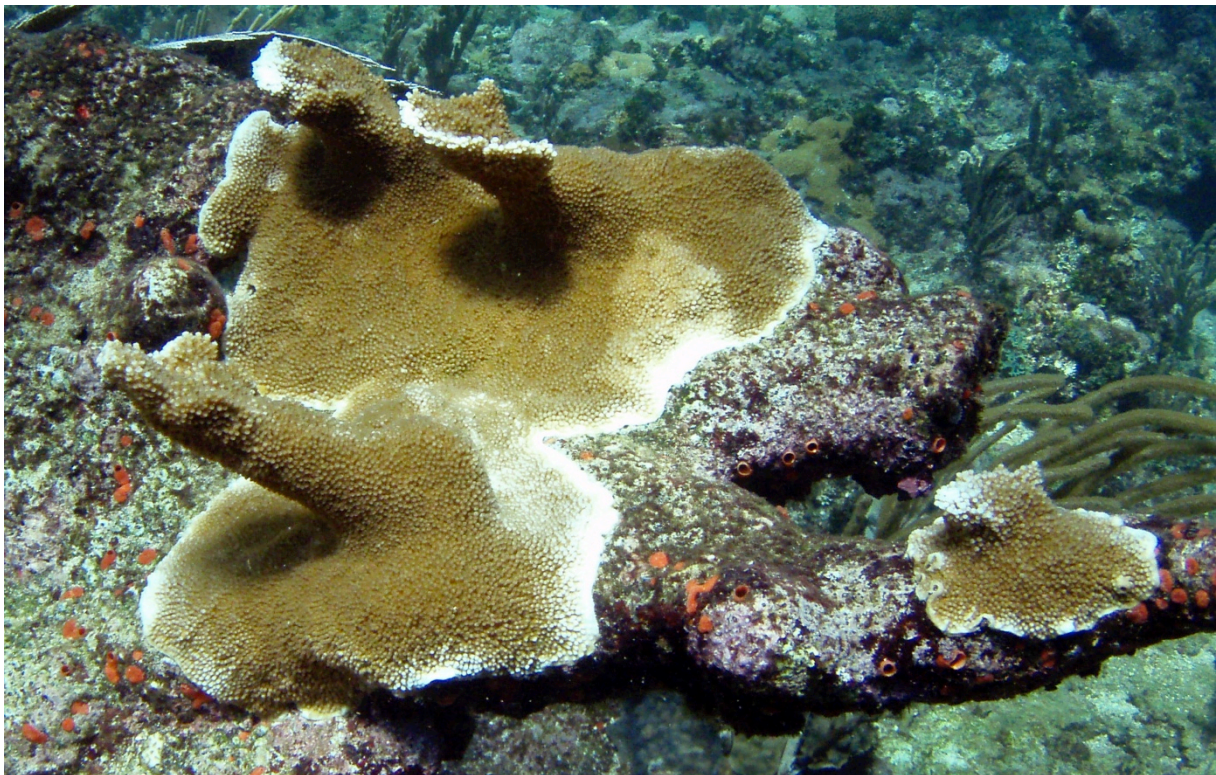
Distribution géographique : Région Caraïbe uniquement.

Impact : C'est, jusqu'à présent, la seule maladie corallienne qui ait affecté de façon notoire la structure même des récifs coralliens, en détruisant massivement les populations d'*Acropora palmata* qui représentait la principale espèce bioconstructrice des parties sommitales des récifs de la Caraïbe. Cette maladie est maintenant endémique dans la Caraïbe (sous ses deux formes) et s'attaque à toute nouvelle population d'acropores dès qu'elle prend un peu d'extension. Ce phénomène condamne toute possibilité de reconstitution de populations d'amplitudes comparables à celles originelles.

Références : Goreau *et al.* (1998), Gladfelter (1992), Santavy et Peters (1997), Peters *et al.* (1983), Bythell et Sheppard (1993), Ritchie et Smith (1997), Ritchie et Smith (1998), Ritchie (2006).



Maladie de la bande blanche (type 1) chez *Acropora cervicornis*.



Maladie de la bande blanche (type 2) chez *Acropora palmata*

- **White pox (variole blanche) = white patch disease (maladie des taches blanches)**

Identification visuelle : Identifiée sur les récifs de Floride dans les années 90, cette maladie, encore appelée « *acroporid seriatisis* » ou « *patchy necrosis* », est caractérisée par l'apparition de taches de forme ronde ou irrégulière, dépourvues de tissus, sur les branches des Acropores. Ces taches sont plutôt situées sur la partie supérieure des branches. Sur *Acropora cervicornis* et *A. prolifera*, les lésions circulaires (« spots ») dues à cette maladie peuvent être confondues avec les morsures de poissons-demoiselles du genre *Stegastes* (cf. Chap. III).

Cause(s) : Associée à cette maladie en Floride l'entérobactérie *Serratia marcesens* a été identifiée, ce qui la lierait à une source de pollution fécale d'origine humaine. Cette maladie présente un pic d'activité pendant la saison humide (eaux chaudes, mode hydrodynamique calme et confinement des eaux des baies abritées et lagons).

Espèce affectée : *Acropora palmata* et plus rarement *A. cervicornis* et *A. prolifera*.

Distribution géographique : Depuis son identification sur les coraux des récifs de Floride, la maladie a été observée sur l'ensemble de l'aire de répartition des acropores de la région Caraïbe.

Impact : la vitesse de propagation de la maladie est de l'ordre du centimètre par jour. Des phénomènes de cicatrisation ont été observés. Cette maladie tue rarement la colonie entière, mais celle-ci peut transformer la colonie en une mosaïque de tissus vivants et morts.

Références : Porter et Meyer (1992), Ritchie (2006), Aligaly *et al.* (2011)



Maladie de la tache blanche chez *Acropora palmata*.

• White plague (peste blanche) (type 1 et 2)

Identification visuelle : Cette maladie est en apparence similaire à la maladie de la blanche blanche mais affecte les espèces de coraux de formes massives, foliacées et encroûtantes. La maladie débute en bordure de la colonie et son front délimite nettement les tissus vivants du squelette dénudé. Il existe parfois une mince bordure de transition constituée de tissus décolorés.

Deux formes de la maladie, très voisines dans leurs manifestations, ont été identifiées : le type I, observé pour la première fois en 1977 sur les récifs de Floride, est caractérisé par une vitesse de propagation qui ne dépasse pas quelques millimètres par jour et qui généralement prend plusieurs mois avant de tuer une colonie. La forme de type II, identifiée sur les mêmes récifs de Floride dans les années 90, affectant en priorité l'espèce *Dichocoenia stokesi*, peut détruire une colonie en quelques jours (vitesse de propagation de l'ordre de plusieurs centimètres par jour).

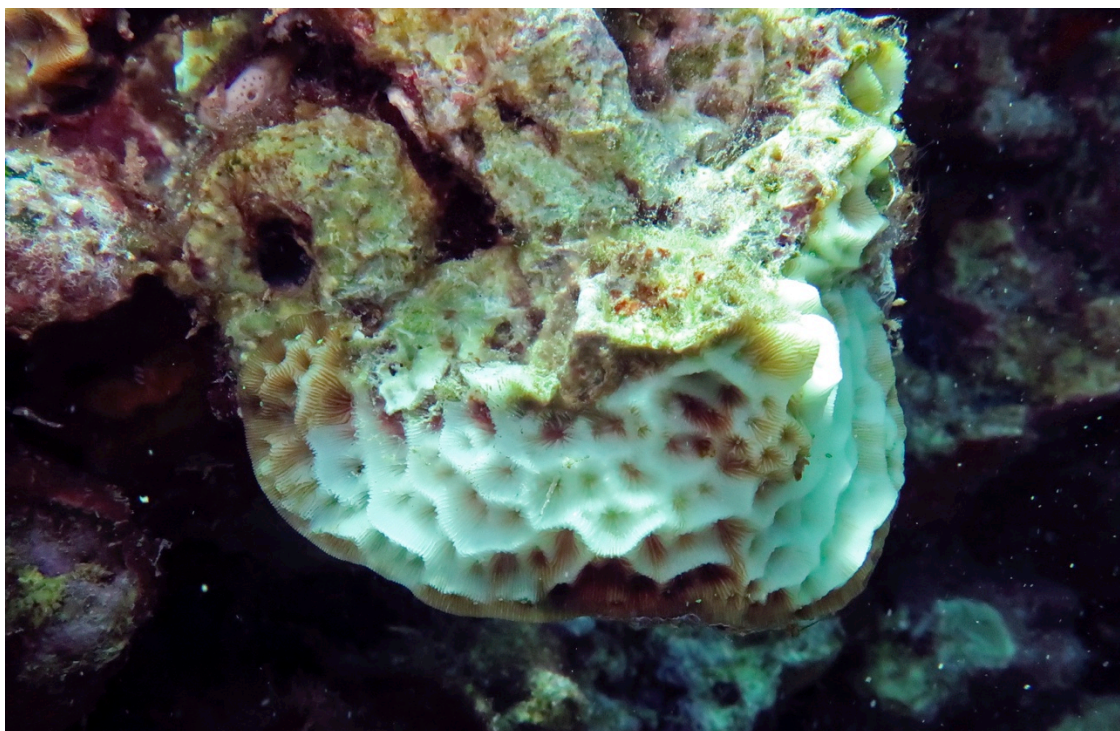
Cause(s) : le ou les agents en cause dans la « peste blanche » de type I n'ont pas encore été déterminés. En revanche, la forme de type II a été attribuée à la bactérie marine *Aurantimonas coralicida* par Denner (2003) en Floride.

Espèces affectées : Treize espèces de coraux sont affectées par le type I de cette maladie dans la région caraïbe (principalement : *Siderastrea siderea*, *S. radians*, *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *Colpophyllia natans*, *Mycetophyllia aliciae*, *M. ferox*, *M. danaana*, *M. lamarckiana*...) et 40 espèces de coraux et une espèce d'Hydrocoralliaire par le type II, c'est-à-dire presque toutes les espèces, si l'on considère qu'il y a environ 45 espèces de coraux en Martinique et approximativement autant en Guadeloupe. Les espèces appartenant au genre *Acropora* ne sont pas concernées.

Distribution géographique : à partir de 2001, cette maladie qui affectait au départ les coraux de la Floride s'est répandue, sous ses deux formes, dans toute la région caraïbe.

Impact : depuis 2005, la « peste blanche » a contribué largement au déclin de deux des principales espèces bioconstructrices des récifs caraïbes *Orbicella annularis* et *O. faveolata*. L'espèce *Dichocoenia stokesi* s'est révélée être très sensible à la forme de type II de la maladie ; la mort survenant quelques jours après leur infection.

Références : Richardson *et al.* (1998a,b), Dustan (1977), Denner (2003), Soffer *et al.* (2014)



Maladie de la « peste blanche » chez *Agaricia humilis*.



Maladie de la « peste blanche » chez *Siderastrea siderea*.

- **Caribbean yellow band disease (maladie de la bande jaune) = yellow blotch disease (maladie de la tache jaune)**

Identification visuelle : cette maladie se manifeste par une tache jaune pâle (« *blotch* ») qui s'initialise au milieu d'une colonie ou une bande jaune qui débute à la périphérie de la colonie. La couleur jaune de la lésion permet de différencier cette maladie d'un blanchissement corallien (cf. chapitre IV). La vitesse de propagation de cette maladie est plutôt lente, de l'ordre du centimètre par mois.

Cause(s) : un consortium de bactéries appartenant au genre *Vibrio* a été associé à cette maladie. Les bactéries s'attaquent aux zooxanthelles symbiotiques des coraux.

Espèces affectées : coraux massifs : *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *O. franksi*, *Colpophyllia natans*, *Montastrea cavernosa*...

Distribution géographique : Identifiée en 1990 dans les îles Cayman, cette maladie a maintenant été répertoriée dans l'ensemble de la région Caraïbe. Elle a également été répertoriée dans la région indo-pacifique.

Impact : bien que la vitesse de propagation de la maladie soit lente (10 à 15 cm.an⁻¹), elle persiste plusieurs années sur les colonies affectées, surtout sur les grandes colonies, et contribue à leur disparition. Sa virulence augmente pendant la saison chaude et humide.

Références : Hayes et Bush (1990), Santavy *et al.* (1999), Bruckner et Bruckner (2006), Cervino *et al.* (2004, 2008), Dona *et al.* (2008)



Maladie de la « bande jaune » chez *Orbicella faveolata*.

- « **Dark spots disease** » (maladie des taches sombres) = **dark spot syndrome**

Identification visuelle : la maladie des taches sombres se présente sous la forme de taches irrégulières de polypes, de couleur foncée, entourées de zones de tissus plus ou moins décolorés à la surface des colonies. Sur *Siderastrea siderea*, les taches peuvent apparaître de couleur bleu, violet ou marron foncé. Les taches sombres peuvent se nécroser et donner naissance à des zones de squelette dénudé, mais ce n'est pas systématique.

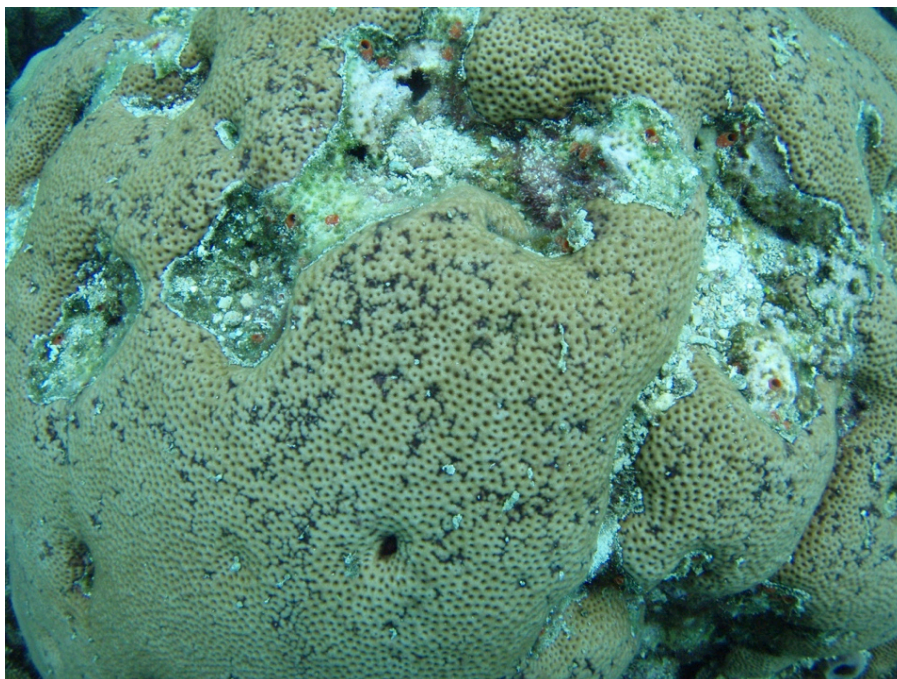
Cause(s) : Mal connues. Une bactérie *Vibrio carchariae* a été associée à cette maladie. Il a, par ailleurs, été suggéré que la maladie serait en fait une affection touchant les zooxanthelles symbiotiques des coraux.

Espèces affectées : Principalement *Siderastrea siderea*, mais également *Stephanocoenia intersepta*, *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *O. franks*, *Agaricia agaricites*, *Madracis decactis*, *Madracis auretenra* et *Mycetophyllia spp.*

Distribution géographique : Découverte en Colombie au début des années 1990, cette maladie a maintenant été identifiée sur l'ensemble de la région Caraïbe.

Impact : La maladie des taches sombres est très largement répandue dans la Caraïbe. En général, elle ne provoque qu'une mortalité partielle des coraux s'étendant sur une très longue période de temps. Comme beaucoup d'autres maladies, elle voit sa prévalence augmenter pendant la saison chaude et humide.

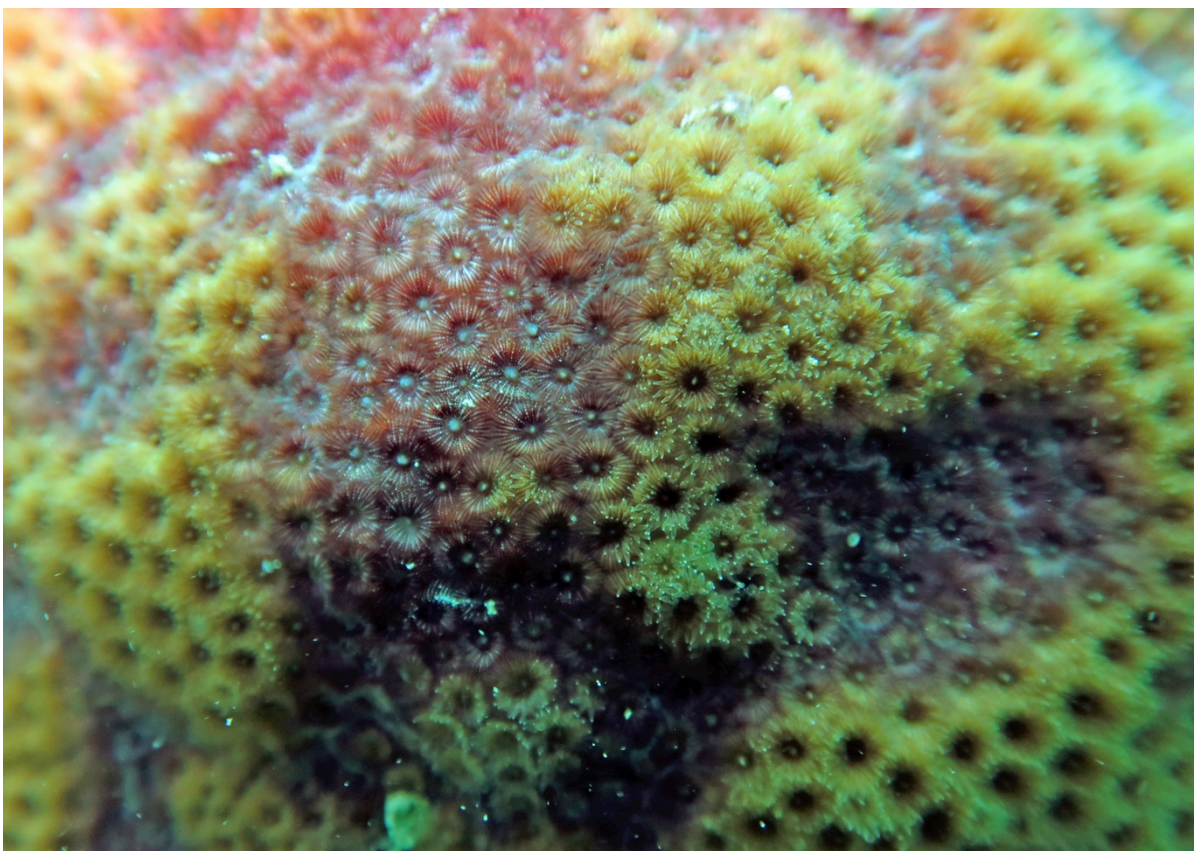
Références : Solano et al. (1993), Gil-Agudelo and Garzon-Ferreira (2001), Servino et al., (2001), Gil-Agudelo et al. (2007), Kellogs et al. (2014), Randall et al. (2016)



Maladie des taches sombres chez *Siderastrea siderea*.



Autre aspect de la maladie des taches sombres chez *Siderastrea siderea*.



Détail de la maladie des taches sombres chez *Siderastrea siderea*.

• Caribbean Ciliate infections (infections par des Protozoaires Ciliés)

Identification visuelle : l'infection par des Protozoaires ciliés peut prendre deux formes : sur les formes de coraux branchus, une bande grise ou gris bleu sépare les tissus sains des zones de squelette nu. Sur les zones plates (*Acropora palmata* ou coraux massifs), l'infection se traduit par des taches de forme irrégulière de squelette dénudé, bordées par une zone grise ou gris bleu qui marque le front de la maladie à la lisière des tissus sains. Il est possible de confondre les manifestations de cette maladie avec celles dues à la maladie de la bande noire.

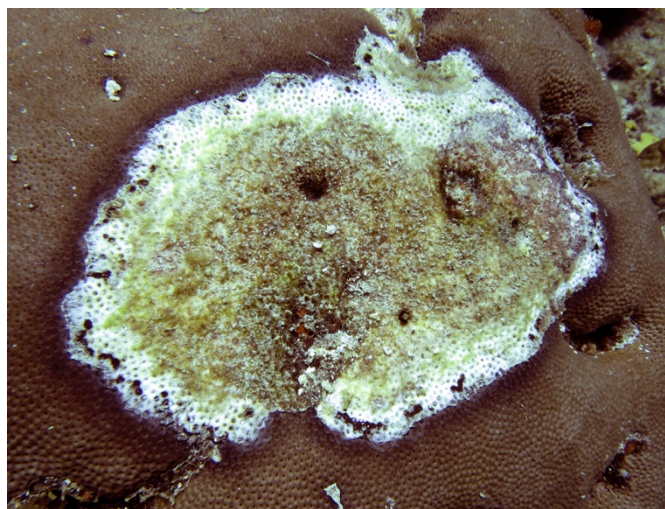
Cause(s) : cette maladie est causée par des Protozoaires ciliés appartenant au genre *Hallofoliculina*. Il n'est pas sûr que ce soit une maladie à part entière. Il peut s'agir d'une surinfection par les protozoaires de tissus déjà infectés par la maladie de la bande blanche, altérés lors d'un épisode de blanchissement ou déjà blessés par un prédateur.

Espèces affectées : cette maladie a été observée sur plus de 25 espèces de coraux de la région caraïbe (familles des Acroporidae, Agaricidae, Astrocoenidae, Poritidae, Faviidae, Meandrinidae...), avec une préférence pour les espèces du genre *Acropora*.

Distribution géographique : observée pour la première fois sur les récifs de la côte caraïbe du Venezuela au milieu des années 2000, cette maladie est maintenant connue largement sur l'ensemble des récifs de la Caraïbe. Contrairement à la plupart des autres maladies, elle affecte préférentiellement les coraux des récifs situés au large, plutôt que ceux des récifs côtiers exposés aux impacts anthropiques. Une maladie similaire, appelée « skeletal eroding band », provoquée par le Protozoaire *Hallofoliculina corallasia* affecte les coraux de la région Indo-pacifique. Il a été avancé que la présence de cette maladie dans la région Caraïbe serait due à une invasion de cette région par des *Hallofoliculina* en provenance du Pacifique.

Impact : La vitesse de propagation du front de la maladie est plutôt lente, de l'ordre du centimètre par mois. L'importance de son impact sur les peuplements coralliens n'est pas documentée.

Références : Cróquer *et al.* (2006a, 2006, 2008), Rodriguez *et al.* (2009), Verde *et al.* (2016).



Infection par des Protozoaires Ciliés sur *Siderastrea siderea*.

• Rapid wasting syndrome (syndrome de dégénération rapide)

Identification visuelle : les tissus vivants du corail disparaissent rapidement et les parties squelettiques découvertes apparaissent rongées. Les tissus situés en bordure de la zone rongée apparaissent sains et sans trace de dégénération.

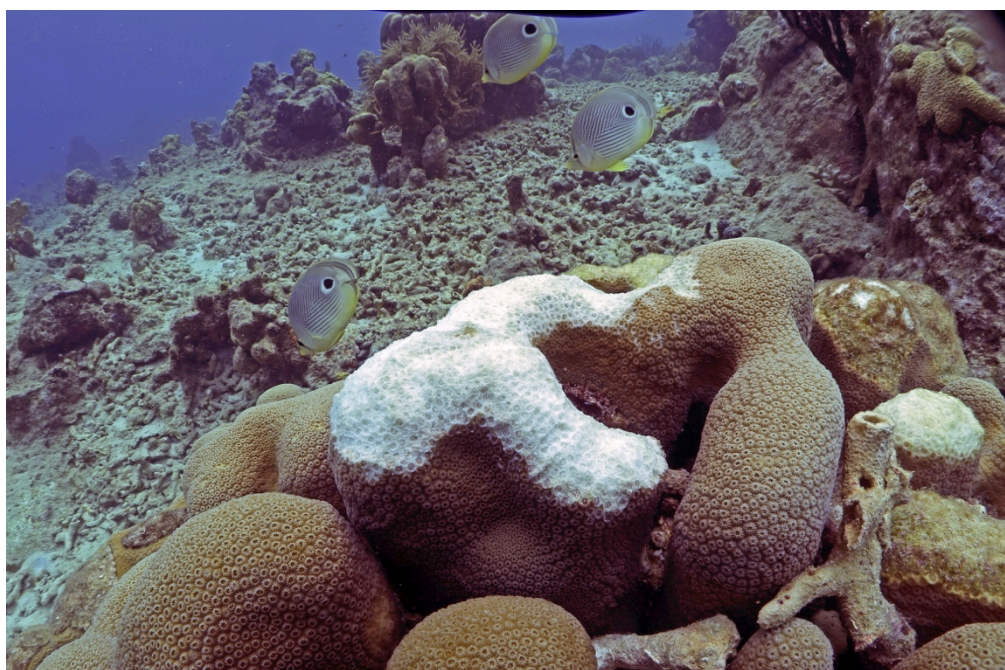
Cause(s) : Cette affection a tout d'abord été décrite comme une maladie attribuée à un protozoaire cilié et à un champignon. Bruckner et Bruckner (1998) ont démontré que les symptômes observés étaient la conséquence d'une prédation par les poissons-Scaridés (« perroquets ») et tout particulièrement par *Sparisoma viride* (cf. chapitre III).

Espèces affectées : *Orbicella annularis*, *O. faveolata*, *O. franksi*, *Colpophyllia natans* et *Porites astreoides*.

Distribution géographique : Découvert à Bonaire en 1998, ce phénomène a rapidement été observé dans l'ensemble de la Caraïbe.

Impact : les poissons-perroquets sont capables de ronger plusieurs centimètres carrés de coraux en quelques secondes de plusieurs centimètres par jour et l'attaque du squelette laisse peu de chance à tout processus de cicatrisation. Les auteurs cités ci-dessous ont remarqué que dans les Antilles françaises la prévalence de ce phénomène a augmenté avec le remplacement des gazons algaux sur les récifs par des macroalgues. Il est possible que la régression de leur nourriture de base ait conduit les poissons-perroquets à déplacer une partie de leur prédation vers les coraux, dont les tissus comprennent près de 50 % d'algues symbiotiques.

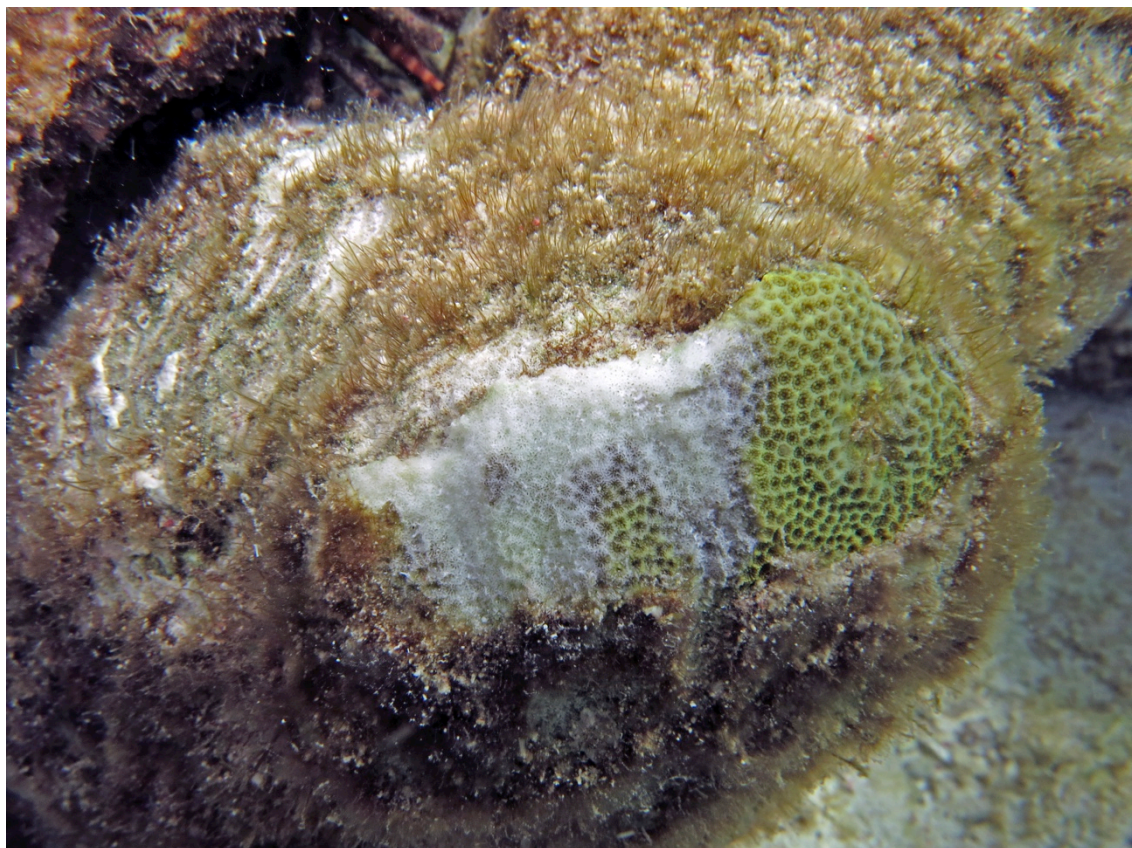
Références : Cervino *et al.* (1997, 1998), Bruckner et Bruckner (1998)



« Syndrome de dégénération rapide » chez *Orbicella annularis*. En fait, les tissus et le squelette du corail ont été rongés par un poisson perroquet.



Colonie de *Porites astreoides* montrant des traces de bec de poisson perroquet.



Les poissons perroquets peuvent finir par détruire complètement les coraux attaqués (*Porites astreoides*).

• Tumeurs hyperplasiques et néoplasiques

Identification visuelle : une tumeur est définie comme le développement anormal des tissus d'un organisme. Deux types ont été identifiés chez les coraux, ainsi que chez certaines gorgones : les néoplasies et les hyperplasies. Une hyperplasie est constituée par des zones du corail où les polypes sont déformés et d'aspect distordu à cause d'une vitesse de croissance anormalement élevée. Un néoplasme est constitué par une masse squelettique recouverte de tissus indifférenciés qui fait saillie à la surface des colonies. Les tissus affectés peuvent être normalement colorés ou blanchis.

Cause(s) : mal connues. Certaines ont été attribuées à un agent causal de type virus, Protozoaire, algue ou champignon, d'autres, à un excès de rayons ultra-violetts ou encore à des mutations d'ordre génétique plus ou moins en relation avec des stress environnementaux. Il est possible que la contamination des océans par de plus en plus de molécules mutagènes (métaux lourds, pesticides...) puisse contribuer à ce phénomène ;

Espèces affectées : ces deux formes de tumeurs sont susceptibles d'affecter toutes les espèces de coraux et également des gorgones et des éponges.

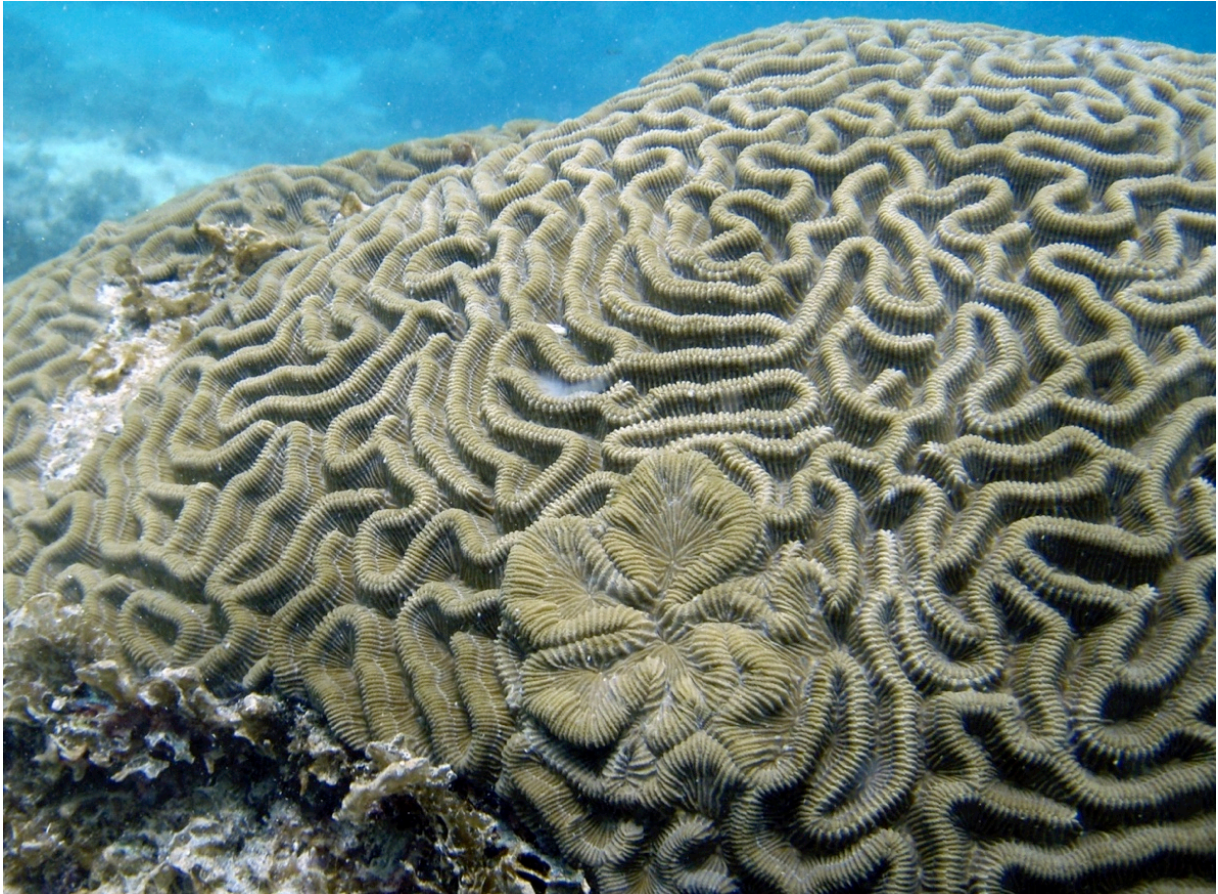
Distribution géographique : des tumeurs sur les coraux ont été observées dans toute la région caraïbe, mais également dans l'Indo-Pacifique.

Impact : Ces tumeurs demeurent un phénomène peu répandu (prévalence de l'ordre de 1 %). Leur vitesse de développement et leur impact final sur le corail hôte sont mal connus. Certaines d'entre elles finissent par se nécroser.

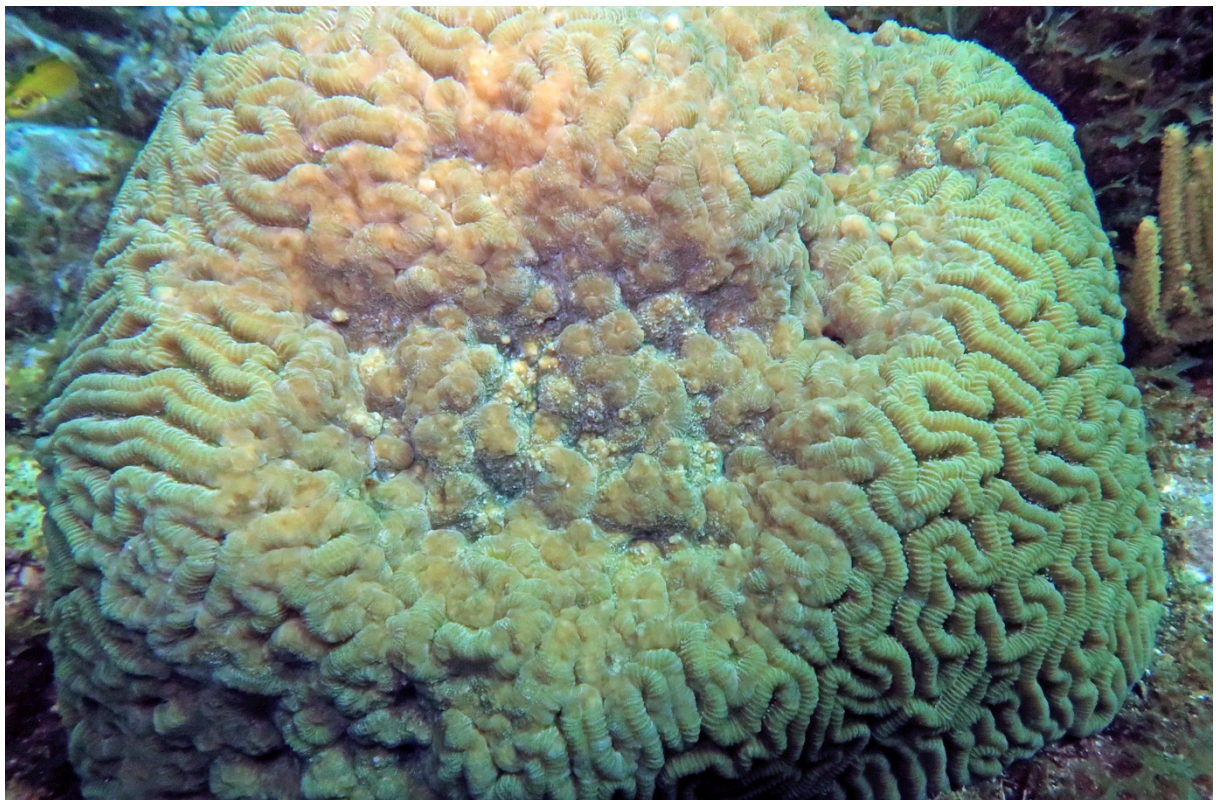
Références : Squires (1965), Bak (1983), Peters *et al.* (1986)



Tumeur hyperplasique chez *Dichocoenia stokesi*.



Tumeur hyperplasique chez *Colpophyllia natans*.



Tumeur néoplasique chez *Diploria labyrinthiformis*.



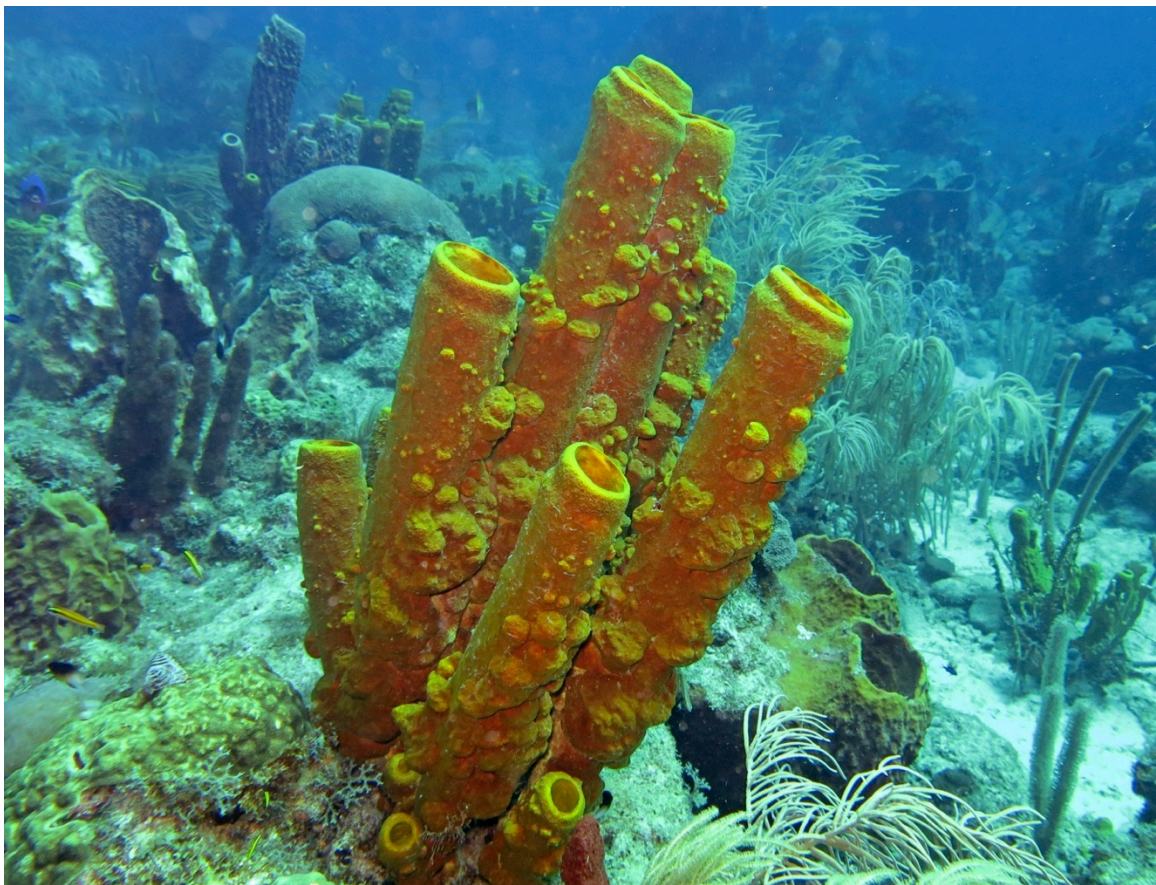
Tumeur hyperplasique chez *Porites astreoides*.



Tumeur hyperplasique chez *Porites astreoides*. Certaines finissent par se nécroser.



Tumeurs néoplasiques chez la gorgone *Gorgonia ventalina*.



Tumeurs néoplasiques chez l'éponge *Aplysina fistularis*.

• Red band disease (maladie de la bande rouge) (type 1 et 2)

Identification visuelle : cette maladie, découverte en 1983 à Belize, a tout d'abord été décrite comme affectant la gorgone *Gorgonia ventalina*. Elle a ensuite également été observée sur des coraux. Deux formes de la maladie ont été distinguées (types I et II). La forme de type I se manifeste par une bande de quelques millimètres de large, d'aspect feutré et filamenteux et de couleur rougeâtre, qui se propage à la surface des coraux ou des gorgones de quelques millimètres par jour, en tuant les tissus coralliens et laissant derrière elle une zone de squelette dénudé. La forme de type II se présente comme un réseau irrégulier de filaments qui s'étend en forme de toile d'araignée à la surface des coraux en détruisant les tissus sous-jacents. La nuit, les bandes (type I) ou les réseaux (type II) se contractent, pour se redéployer et reprendre leur propagation au lever du jour.

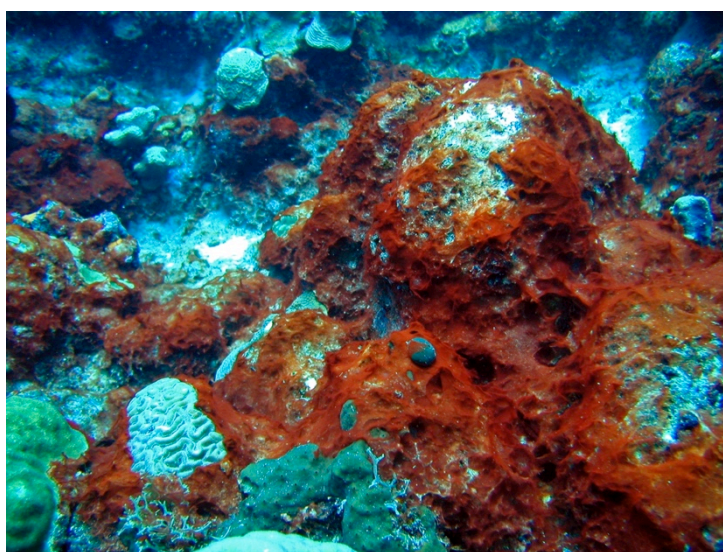
Cause(s) : un consortium d'organismes dominé par des Cyanobactéries du groupe des Oscillatoriales (dont *Schizothrix mexicana* et *S. calcicola* et des espèces du genre *Gloeotricha*, *Gloeocapsa* et *spirulina*), une bactérie sulfato-oxydante appartenant au genre *Beggiatoa*, ainsi qu'un ver Nématode du genre *Araeolaimus* y ont également été associés.

Espèces affectées : La forme de type I affecte des coraux des genres *Stephanocoenia*, *Agaricia*, *Colpophyllia*, *Mycetophyllia* et des gorgones. Celle de type II touche principalement les espèces suivantes : *Porites astreoides*, *Siderastrea siderea*, *Orbicella Annularis*, *O. faveolata*, *O. franksi* et *Montastrea cavernosa*.

Distribution géographique : d'abord observée sur une gorgone de Belize en 1983, la maladie, sous ses deux formes, est maintenant connue de l'ensemble de la Caraïbe.

Impact : Cette maladie, sous ses deux formes, reconnues peut tuer en quelques jours ses hôtes, coraux ou gorgones. Elle présente un caractère saisonnier marqué et sa prévalence augmente en saison humide dans des eaux chaudes et confinées qui favorisent la croissance des Cyanobactéries.

Références : Richardson (1992), Goreau *et al.* (1998)



Propagation de la maladie de la « bande rouge » de type II sur des colonies coralliennes.

• Maladies des gorgones (Gorgonian infections)

- Aspergillose (aspergillosis) :

Identification visuelle : La maladie se manifeste par des taches de formes irrégulières qui se développent sur les gorgones et détruisent les tissus vivants, mais également leur squelette corné, ne laissant plus que les principales nervures du squelette, une fois la gorgone morte. Chez les espèces du genre *Gorgonia*, la bordure des taches, correspondant au front de l'infection est souvent colorée en violet. La vitesse de propagation de la maladie est de quelques millimètres par mois.

Cause(s) : Le champignon *Aspergillus sydowii* est considéré comme étant l'agent infectieux principal, mais d'autres espèces du même genre peuvent être impliquées. Ce champignon vit dans les sols et son entrée dans le milieu marin caraïbe peut se faire par le lessivage des terres pendant la saison des pluies, mais également par les poussières aérosols apportées par les vents alizés en provenance du continent africain. Ce champignon ne se reproduit pas en milieu marin. Les Mollusques *Cyphoma* (« monnaies caraïbes ») associés, qui sont les prédateurs naturels des gorgones, sont soupçonnés d'être le vecteur de transmission de la maladie d'une gorgone à l'autre en tant que porteur sain. Il a également été démontré que des éponges pouvaient servir de réservoir à ce champignon.

Espèces affectées : 10 espèces de gorgones appartenant aux genres *Briarum*, *Gorgonia*, *Plexaura*, *Plexaurella*, *Pseudopterogorgia*.

Distribution géographique : L'aspergillose touche l'ensemble des gorgones de la Caraïbe.

Impact : Le champignon est saprophyte et sécrète divers alcaloïdes toxiques. L'aspergillose est responsable de plusieurs épizooties dans la Caraïbe, notamment dans les années 90, qui ont décimé les gorgones du genre *Gorgonia*. Actuellement, sa prévalence sur les *Gorgonia* des Antilles françaises est très importante.

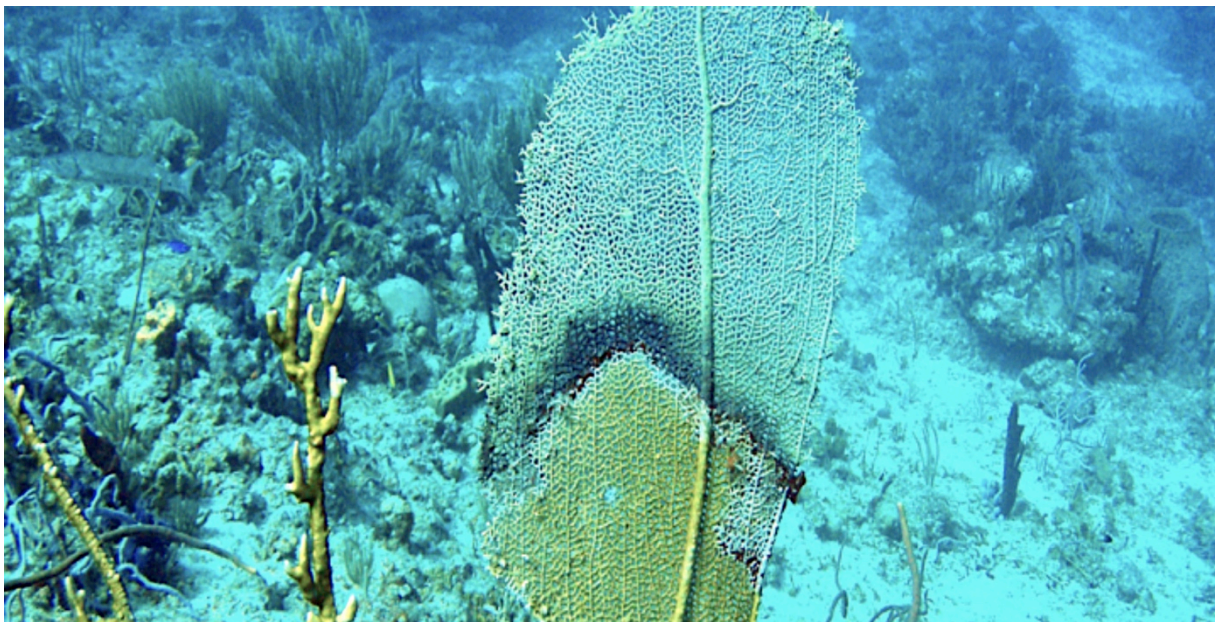


Aspergillose chez *Gorgonia ventalina*.



Aspergillose au stade terminal, chez *Gorgonia ventalina*.

- **Black band disease** : la maladie de la bande noire affecte également les gorgones sous sa forme de type I (cf. description ci-dessus). Elle débute, en général, à la base des colonies et se propage vers le haut jusqu'à la destruction totale de celles-ci. Elle a été observée sur 6 espèces de gorgones.

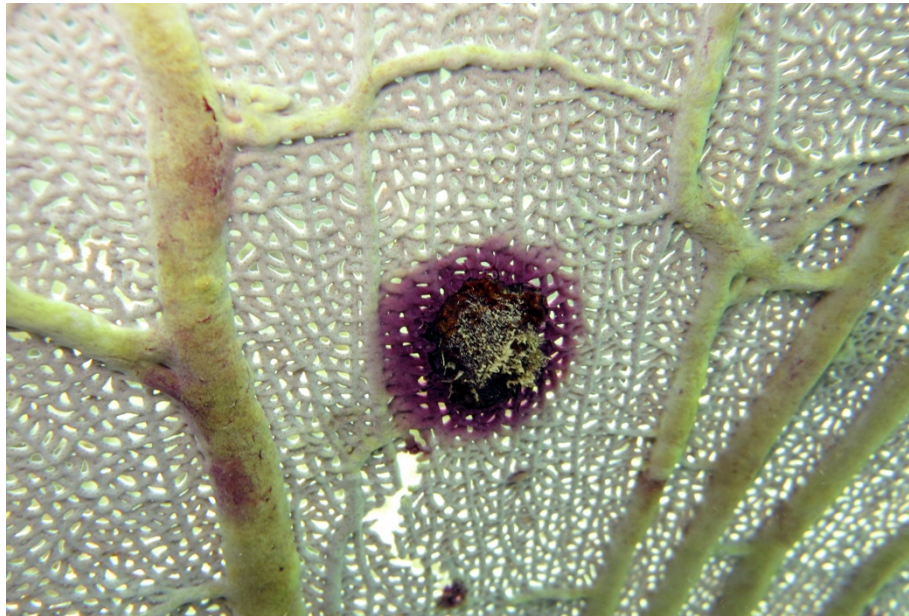


Maladie de la bande noire chez *Gorgonia ventalina*.

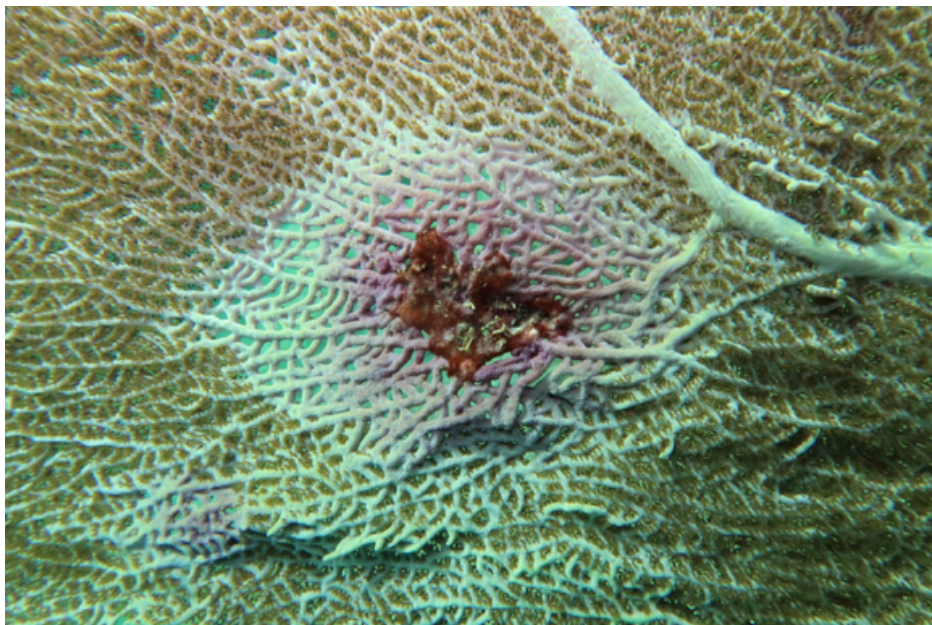
- **Red band disease** : la maladie de la bande rouge affecte également les gorgones sous sa forme de type I ou II (cf. description ci-dessus). Cette maladie a été observée sur 13 espèces de gorgones (genres : *Gorgonia*, *Plexaurella*)

- **Tumeurs** : des tumeurs, généralement, hyperplasiques peuvent également apparaître sur les gorgones sous forme de nodules arrondis ou allongés.

- **Références** : Nagelkerken *et al.* (1977a,b), Garzon-Ferreira et Zea (1992), Smith *et al.* (1996), Smith (1998), Rypien (2008), Gil *et al.*, (2009), Weir *et al.* (2009)



Maladie de la bande rouge, type I, chez *Gorgonia ventalina*



Maladie de la bande rouge, type II, chez *Gorgonia ventalina*.

• Maladies des éponges

Bien que connues historiquement par des épizooties ayant détruit les stocks d'éponges commerciales exploitées en Floride et à Cuba à la fin du XIX^{ème} siècle et dans la première moitié du XX^{ème}, les maladies affectant les éponges de la région caraïbe sont beaucoup moins bien documentées que celles touchant les coraux et les gorgones. Cela provient probablement en partie du fait que, pendant et après une infestation, les coraux et les gorgones laissent en place leurs squelettes en tant que témoins persistants du phénomène. Les Éponges du groupe des Démosponges qui dominent les récifs de la Caraïbe n'en possèdent pas et la destruction de leurs tissus laisse peu de traces observables. Toutefois, un certain nombre de maladies ont été décrites. L'essentiel des observations portent sur l'éponge « baril » *Xestospongia muta*, mais d'autres espèces sont également concernées : *Amphimedon compressa*, *Aplysina cauliformis*, *A. fulva*, *Geodia neptuni*, *Ircinia strobilina*, *Verongula gigantea*, *Callyspongia plicifera*, *Iotrochota birotulata*... Des maladies touchant les éponges ont été décrites dans l'ensemble de la Caraïbe.

- **Blanchissement (« sponge bleaching »)** : un phénomène de blanchissement peut être observé chez *Xestospongia muta*. Celui-ci, lorsqu'il est partiel, peut être réversible. Ce cas apparaît surtout lié à des périodes d'eaux anormalement chaudes pendant la saison humide et pourrait, de façon similaire au blanchissement corallien, être dû à des pertes d'algues ou de Cyanobactéries abritées dans les tissus de l'éponge.

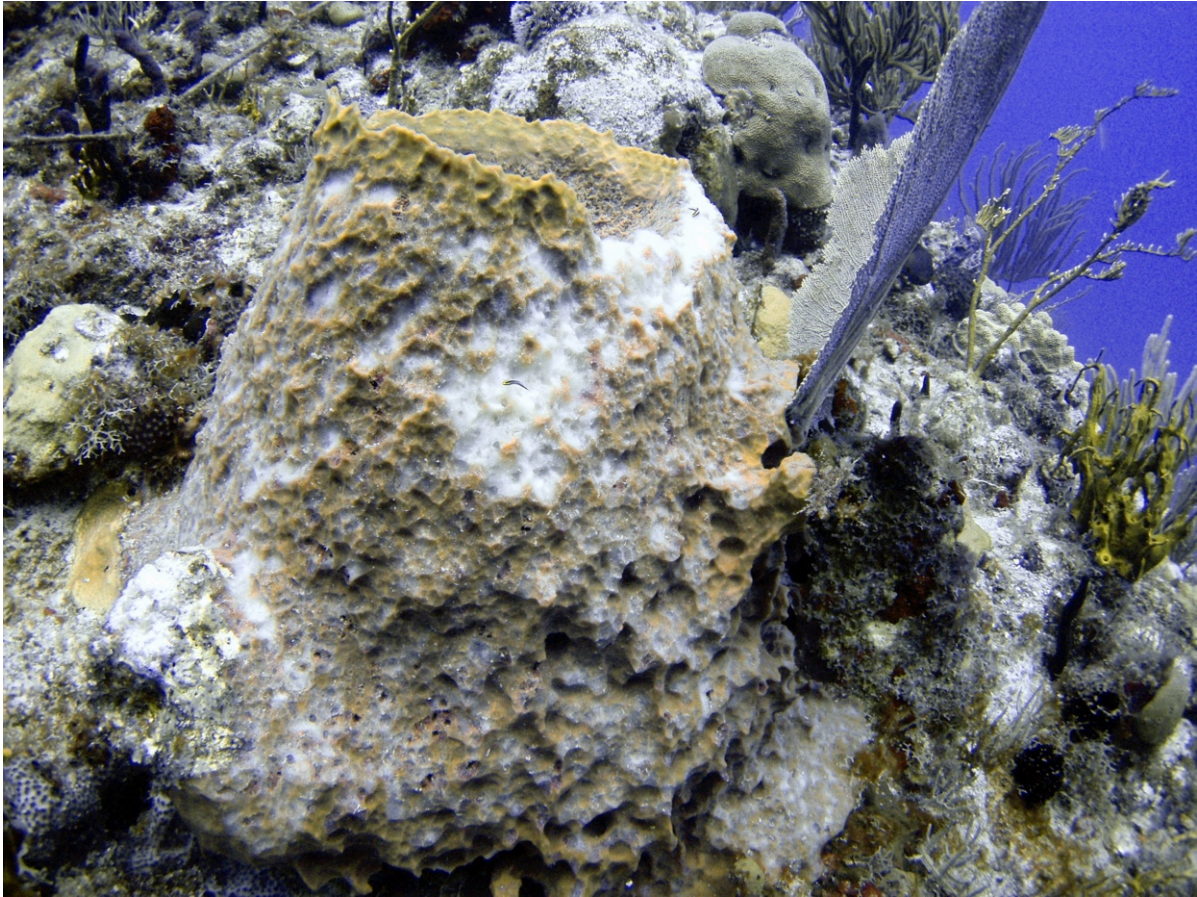
Dans d'autres cas, une bande de tissus décolorés se propage à la surface de l'éponge. Le blanchissement de l'éponge devient rapidement total et se termine par la désagrégation de l'animal mort. Ce phénomène a conduit à des mortalités massives de populations de *Xestospongia muta* dans certaines régions de la Caraïbe. Une protéine de stress, absente dans le cas du blanchissement saisonnier réversible, a été mise en évidence chez les éponges frappées par cette maladie. Un phénomène similaire a été décrit chez *Amphimedon compressa* en tant que « white patch disease » (maladie de la tache blanche).

Parfois, des taches blanches se forment à l'intérieur de l'oscul de l'éponge, se propagent aux tissus extérieurs et se transforment en granules blancs. L'extension du phénomène conduit également à la mort de l'éponge.

- **Maladie de la bande orange (« Orange band disease »)** : Cette maladie est caractérisée par l'apparition d'une bande de couleur orange, qui se propage à la surface de l'éponge, délimitant les tissus sains des tissus morts. La maladie détruit la couche cellulaire externe de l'éponge (pinacoderme) et entraîne la disparition des Cyanobactéries symbiotiques responsables de la couleur brune de l'animal (genres : *Synechococcus*, *Prochlorococcus*) et leur remplacement par d'autres genres de Cyanobactéries (*Limnothrix*, *Plectonema*, *Leptolyngbya*). Toutefois, l'agent causal de cette maladie n'est pas encore clairement identifié.

- **« Red Band Syndrome » (syndrome de la bande rouge)** : Olson *et al.* (2006) ont décrit une nouvelle maladie touchant l'éponge *Aplysina cauliformis* sous ce nom. Il pourrait s'agir d'une extension de la maladie de la bande rouge, qui affecte les coraux, les gorgones et les éponges.

- **Références** : Galtsoff *et al.* (1942), Storr (1964), Webster *et al.* (2002), Cowart *et al.* (2006), Olson *et al.* (2006), Gochfeld *et al.* (2007), Webster (2007), Angermeyer *et al.* (2011, 2012)



Maladie du blanchissement chez l'éponge *Xestospongia muta*.



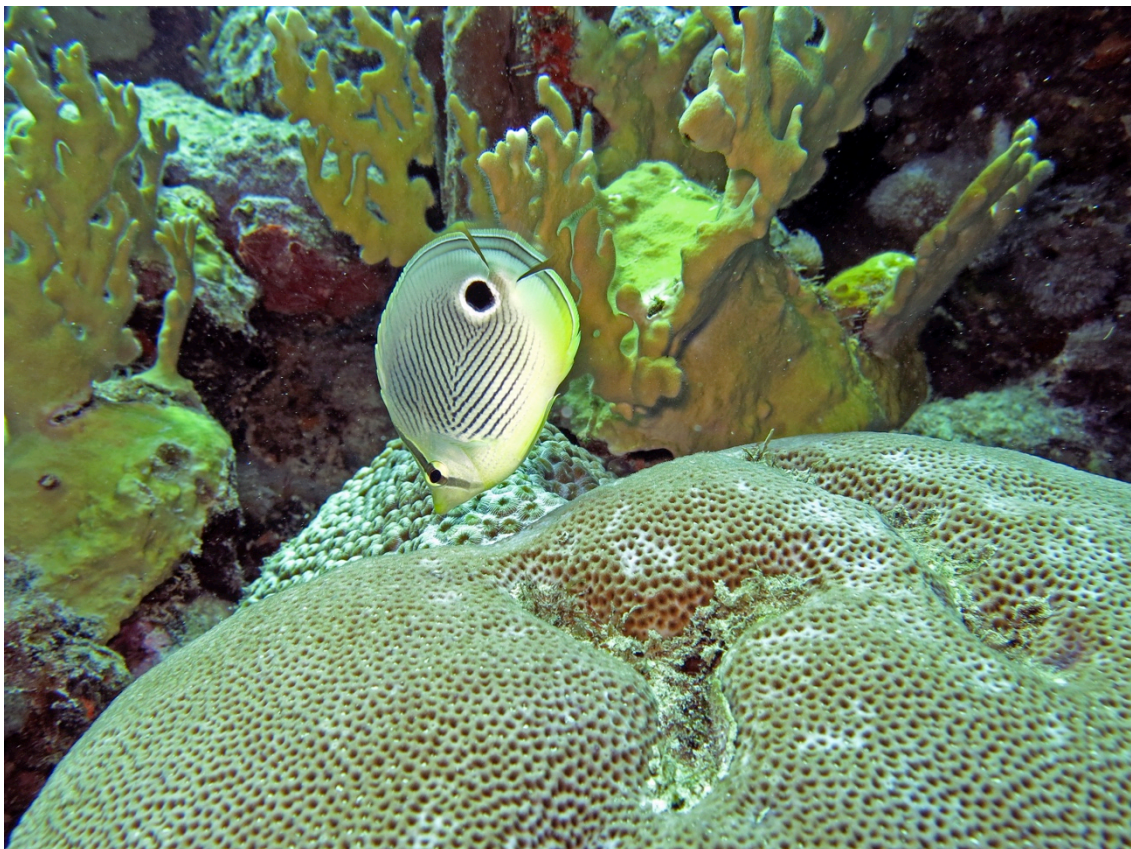
Autre aspect de la maladie du blanchissement chez l'éponge *Xestospongia muta*.

III - LES PREDATIONS

Les coraux subissent l'attaque de deux types de prédateurs : 1) des prédateurs permanents, dont l'action est connue depuis longtemps ; 2) des prédateurs occasionnels, souvent opportunistes, dont l'impact sur les coraux a pris récemment de l'importance.

• Les Chaetodontidae

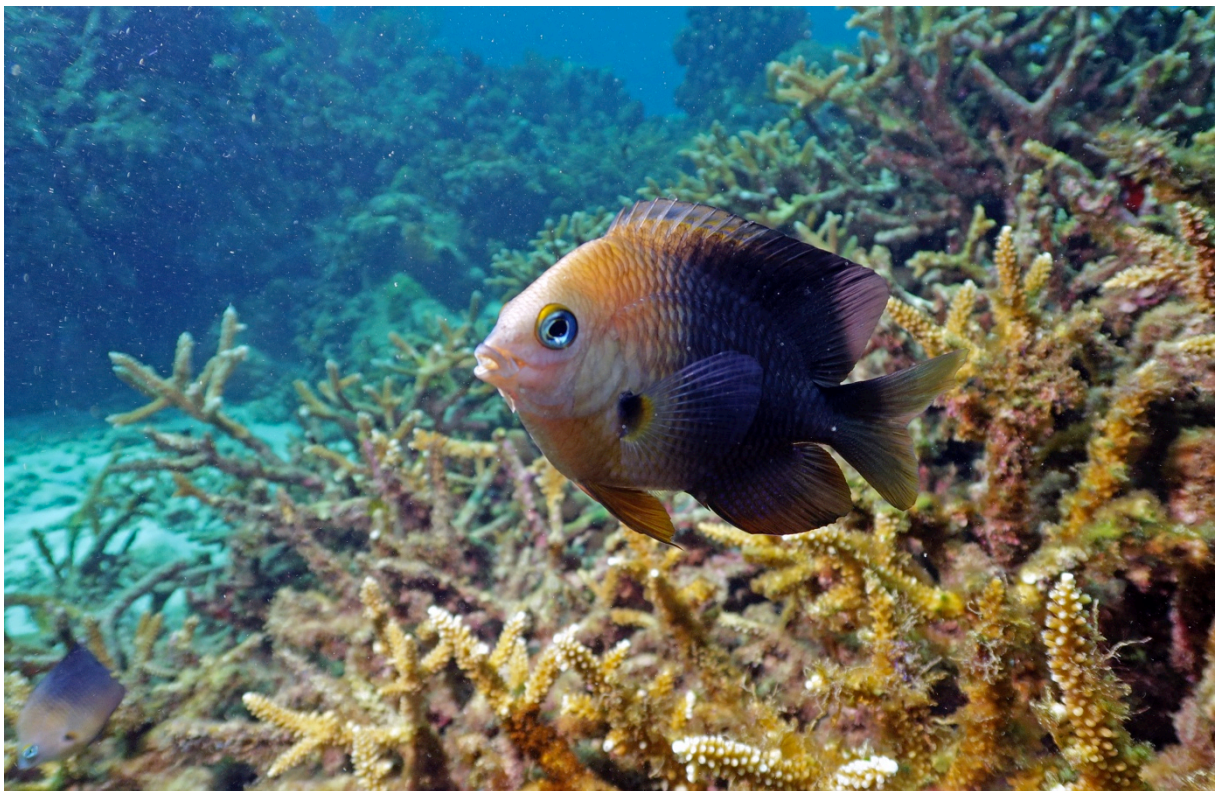
Les chaetodons, ou « poissons-papillons » sont présents sur tous les récifs du monde et sont intimement associés aux coraux. Leurs régimes alimentaires sont plus ou moins spécialisés dans la consommation des polypes de coraux. Dans la région caraïbe, il en existe cinq espèces (*Chaetodon capistratus*, *C. Striatus*, *C. aculeatus*, *C. ocellatus* et *C. sedentarius*). Comparés aux espèces de la région Indopacifique, ils sont moins abondants sur les récifs caraïbes et, surtout, leur régime alimentaire est moins spécialisé sur les polypes de coraux. Il est imaginable que leur impact sur les coraux augmente avec la raréfaction de ces derniers, mais on observe plutôt une diminution de l'abondance des chaetodons concomitante à celle des coraux sur les récifs. Il ne semble pas, actuellement, que ces poissons puissent avoir un impact notable sur les communautés coralliennes, dans la Caraïbe.



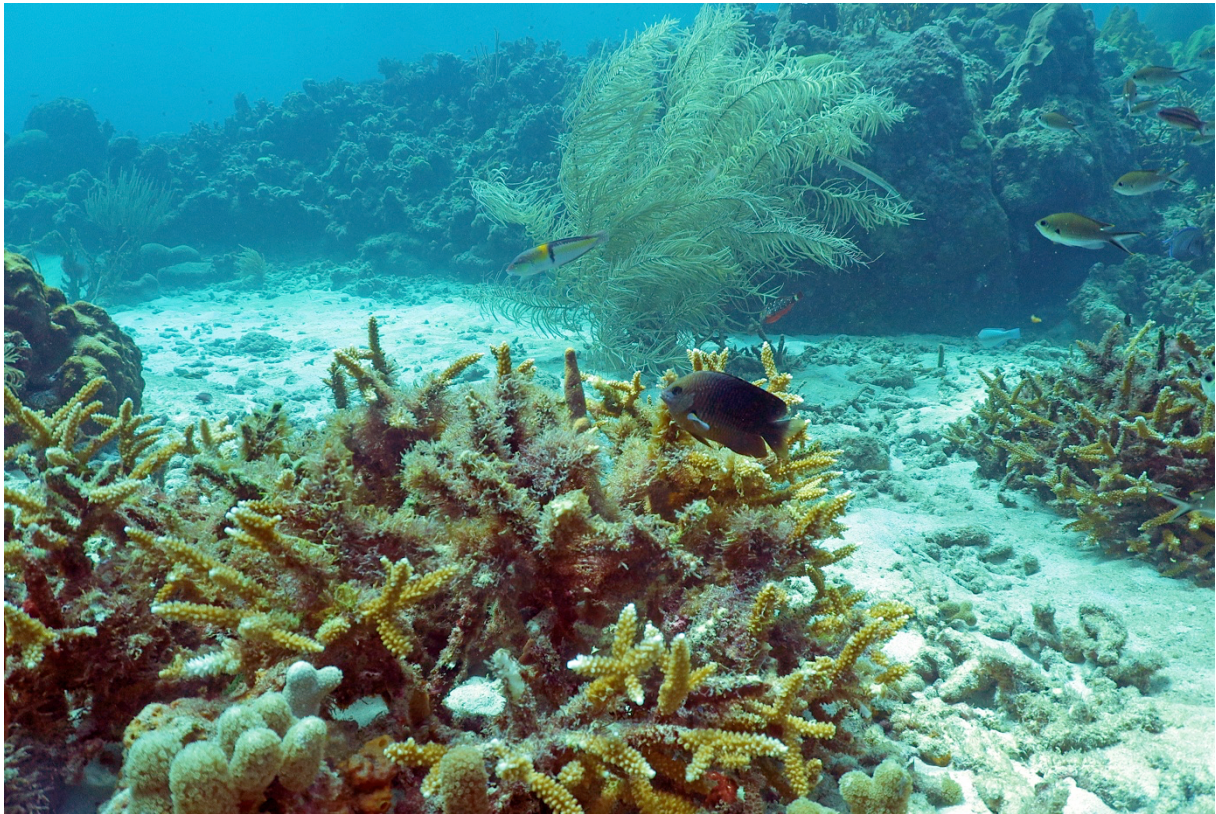
Chaetodon capistratus se nourrit (en partie) de polypes de coraux (ici, *Siderastrea siderea*).

• Les Pomacentridae

Dans la Caraïbe, des poissons appartenant à la famille des Pomacentridae et au genre *Stegastes* s'attaquent aux coraux vivants (*Stegastes planifrons*, *S. partitus*...). Ils sont également appelés « poissons jardiniers ». Ils s'installent sur une colonie corallienne dont ils arrachent les polypes pour favoriser le développement, à leur place, d'algues qui vont constituer l'essentiel de leur nourriture. Par ailleurs, ils défendent activement leur territoire contre les autres poissons herbivores. Ce comportement conduit à la destruction progressive de la colonie corallienne. Cette éthologie alimentaire est connue depuis le début des études sur l'écologie des poissons de récifs. Autrefois, ces poissons étaient essentiellement associés à l'espèce de corail branchu *Acropora cervicornis*, alors très abondante dans les récifs de la région caraïbe. Aujourd'hui, ce corail s'est raréfié et est considéré par l'UICN comme une espèce en danger de disparition. Les quelques colonies d'acropores qui arrivent à s'installer actuellement sur les récifs sont rapidement colonisées par des *Stegastes* et leur perspective de survie est limitée. Par ailleurs, le fait que l'abondance des acropores est de plus en plus réduite, les *Stegastes* s'attaquent de plus en plus à d'autres espèces de coraux et, tout particulièrement, à celles appartenant au genre *Orbicella*, espèces qui constituent les principaux coraux bioconstructeurs des récifs actuels. Il est difficile de savoir actuellement si l'impact croissant de ces poissons sur les coraux est dû à : 1) une diminution du nombre des coraux ciblés par les *Stegastes* pour des populations stables de ces poissons ; 2) une diminution de l'abondance des coraux ciblés, associée à une augmentation des populations de *Stegastes*. Une telle augmentation de ces populations dans certaines zones pourrait être due à une raréfaction de leurs prédateurs (Serranidae, Lutjanidae, Muraenidae...).



Le Pomacentridae *Stegastes planifrons*, responsable de la dégradation et de la mort de nombreux coraux.



Massif d'*Acropora cervicornis* pratiquement détruit par *Stegastes planifrons*.



Colonies d'*Orbicella faveolata* attaquée par *Stegastes planifrons*. Au premier plan : les morsures du poisson détruisent les polypes pour provoquer le développement d'algues. En arrière plan, le corail est mort et envahi par les algues.

• Les Scaridae

Les scaridae ou « poissons-perroquets » constituent avec les Acanthuridae les principaux poissons herbivores des récifs coralliens. Avec leurs dents soudées en forme de bec, ils grattent le « gazon algal » qui recouvre les rochers et coraux morts. Leur bec arrache également du calcaire aux coraux morts et ces poissons participent ainsi à la bioérosion des récifs coralliens, produisant ainsi plusieurs tonnes de sédiments par hectare de récif et par an. Normalement, ces poissons ne s'attaquent que de façon exceptionnelle aux coraux vivants. Or, depuis quelques années, on rencontre de plus en plus de marques de becs de poissons-perroquets sur les coraux vivants qui correspondent, à la fois, à un arrachement de la chair et d'une partie, plus ou moins épaisse et profonde, du squelette sous-jacent. Certaines colonies coralliennes sont ainsi totalement détruites. Ce phénomène, de plus en plus fréquent, est difficile à expliquer. Notre théorie est que les poissons-perroquets ont de plus en plus de difficulté à trouver leur nourriture préférentielle, constituée par le « gazon algal ». Ce dernier régresse sur les récifs actuels au profit des macroalgues, de moindre qualité nutritive, dont la prolifération est favorisée par l'eutrophisation des eaux côtières. Face à la régression de leur source de nourriture principale, les poissons-perroquets reporteraient une partie de leur effort de prédation sur les coraux vivants dont les tissus contiennent de 40 à 60 % en biomasse d'algues symbiotiques (appelées zooxanthelles). Ce déport récent de l'alimentation des poissons-perroquets vers les coraux vivants constitue un danger important à la survie de ces derniers.



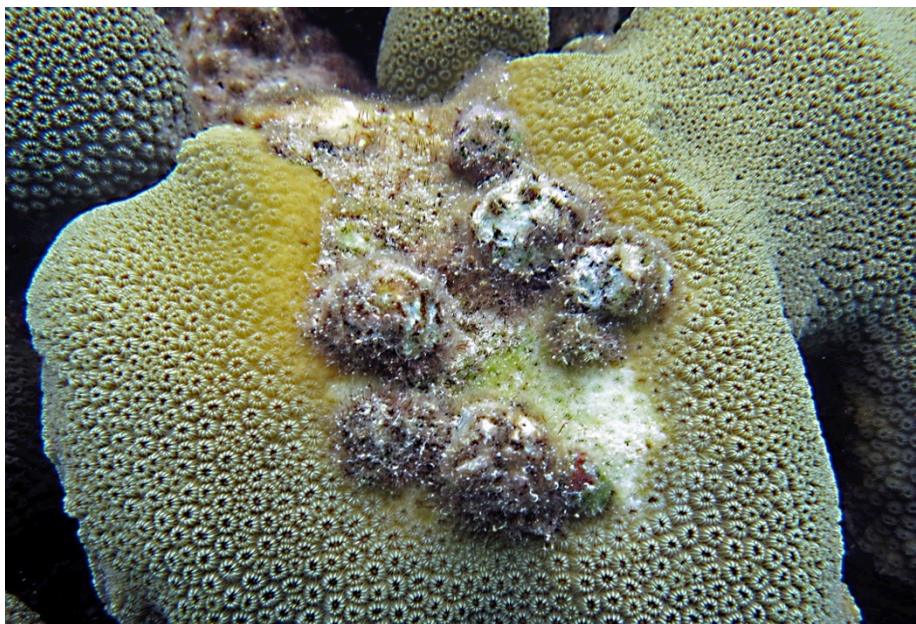
Le poisson perroquet *Sparisoma viride*, prédateur de coraux, en livrée femelle.

• Les Corallophyllidae

Les Corallophyllidae sont des Mollusques Gastéropodes, essentiellement représentés dans les Antilles par l'espèce *Corallophyllia abbreviata*. Ce gastéropode carnivore est spécialisé dans la consommation des polypes et des tissus coralliens. Il arrive qu'ils soient présents par dizaine d'individus sur une colonie corallienne sur laquelle leur prédation génère rapidement des nécroses tissulaires de grande taille. Ces proliférations, dont les conséquences sont souvent létales pour le corail sont difficiles à expliquer. Il est possible d'invoquer la régression dans leur habitat de leurs prédateurs sur lesquels on ne possède pas de connaissances (poissons Diodontidae).



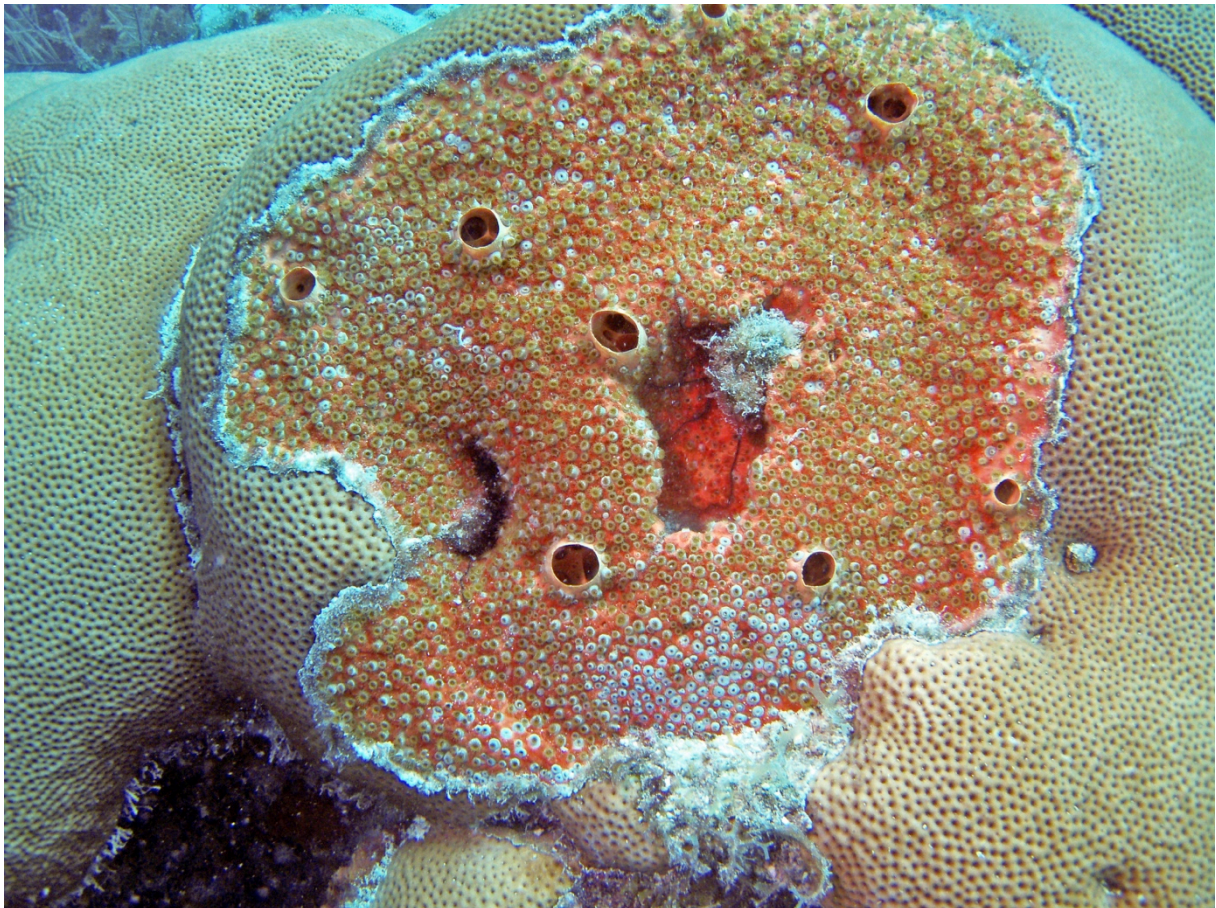
Prédation de *Corallophyllia abbreviata* sur les tissus de *Acropora cervicornis*.



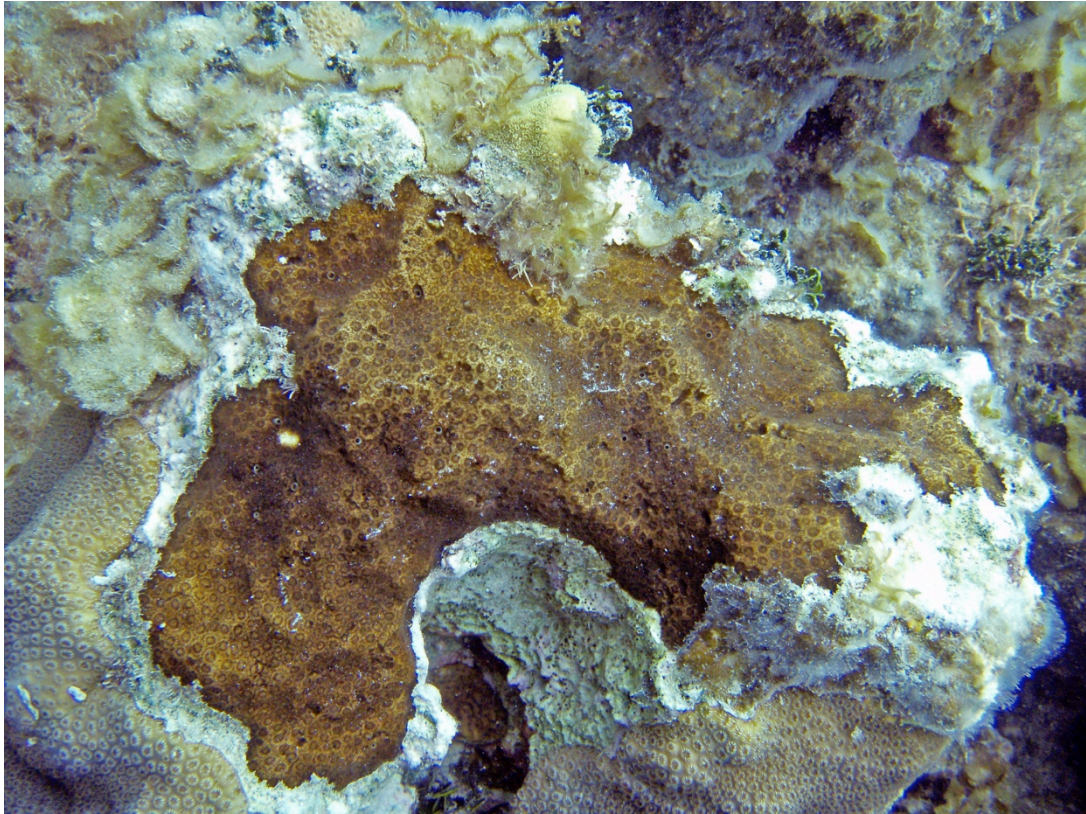
Groupe de *Corallophyllia abbreviata* s'attaquant aux tissus de *Orbicella annularis*.

• Les Éponges

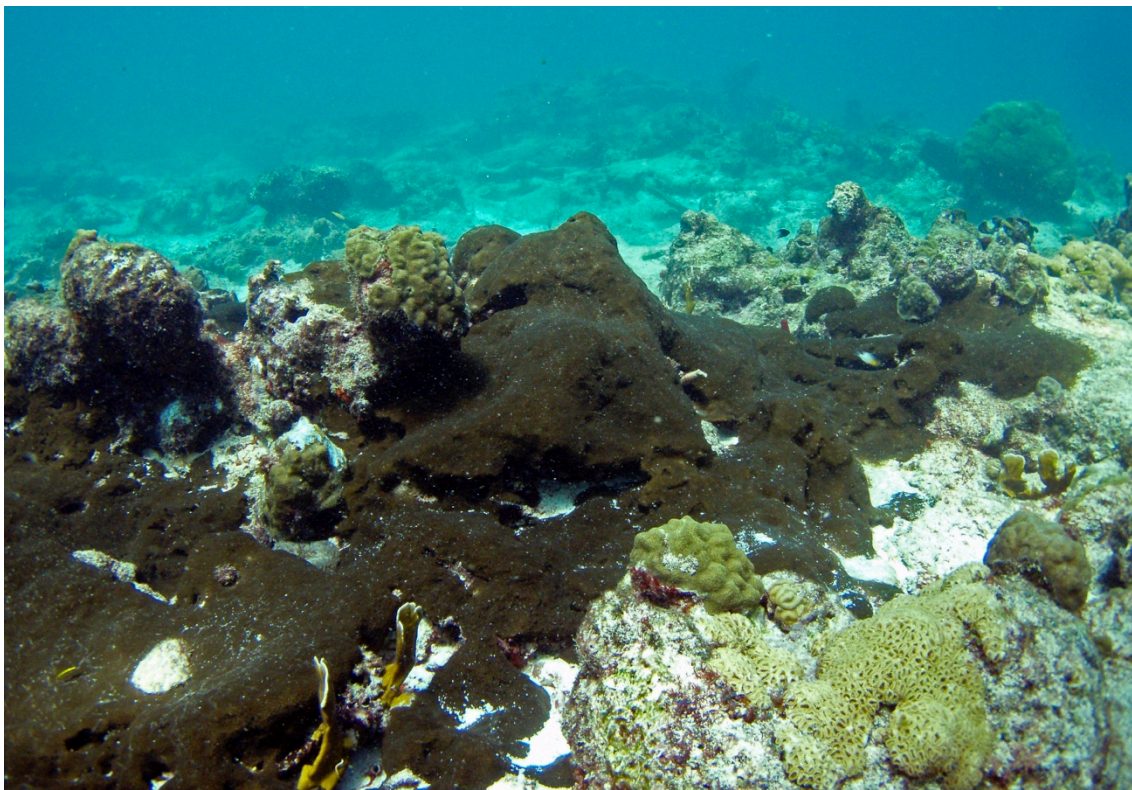
Le squelette des coraux a toujours constitué un substrat en trois dimensions pour de nombreuses espèces d'Invertébrés « foreurs » et tout particulièrement par des éponges. Ces animaux participent, par la destruction du squelette des coraux, à la bioérosion des récifs. Les Éponges se nourrissent par filtration de la matière organique en suspension dans l'eau environnante. En cas de pollution côtière, certaines de ces espèces, parasites de coraux, voient leur croissance stimulée, ce qui se traduit par un impact plus important sur les coraux. Parmi ces éponges les cliones (*Cliona caribbaea*, *Cliona delitrix*) jouent un rôle prédominant. Elles s'attaquent à la fois aux coraux vivants et aux coraux morts. Leur prolifération est un indicateur de la pollution par la matière organique. Parmi les organismes bioérodeurs, elles ont une action prépondérante. D'autres espèces d'éponges foreuses, telles que *Mycale laevis*, *Scopalina ruetzleri*, *Myrmekioderma rea*, *Syphonodactyon brevitubulatum* et *S. xamaycaense*, ont un impact moins important que les cliones sur les coraux.



L'espèce d'éponge perforante *Cliona delitrix* ronge le squelette de ce corail *Siderastrea siderea* par l'intérieur.



Une autre espèce d'éponge perforante, *Cliona caribbaea*, qui détruit le squelette de ce corail *orbicella faveolata*.



Cliona caribbaea s'attaque également aux coraux morts. Elle constitue ainsi un agent important de la bioérosion des récifs caraïbes.

• Les vers

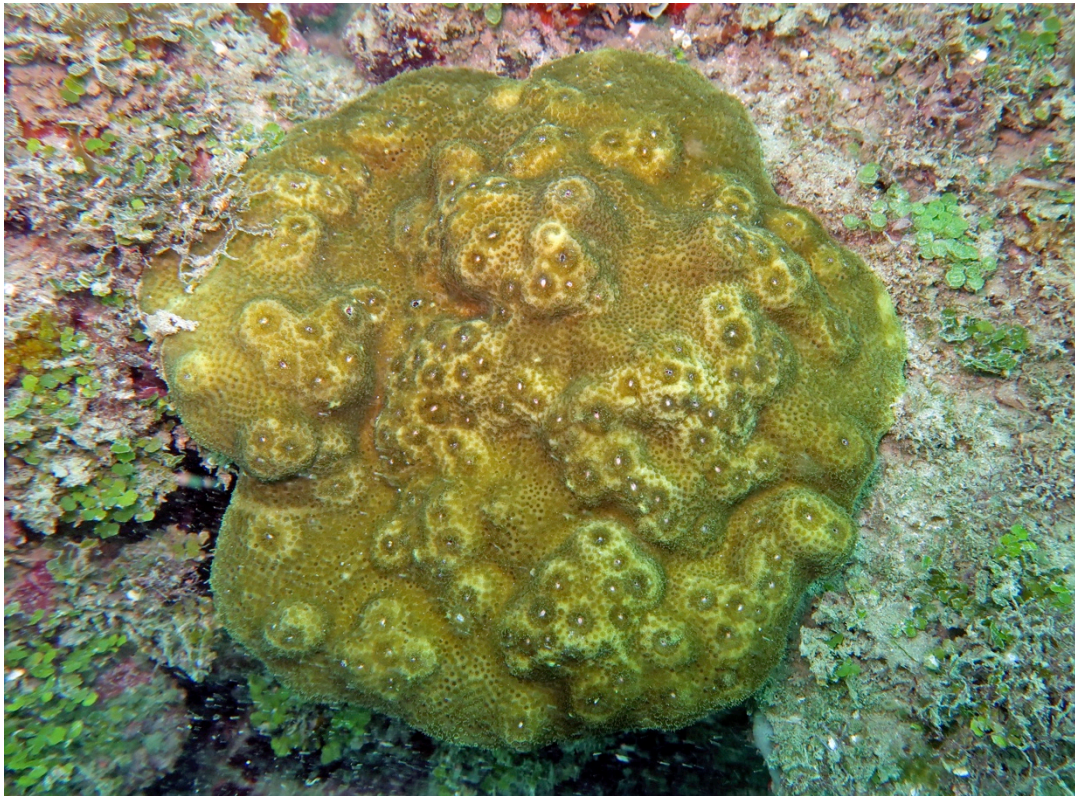
Le ver Annélide *Hermodice carunculata*, encore appelé « ver de feu » est un animal carnivore opportuniste capable de s'attaquer aux tissus vivants des coraux. D'une manière inexplicable, ces vers sont rarement présents sur des coraux en bon état de santé, mais plutôt sur des coraux frappés par des maladies ou des nécroses tissulaires. On peut alors les observer en train de se nourrir des tissus coralliens situés en bordure des zones malades ou des nécroses.



Le « ver de feu » *Hermodice carunculata* broutant les polypes d'un corail malade (*Orbicella annularis*).

• Les Crustacés parasites (Cirripèdes)

Depuis quelques années ont assisté à l'invasion de coraux du genre *Porites* (*P. astreoides*, *P. porites*, *P. furcata*) par des Crustacés Cirripèdes qui les parasitent en s'installant sous leurs tissus. Leur prolifération déforment les colonies et finit par les tuer. Le Cirripède parasite semble être *Ceratoconcha domingensis* qui est une espèce Caraïbe. Son aspect invasif récent pourrait être lié à une augmentation de la matière organique dans les eaux côtières qui profiterait à cette espèce filtreuse.



Colonie de *Porites astreoides* envahie par des balanes parasites. Seule l'orifice de la balane apparaît à la surface du corail.



Colonie de *Porites porites* complètement déformé par le parasitisme des balanes (à gauche) et colonie saine de la même espèce (à droite).

• Les prédateurs des gorgones

Les Mollusques Gastéropodes appartenant au genre *Cyphoma* (*C. gibbosum*, *C. signatum* et *C. mcgintyi*), encore appelés « monnaies caraïbes » sont des organismes carnivores strictement inféodés aux gorgones et spécialisés dans la consommation des polypes et des tissus externes de ces dernières. Sur un récif en bon état de santé où les gorgones sont abondantes, les *Cyphoma* sont solitaires ou par couple sur une gorgone dont elles ne consomment que quelques centimètres carrés de tissus avant de changer de proie. Cela permet aux gorgones de régénérer leurs tissus entre deux attaques. Lorsque les gorgones se raréfient, les *Cyphoma* se regroupent sur les dernières restantes, parfois à plus d'une dizaine et les détruisent entièrement. Des explosions de populations de *Cyphoma*, d'origine inconnue, conduisant à une destruction quasi totale des gorgones, ont également été signalées dans la Caraïbe.



Plusieurs *Cyphoma gibbosum* broutant les tissus d'une *Gorgonia ventalina*.



Un autre Gastéropode prédateur de gorgone : *Cyphoma signatum*.

D'autres prédateurs apparaissent de façon plus ou moins opportuniste sur les gorgones :

- le Mollusque Gastéropode *Corallophyllia abbreviata*, normalement prédateur de coraux, peut occasionnellement être observé en train de brouter des polypes de gorgones ;

- le ver Annélide *Hermodice carunculata* (« ver de feu ») peut également consommer des polypes de gorgones.



Hermodice carunculata broutant les polypes d'une gorgone.

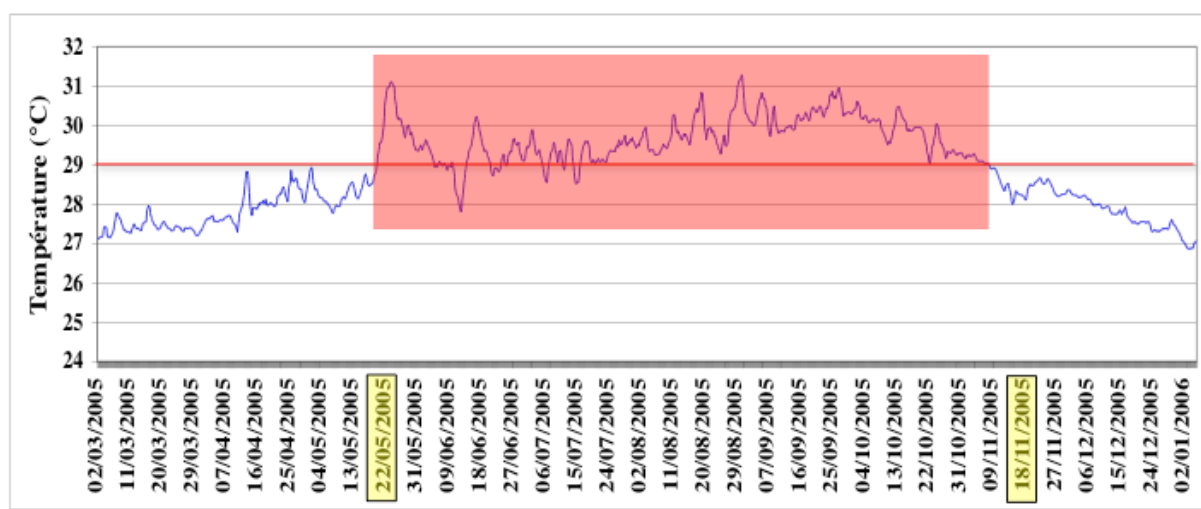
IV – LES ALTERATIONS DE LA QUALITE DU MILIEU

- **L'augmentation de la température des océans (le « blanchissement » des coraux et le changement climatique global)**

Dans la Caraïbe, les coraux qui vivent sur les récifs tolèrent une valeur maximale de température de l'eau de mer de l'ordre de 29°C. Ce phénomène est probablement dû au fait que les coraux constructeurs de récifs sont des espèces d'origine tempérée adaptées au milieu tropical. Toute élévation de longue durée de la température au-delà de cette limite entraîne un stress de ces organismes qui se traduit par un phénomène de « blanchissement » dont la gravité des conséquences est liée à l'importance de l'élévation de température ainsi qu'à la durée du phénomène. Le problème du « blanchissement » des coraux est lié aux contraintes issues de leur symbiose avec des algues unicellulaires (les zooxanthelles) qui vivent à l'intérieur des cellules de leur cavité gastro-vasculaire (en fait : « l'estomac des coraux »). Ces algues, par photosynthèse, élaborent des sucres qui sont transmis au polype qui les abrite et qui constituent l'essentiel de leurs ressources énergétiques. Ces algues excrètent également à l'intérieur des cellules coralliennes de l'oxygène qui constitue un « déchet » du processus de photosynthèse. Un des problèmes liés à la symbiose pour les coraux est de gérer cet apport d'oxygène qui est toxique pour les cellules sous forme de « radicaux libres ». Or, les élévations anormales de la température océanique sont liées à une augmentation de l'éclairement solaire. Sous l'action concomitante de ces deux facteurs, le processus de photosynthèse au niveau des coraux a tendance à s'emballer et les cellules coralliennes sont envahies par un excès de radicaux libres qu'ils n'arrivent plus à réguler. Pour faire face à cette situation critique, les coraux vont briser la symbiose et expulser massivement leurs zooxanthelles. Les zooxanthelles sont colorées par divers pigments et leur expulsion hors des coraux rend alors visible leur squelette calcaire qui est de couleur blanche. Cet épiphénomène est à l'origine du nom de « blanchissement » donné à ce phénomène. Les coraux qui ont expulsé leurs algues symbiotiques sont capables de survivre un certain temps sans elles. Les zooxanthelles expulsées nagent en pleine eau et sont susceptibles de réinvestir les coraux lorsque la température de l'eau est retournée à la normale. Si les coraux récupèrent leurs algues symbiotiques dans un délai raisonnable et rétablissent ainsi leur symbiose, ils vont survivre au phénomène de blanchissement. Finalement, l'importance de l'excursion de la température de l'eau au-dessus de 29°C et la durée du phénomène seront directement responsables du taux de mortalité des coraux qui auront blanchi.

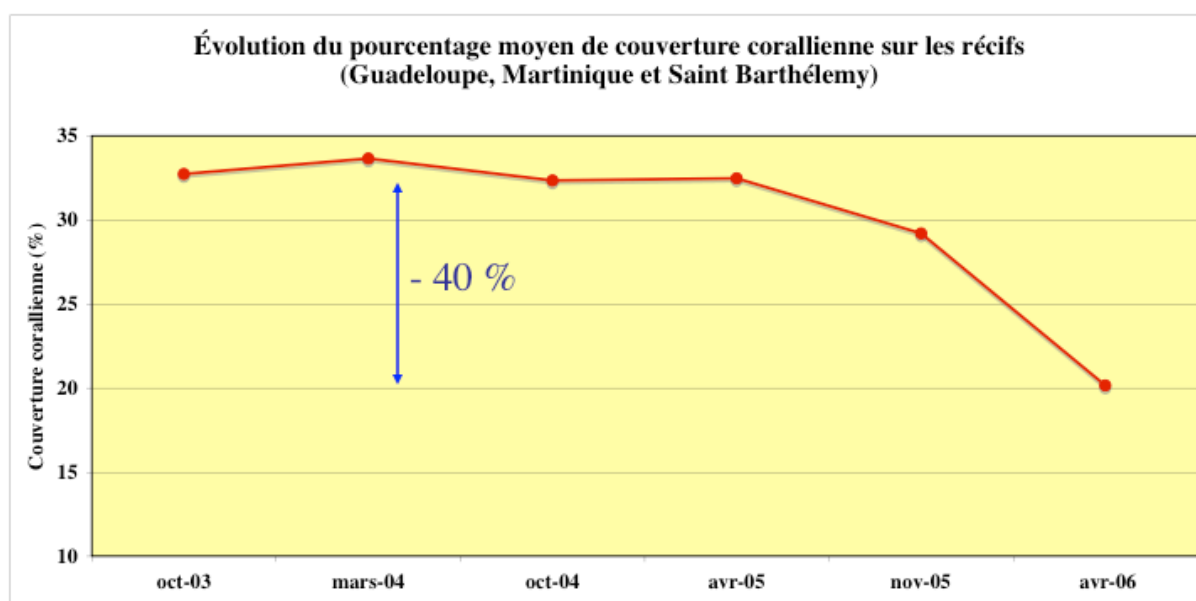
Les premiers blanchissements importants observés dans les Antilles françaises datent de 1984 et 1987, liés à des phénomènes « El Niño ». Leurs effets furent alors minimes sur les récifs. L'épisode important qui suivit a eu lieu en 1998. À cette occasion, 59 % des coraux de la Martinique et 56 % de ceux de la Guadeloupe ont été affectés. Selon les sites, la mortalité consécutive a touché 20 à 30 % des colonies blanchies (Bouchon *et al.*, 2008a). En septembre 1999, un nouveau phénomène de blanchissement a affecté près de 50 % des coraux de l'archipel de la Guadeloupe. Son évolution a été masquée par les dégâts provoqués par l'ouragan Lenny en novembre de la même année. L'épisode historique le plus important s'est manifesté au cours de l'année 2005, induisant un épisode de blanchissement des coraux d'une ampleur exceptionnelle. Cet événement a intéressé les Petites et les Grandes Antilles de façon importante et plus modérément le reste de la région caraïbe (Bouchon *et al.*, 2008a ; Wilkinson et Souter, 2008 ; Eakin *et al.*, 2010). Dans les Antilles françaises, la température de la mer a dépassé le seuil de

29°C en mai et le retour au-dessous de cette valeur n'est intervenu qu'en décembre. Au cours de cette période, la température a dépassé par moment 32°C (Fig. ci-après).



Évolution de la température de l'eau de mer en Guadeloupe au cours de l'année 2005 (Bouchon et al., 2008a).

Dans les Antilles françaises, près de 80% des coraux avaient blanchi en décembre 2015. Ils furent affectés, en 2006, par un phénomène de mortalité massive qui provoqua une diminution de 40 à 60% de la couverture corallienne selon les sites (Bouchon *et al.*, 2008) (Fig. ci-après).

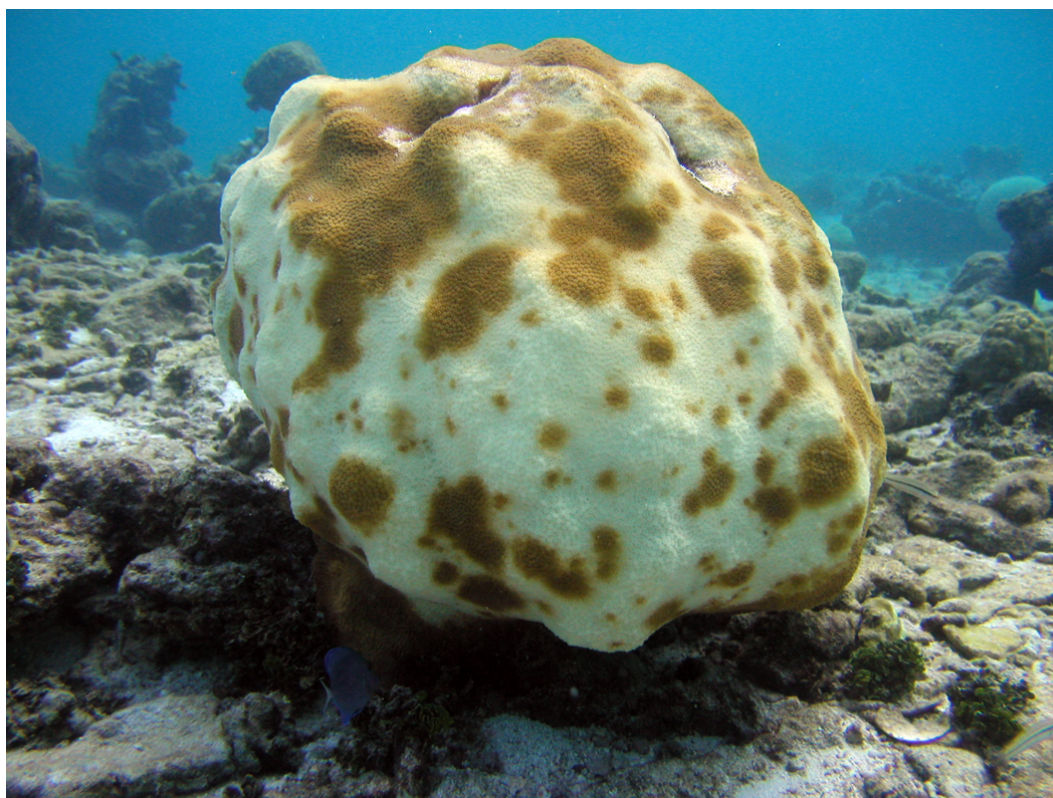


Évolution de la couverture corallienne sur les récifs coralliens suite au phénomène de blanchissement de 2005 (Bouchon *et al.*, 2008a).

Aucun phénomène majeur de blanchissement n'a touché les Antilles françaises depuis l'année 2005. Néanmoins, la répétition de tels phénomènes menace, à moyen terme, la pérennité des récifs coralliens des Antilles.



Colonies de *Pseudodiploria strigosa* et *Orbicella annularis* blanchies.



Colonie de *Orbicella faveolata* partiellement blanchie.

• L'impact des ouragans sur les coraux

Les ouragans constituent des phénomènes météorologiques majeurs qui depuis l'établissement du climat actuel à la fin de la dernière période glaciaire touchent les îles de l'Arc Antillais avec une période moyenne de retour de l'ordre d'une dizaine d'années (Lugo *et al.*, 2000). Ils sont considérés comme le principal facteur d'ordre physique contrôlant le développement des récifs coralliens. Les destructions observées sur les récifs coralliens sont liées à l'importance des houles cycloniques qui accompagnent ces phénomènes. Les houles cycloniques majeures sont capables de modifier la morphologie même des récifs. Stoddart (1971) a observé, suite au passage du cyclone Hattie, la disparition totale des formations coralliennes de pentes externes en « dents de peigne » sur un récif de Belize. Glynn *et al.* (1964), Hernandez-Avila *et al.* (1977), Armstrong (1981), Woodley *et al.* (1981), signalent la formation de « levées de blocs », essentiellement formées par des squelettes morts du corail *Acropora palmata*, sur le sommet de divers récifs de la Caraïbe après le passage d'ouragans. Glynn *et al.* (1964) observent même la formation de nouvelles passes dans les récifs de Puerto Rico après le passage du cyclone Edith. Macintyre *et al.* (1987) estiment que la plus grande partie des sédiments qui occupent les lagons de Belize provient uniquement de l'action des ouragans.

L'action de la houle cyclonique sur les communautés coralliennes est un phénomène complexe qui dépend de nombreux facteurs dont les principaux sont : l'orientation de la côte par rapport à la trajectoire du météore, la force de la houle (en amplitude et en longueur d'onde) et la morphologie du littoral. Par ailleurs, autour d'un cyclone de l'hémisphère boréal, les manifestations de la houle les plus importantes sont observées dans le demi-cercle situé à droite de la trajectoire du phénomène, c'est-à-dire grossièrement au nord pour les ouragans des Antilles (Kjerfve et Dinnel, 1983). De plus, selon le schéma classique de déformation des trains de houle arrivant sur une côte, l'énergie apportée par les vagues sera plus élevée autour de promontoires que dans les baies. Le profil des fonds joue également un rôle très important. Une pente externe récifale de pente faible (comme dans le cas des récifs des côtes est de la Martinique et de la Guadeloupe) freine les vagues et provoque d'une part, une dissipation progressive de l'énergie et, d'autre part, le recul de la zone de déferlement vers le large, protégeant ainsi, dans une certaine mesure, les peuplements coralliens de faible profondeur (Randall et Eldredje, 1977). Une côte accore (cas des côtes caraïbes de ces îles) arrête brutalement la houle et tend à provoquer des dégâts plus importants sur les communautés benthiques.

L'effet destructeur de la houle sur les coraux emprunte deux modes d'action. Dans un premier temps, des colonies coralliennes sont brisées par l'énergie des vagues. Cet effet direct semble pouvoir agir jusqu'à -15 à -20 m de profondeur au maximum. Ensuite, ces coraux détachés constituent des projectiles qui vont aller frapper les colonies coralliennes encore en place. La plupart des auteurs s'accordent pour dire qu'il s'agit du phénomène le plus destructeur (Stoddart, 1971 ; Woodley *et al.*, 1981 ; Walsh, 1983 ; Laboute, 1985 ; Harmelin-Vivien et Laboute, 1986 ; Bouchon *et al.*, 1991). Lorsque la pente récifale est faible, tous les coraux qui ont été brisés, jusqu'à une profondeur maximale de -15 à -20 m, sont roulés en direction du rivage et ils forment une levée de blocs sur les platiers, en arrière de la zone de déferlement. Dans ce cas de figure, les peuplements coralliens profonds (situés en dessous de -20 m) sont peu touchés. Quand la pente externe récifale est accore, les blocs arrachés par les vagues dans les hauts niveaux dévalent la pente, formant parfois de véritables avalanches qui dévastent les

communautés benthiques profondes, parfois jusqu'à plus de 100 m (Laboute, 1985; Harmelin-Vivien et Laboute, 1986).

Dans ce dernier cas, toutes les communautés benthiques extérieures au récif sont détruites. Il n'y a pas de formation de levée de blocs, mais constitution d'un talus détritique profond à la base du récif. L'intrication de ces différents phénomènes explique la grande variabilité des dégâts causés par les ouragans sur les récifs coralliens. Certains auteurs ont observé, comme en Guadeloupe lors du passage de l'ouragan Hugo, des dégâts peu importants comparés à la violence de l'ouragan (Randall et Eldridje, 1977 ; Kjerfve et Dinnel, 1983 ; Bouchon *et al.*, 1991) d'autres, des destructions spectaculaires touchant même les peuplements profonds jusqu'à -30 m : Walsh, 1983 ; -50 m : Woodley *et al.*, 1981 ; -100 m : Laboute, 1985 ; Harmelin-Vivien et Laboute, 1986).

Dans tous les cas, les espèces les plus touchées sur les récifs antillais appartiennent aux formes branchues (*Acropora palmata*, *A. cervicornis*, *A. prolifera*, *Madracis auretenra*, *Porites porites*, *P. furcata*, *P. divaricata* et *Eusmilia fastigiata* ainsi que les Hydrocoralliaires *Millepora alcicornis* et *M. complanata*). Lorsque l'action de la houle est plus importante, des formes massives sont alors également détruites entraînant pour les communautés coralliennes des conséquences écologiques plus graves.

Enfin, dans les semaines qui ont suivi le passage de l'ouragan Hugo, des phénomènes écologiques inhabituels apparaissent avec un décalage dans le temps :

a) **La mortalité retardée des coraux** : en Guadeloupe, quelques jours après le passage de l'ouragan Hugo, un phénomène de blanchissement des coraux est apparu sur les récifs. Cela traduit toujours, un état de stress de ces animaux. Curieusement, les espèces qui avaient été les plus sensibles à l'action de la houle cyclonique ont été relativement peu affectées par cette mortalité retardée (*Millepora alcicornis*, *Madracis auretenra*, *Porites porites* et *Eusmilia fastigiata*). Quelle que soit la profondeur, les deux espèces les plus sensibles ont été *Agaricia agaricites* et *Porites astreoides*. Trois mois après le passage de l'ouragan, ce phénomène de blanchissement avait disparu, soit que les coraux blanchis étaient morts et (ou) qu'une partie d'entre eux avaient récupéré leurs zooxanthelles. De tels phénomènes de blanchissement des coraux et de mortalité retardée après un ouragan ont déjà été observés par Goreau (1964) en Jamaïque, Stoddart (1971) à Belize et Laboute (1985) en Polynésie française. Les causes en sont mal connues. Il a toutefois été observé que les colonies qui avaient subi de trop nombreux impacts de débris projetés par les vagues meurent en quelques semaines (Woodley *et al.*, 1981). Mais cela n'explique pas que nombre de coraux, apparemment indemnes au lendemain d'un ouragan, blanchissent et meurent en quelques jours.

b) **Les proliférations algales** : avant le passage de l'ouragan Hugo, les récifs coralliens de Guadeloupe supportaient un peuplement dense d'Algues Brunes appartenant au genre *Dictyota*. Ce peuplement algal avait totalement été arraché des récifs le lendemain du passage de l'ouragan. Dans les semaines qui ont suivi, une Algue Rouge, *Liagora* sp., normalement peu abondante dans l'écosystème récifal, s'est développée de façon explosive. Ce phénomène s'est étendu jusqu'à l'île d'Anguila, à 150 milles, au nord de la Guadeloupe. Trois mois après l'ouragan, cette population de *Liagora* avait pratiquement disparu et les *Dictyota* étaient en voie de réinstallation sur les récifs. D'après la littérature, il semble que ce phénomène de prolifération algale soit assez courant immédiatement après un ouragan, que ce soit dans la région caraïbe

(Glynn *et al.*, 1964 ; Woodley, *et al.*, 1981 ; Rützler et Macintyre, 1982) ou dans la région indo-Pacifique (Walsh, 1983). Les espèces impliquées sont variées, mais des Algues du genre *Liagora* ont été signalées comme étant responsables de telles poussées algales en Jamaïque (Woodley *et al.*, 1981) et à Hawaii (Fitzgerald, 1978 ; Walsh, 1983) et en Guadeloupe (Bouchon *et al.*, 1991). L'explication de ce phénomène repose encore sur des hypothèses. Pendant un ouragan, les peuplements algaux naturels sont éliminés par la houle (jusqu'à -20 m de profondeur en Guadeloupe, lors de l'ouragan Hugo ; -10 m en Jamaïque, d'après Woodley *et al.*, 1981). Il est possible que ce phénomène favorise l'installation de nouvelles Algues qui en profitent pour coloniser rapidement les substrats dénudés, ainsi que sur le squelette des coraux tués par le cyclone. Néanmoins, Rützler et Macintyre (1982) ont noté à Belize que les Algues envahissaient également les fonds de sable de lagon, normalement nus, et les herbiers à *Thalassia testudinum*. Fitzgerald (1978) suggère que ces poussées algales pourraient être dues à une augmentation des taux de nitrates et de phosphates dissous dans l'eau de mer. Ce phénomène serait provoqué par la libération, par la houle, des sels minéraux piégés dans les sédiments qu'elle remet en suspension, ainsi qu'à un apport terrigène (Craighead, 1964) dû au lessivage des sols par les pluies diluviennes qui accompagnent généralement les ouragans. Cette explication est étayée par les observations de Glynn *et al.* (1964) qui ont noté, parallèlement à une prolifération d'Algues benthiques, une poussée de phytoplancton, probablement liée à une augmentation de la teneur de l'eau en sels minéraux. Le retour à la normale semble s'effectuer sur une période variant de quelques mois à un an et demi, après épuisement des sels nutritifs consommés par les algues. En Guadeloupe, à la suite de l'ouragan Hugo, les *Liagora* se sont développés sur les substrats morts, mais également sur les colonies coralliennes survivantes, provoquant la mort de nombre d'entre elles par étouffement. Pour ce qui est de l'ouragan Hugo en Guadeloupe, il semble que ces épiphénomènes (blanchissement des coraux et prolifération algale) aient provoqué dans les trois mois qui ont suivi le passage du météore, plus de dommages que la houle cyclonique elle-même sur les peuplements coralliens des récifs.

Évaluation des possibilités de régénération des coraux : Les données publiées concernant la vitesse de recolonisation des peuplements coralliens détruits par un cyclone sont très contradictoires. Certains auteurs constatent une reprise très importante de la recolonisation des fonds en l'espace de quelques années (Stephenson *et al.*, 1958 ; Shinn, 1976 ; Laboute, 1985 ; Harmelin-Vivien et Laboute, 1986). D'autres estiment qu'il faut attendre entre 50 et 100 ans pour que les effets d'une telle catastrophe naturelle soient résorbés (Griggs et Maragos, 1974 ; Stoddart, 1969, 1974). Ces variations de vitesse de reconstruction dépendent de deux facteurs qui sont le taux de destruction des peuplements coralliens et l'efficacité des mécanismes de recolonisation mis en jeu. Stoddart (1974) a constaté qu'à Belize, les zones coralliennes peu abîmées par le cyclone Hattie furent entièrement recolonisées en un an. En revanche, pour les zones entièrement détruites, aucune reconstruction notable ne s'était effectuée dix ans après et Stoddart estime qu'il faudra près d'un siècle pour que le récif retrouve son état original.

Les modalités de recolonisation des fonds par les coraux peuvent faire intervenir deux mécanismes distincts : la régénération de colonies à partir de fragments brisés par la houle et l'installation de nouvelles larves de coraux. Shinn (1976) a observé une recolonisation totale de récifs de Floride à partir de fragments de coraux brisés par la houle cyclonique. Ce phénomène semble toutefois devoir être assez exceptionnel. Tout d'abord, comme il a été constaté en Guadeloupe après le passage de Hugo, la plupart des débris coralliens ont été tellement abrasés par la houle qu'ils ne possèdent plus de tissus vivants. Par ailleurs, il semble que la survie des

fragments coralliens encore vivants soit très aléatoire. Highsmith *et al.* (1980) estiment que les chances de survie de fragments de colonies coralliennes sont proportionnelles à leur taille. Woodley *et al.* (1981) ont constaté que tous les morceaux de colonies encore vivants après le passage du cyclone Allen sur la Jamaïque moururent dans les mois qui suivirent. Bak et Criens (1981) ont étudié la régénération de fragments de coraux artificiellement brisés. Malgré une bonne vitesse de croissance au début de l'expérience, la plupart de ces coraux sont morts par la suite, de stress, de maladies, et se sont montrés très sensibles à la pollution.

Il semble donc que la recolonisation des substrats par de nouvelles larves soit le mécanisme le plus efficace. Intervient alors le problème de la qualité de cette recolonisation. En effet, un peuplement corallien est constitué de deux types d'espèces :

1) des coraux à croissance rapide et à taux de fécondité élevé, mais à durée de vie brève, très sensibles à toute perturbation de leur environnement, aux prédateurs et à la compétition interspécifique (espèces dites de stratégie de survie "r"). Les espèces branchues qui paient le plus lourd tribut aux ouragans correspondent à ce modèle ;

2) des coraux à croissance lente, présentant un faible taux de fécondité, mais possédant une grande longévité et une importante résistance à toute agression (espèces de stratégie "K"). En accord avec Cameron et Endean (1985), nous pensons que ce sont ces dernières espèces qui constituent le noyau stable des communautés coralliennes.

Lorsque la destruction des peuplements coralliens porte seulement sur le premier type d'espèces, il est raisonnable d'espérer une reconstitution rapide de la communauté originale. En revanche, lorsque le noyau d'espèces pérennes du peuplement disparaît, le retour à l'état initial a toutes les chances d'être très long. L'exemple de la recolonisation des récifs coralliens étudiés après le passage d'un cyclone en Polynésie française par Laboute (1985) et Harmelin-Vivien et Laboute (1986) vient appuyer cette théorie. Les pentes externes des récifs polynésiens sont dominées, entre la surface et -15 m, par des espèces branchues, plutôt de stratégie r, et, au-dessous, par des formes massives à tendance stratégique K (Bouchon, 1983 ; Faure et Laboute, 1984). Les peuplements de ces récifs ont été entièrement détruits jusqu'à 30 m de profondeur. Un an après, la zone 0 à 15 m était recolonisée par de jeunes colonies d'espèces branchues alors qu'aucun signe de repeuplement n'était visible plus bas. Tous les auteurs ayant étudié les effets des ouragans sur les récifs coralliens s'accordent pour dire que la recolonisation des peuplements dévastés se fait essentiellement à partir d'espèces branchues. La recolonisation par les espèces de type K semble avoir lieu sur une période très longue qui échappe aux observateurs.

Enfin, un autre facteur susceptible de retarder la recolonisation par les coraux des récifs vient du fait que, après le passage d'un ouragan, les fonds rocheux sont en grande partie recouverts par un épandage de débris coralliens régulièrement roulés par la houle ou les courants. Ce substrat instable est impropre à la fixation de nouvelles larves de coraux. Il faudra attendre qu'il soit stabilisé, par exemple par cimentation des débris coralliens entre eux par des algues calcaires, pour que le recrutement corallien puisse démarrer. Ce phénomène peut demander plusieurs années.

En ce qui concerne l'exemple des récifs de Guadeloupe après le passage l'ouragan Hugo, seules les espèces coralliennes branchues, de stratégie r, avaient été vraiment touchées et il était

raisonnable d'espérer une oblitération rapide des dégâts. Toutefois, 28 ans après, cette reconstruction ne s'est faite que très partiellement et les peuplements coralliens ont plutôt continué à décliner.

Les coraux des Antilles françaises subissent depuis des années une pression anthropique croissante impliquant divers types d'agressions agissant en synergie (Bouchon *et al.*, 1987, 1988 ; Hughes et Connell, 1999 ; Knowlton et Jackson, 2008 ; Jackson *et al.*, 2014). Par exemple, la multiplication des maladies d'origines diverses susceptibles de surinfecter les plaies présentées par de nombreuses colonies coralliennes au lendemain d'un ouragan ainsi que la pression de compétition exercée par les algues ou les éponges pour coloniser le squelette mis à nu au niveau de ces plaies oblitèrent les capacités de cicatrisation des coraux. En accord avec Raymond (1981), nous estimons que les facteurs de pollution diminuent dramatiquement les potentialités de reconstitution des écosystèmes coralliens après le passage d'un ouragan.



Peuplement à *Acropora* après le passage de l'ouragan Hugo. Les coraux sont morts et dénudés de leur chair par l'action abrasive des sédiments mis en suspension par la houle. Un tel type de substrat devra être stabilisé avant que des larves de coraux puissent s'y réinstaller.

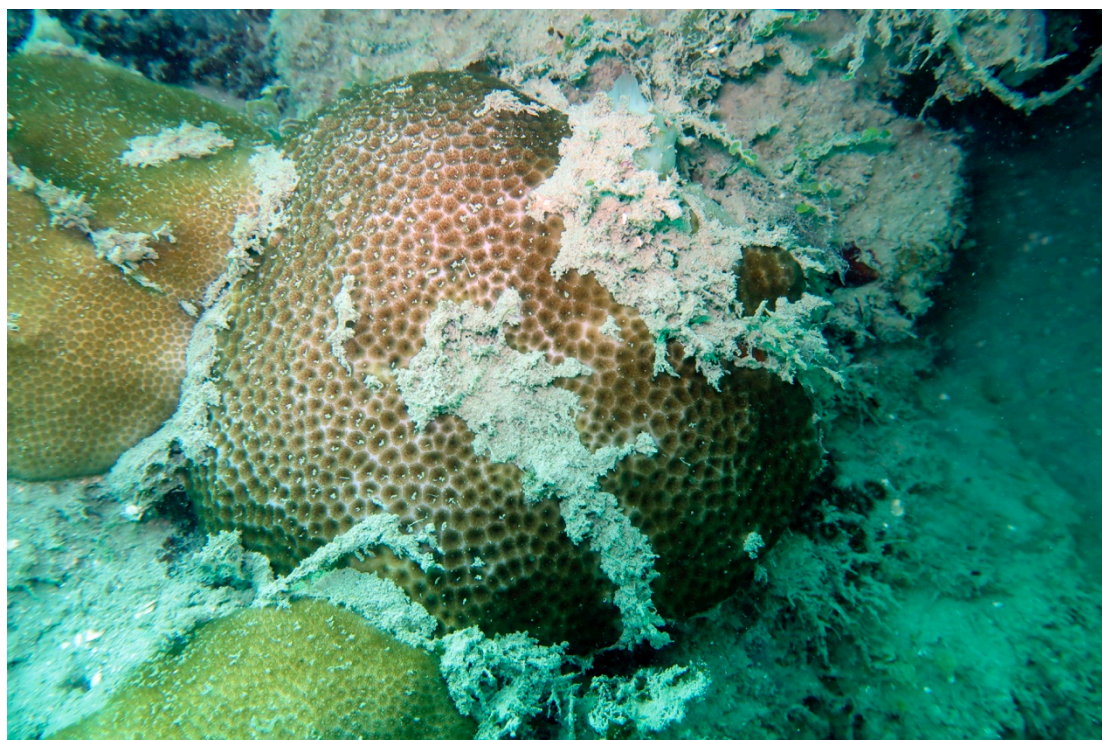


Colonie corallienne massive d'*Orbicella faveolata* au lendemain du passage de l'ouragan Hugo. De nombreuses plaies sont visibles à la surface du corail, causées par l'impact des débris coralliens projetés par les vagues. Si ces plaies ne sont pas trop abondantes et les eaux environnantes de bonne qualité, celles-ci pourront cicatriser. En cas de pollution importante (organique et eutrophisation), ces plaies vont être surinfectées et envahies par des algues ou des Cyanobactéries et se transformer en zones de nécrose qui vont finir par tuer la colonie.

• L'augmentation de la turbidité des eaux côtières et l'« hypersédimentation »

Une des conséquences de l'anthropisation des zones côtières est constituée par une déforestation importante et des travaux de terrassement plus ou moins bien contrôlés qui se traduisent par une exportation importante de sédiments vers la mer. Ce phénomène a deux conséquences : 1) une augmentation de la turbidité des eaux côtières qui se traduit par une diminution de la pénétration de la lumière nécessaire au fonctionnement des organismes photosynthétiques ; les coraux faisant partie de ces derniers grâce à leur symbiose avec des algues (les zooxanthelles). Ainsi, la profondeur limite à laquelle les coraux peuvent se développer (appelée « profondeur de compensation de la photosynthèse ») va diminuer, réduisant ainsi leurs possibilités d'extension bathymétrique ; 2) cet apport de sédiments va engendrer également un phénomène dit d'« hypersédimentation » qui se traduit par un envasement des fonds. Les coraux possèdent des mécanismes qui leur permettent de faire face, dans une certaine mesure, à cette « pluie » de sédiments. Ils vont sécréter du mucus destiné à engluier les particules sédimentaires et des mouvements de cils qu'ils possèdent sur leur épiderme vont évacuer ces agrégats de mucus et de sédiment à la périphérie du corail. Si ce mécanisme se révèle incapable de faire face à l'hypersédimentation, des zones de nécrose vont apparaître à la surface des colonies et progressivement les envahir jusqu'à la mort du corail. Par ailleurs, ce phénomène d'hypersédimentation est toujours accompagné par une diminution de l'éclairement, nécessaire à la photosynthèse des zooxanthelles symbiotiques des coraux. Lorsque

les coraux dépensent plus d'énergie à se débarrasser des sédiments qui tendent à les étouffer qu'ils n'en recueillent par les zooxanthelles ou leur alimentation, ils dépérissent et meurent. Ce phénomène est surtout sensible dans les baies fermées (baies de Fort-de-France, Marin, Robert, Vaucelin...).



Phénomène d'envasement sur *Siderastrea siderea*.

- **La compétition avec les macroalgues**

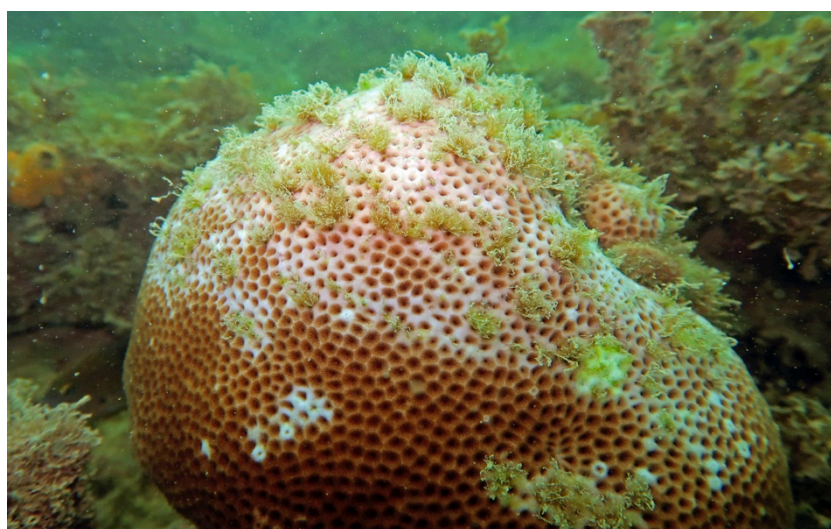
Une autre conséquence de l'anthropisation des zones côtières est l'eutrophisation, c'est-à-dire une augmentation anormale des taux de nitrates et de phosphates des eaux baignant les récifs coralliens (McCook *et al.*, 2001 ; Lapointe *et al.*, 2004 ; Norstrom *et al.*, 2009). Or, ces récifs se sont développés dans des zones océaniques naturellement pauvres en nitrates et en phosphates (eaux « oligotrophes »). La raison en est que les coraux ne supportent pas la compétition avec les algues normalement peu abondantes dans les zones oligotrophiques. La vitesse de croissance des coraux est de l'ordre du millimètre par an, pour les espèces les plus lentes et de l'ordre du centimètre par an pour les plus rapides. En revanche, les algues, lorsqu'elles disposent de suffisamment de nutriments (nitrates et phosphates), peuvent avoir une vitesse de croissance de l'ordre du centimètre par jour. Dans de telles conditions de compétition, les coraux sont rapidement recouverts par les algues et disparaissent. Ce phénomène qui touche une grande partie des récifs coralliens du monde a été baptisé par les Anglo-saxons « coral-algal phase shift ». Le seuil de nitrates et de phosphates (seuil de « dystrophie ») contrôlant la bascule entre des récifs naturellement dominés par les coraux et d'autres envahis par des algues est fourni par le tableau suivant.

Tableau 1 : seuil de dystrophie concernant les valeurs de nitrates, phosphates, chlorophylle et matières en suspension (MES) contrôlant la compétition entre les coraux et les algues.



	Quantités usuelles	Limites de la dystrophie
Nitrates	7 à 10 $\mu\text{g.l}^{-1}$	40 $\mu\text{g.l}^{-1}$
Phosphates	0,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$	3 à 6 $\mu\text{g.l}^{-1}$
Chlorophylle a	0,1 à 0,2 $\mu\text{g.l}^{-1}$	0,5 $\mu\text{g.l}^{-1}$
M.E.S.	1mg.l ⁻¹	4 à 5mg.l ⁻¹

Un modèle portant sur l'état de santé des récifs de la Martinique a été réalisé en se basant sur la dynamique de l'invasion des communautés coralliennes par les algues (Bouchon *et al.*, 2004). Les communautés coralliennes ont été rangées dans quatre classes selon leur degré d'invasion par les macroalgues : 1) classe 1 : récifs en excellent état. Les macroalgues sont absentes des récifs. Les coraux morts et les substrats durs sont occupés par du gazon algal ; 2) classe 2 : récifs en bon état. Le gazon algal est progressivement remplacé par des macroalgues. À ce stade, celles-ci n'entrent pas en compétition avec les coraux ; 3) classe 3 : récifs dégradés. Les macroalgues entrent en compétition avec les coraux et commencent à les étouffer ; 4) classe 4 : récifs très dégradés. La prolifération des macroalgues a fait disparaître les coraux du récif. Une échelle équivalente a également été mise au point concernant l'hypersédimentation.



En cas d'eutrophisation du milieu, la croissance rapide des algues sur les parties dénudées du squelette par une maladie, laisse peu de chance au corail de cicatriser.

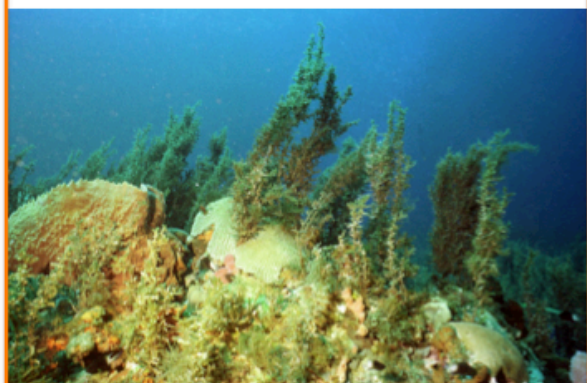
Classe 1 : très bon état



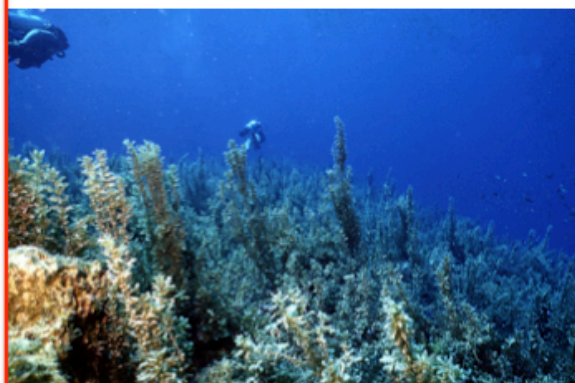
Classe 2 : bon état



Classe 3 : récif dégradé

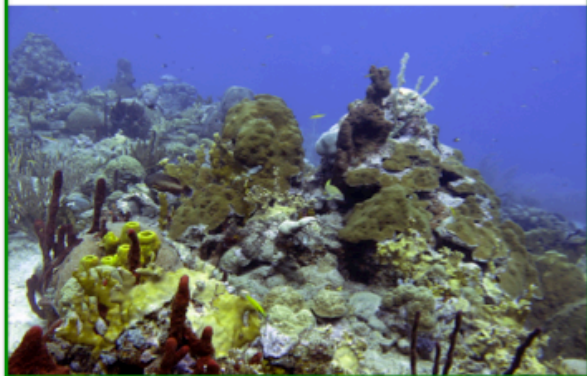


Classe 4 : récif très dégradé



Échelle d'évaluation de l'état de santé des communautés benthiques récifales (Bouchon *et al.*, 2004)

Classe 1 : très bon état



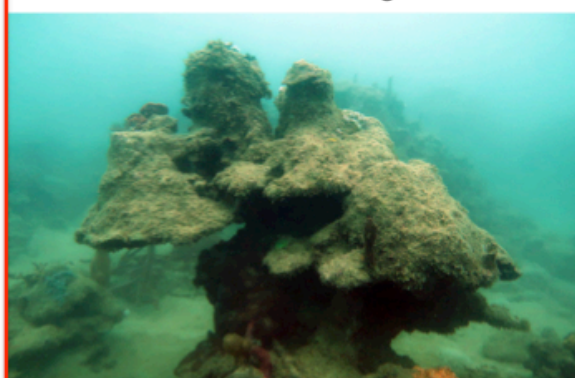
Classe 2 : bon état



Classe 3 : récif dégradé



Classe 4 : récif très dégradé



Échelle d'évaluation de l'état de santé des communautés benthiques récifales (Bouchon *et al.*, 2004)

En se basant sur ce modèle, une cartographie de l'état de santé des communautés récifales de la Martinique a été réalisée (Bouchon *et al.*, 2017). Les résultats de cette étude ont montré que seuls 20 % des communautés coralliennes sont actuellement en très bon état, 17 % en bon état, 41 % dégradés et 23 % très dégradés. La compétition avec les macroalgues, stimulée par l'eutrophisation des eaux côtières, constitue finalement la principale cause de disparition des coraux des Antilles, avec le blanchissement corallien dû à l'augmentation de la température liée au changement climatique global.

V – CONCLUSIONS

La dégradation actuelle des récifs de la Caraïbe s'accompagne d'un nombre croissant d'observations de maladies et d'agressions diverses qui affectent les coraux, organismes clés de l'écosystème, mais également d'autres invertébrés récifaux tels que les coraux et les éponges. Des maladies frappent également des algues, des Phanérogames marines, des Mollusques, des oursins, des poissons, des tortues... La région Caraïbe est maintenant considérée comme un « hotspot » pour le développement de maladies coralliennes (Weil *et al.*, 2006 ; Harvell *et al.*, 2007 ; van Woesik et Randall, 2017). Il est probable que le réchauffement climatique, qui stresse nombre d'organismes récifaux qui vivent déjà à la limite de leur tolérance maximale concernant la température de l'eau et qui parallèlement accélère le métabolisme des agents pathogènes et (ou) parasites, soit à l'origine de l'expansion des pathologies existantes et également à l'origine de l'apparition de maladies nouvelles. Le fait que le bassin Caraïbe soit parcouru par une grande gyre de courants participe activement à l'expansion géographique des polluants divers d'origine anthropique, ainsi que des épizooties susceptibles de se déclarer.

Les efforts de recherches à développer doivent porter sur l'identification des causes de ces maladies souvent encore mal connues et sur la compréhension des mécanismes d'infection. Il est certain que les progrès constants de la biologie et de la génétique moléculaires faciliteront la résolution de ces problèmes. Les connaissances doivent être également approfondies sur l'évaluation des impacts de ces affections sur les populations des espèces touchées (distribution spatiale, variations temporelles, prévalence, mortalité...). Cela passe par le développement d'observations de terrain selon des protocoles standardisés afin de faciliter leur exploitation.

Ces phénomènes sont-ils inéluctables ? Des tentatives ont été effectuées pour lutter contre des maladies coralliennes (Peters, 1997 ; Bruckner, 1999). Ces essais ont porté sur l'application d'antibiotiques sur les coraux malades, le curetage des lésions, leur oblitération avec des mastics ou de l'argile... Ces interventions, toujours à petite échelle, ont eu des succès divers.

Plus sérieusement, des approches indirectes ont été envisagées consistant à favoriser le recrutement des coraux et des autres invertébrés récifaux, réduire leur mortalité et améliorer la qualité de leur environnement. Il est certain qu'il n'est pas possible d'envisager de contrôler l'impact des différents facteurs d'agression des coraux si la qualité des eaux côtières n'est pas rétablie. En effet, la pollution des eaux côtières permet de transférer des germes pathogènes qui auront la possibilité de s'adapter à des organismes marins (ex : aspergillose des gorgones). Mais, l'altération des conditions environnementales des organismes marins côtiers est susceptible de les stresser et d'affaiblir leurs défenses immunitaires, favorisant ainsi le développement de

maladies, qu'elles soient d'origine marine ou exogène. Dans les Antilles françaises, Martinique et Guadeloupe, l'assainissement des eaux usées reste un préalable à l'amélioration de l'état de santé des récifs coralliens de ces îles.

Remerciements

Les auteurs remercient l'Agence des Aires Marines Protégées, maintenant intégrée à l'Agence Française pour la Biodiversité, pour avoir financé cette étude.

VI – BIBLIOGRAPHIE

- Aeby G.S., Santavy D.L. 2006. Factors affecting susceptibility of the coral *Montastraea faveolata* to black-band disease. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 318 : 103-110.
- Alker A.P., Smith G.W., Kim K., 2001. Characterization of *Aspergillus sydowii* (Thom et Church), a fungal pathogen of Caribbean sea fan corals. *Hydrobiologia.* 460 : 105–111.
- Alvarez-Filip L., Dulvy N.K., Gill J.A., Côté I.M., Watkinson A.R., 2009. Flattening of Caribbean coral reefs : region-wide declines in architectural complexity. *Proc. R. Soc. B.*, 7p
- Angermeier H., Kamke J., Abdelmohsen U.R., Krohne G., Pawlik J.R., Lindquist N.L., Hentschel U., 2011. The pathology of sponge orange band disease affecting the Caribbean barrel sponge *Xestospongia muta*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 75(2) : 218-30.
- Angermeier H., Glöckner V., Pawlik J.R., Lindquist N.L., Hentschel U., 2012. Sponge white patch disease affecting the Caribbean sponge *Amphimedon compressa*. *Disease of aquatic organisms*, 99(2) : 95-102.
- Antonius A., 1973. New observations on coral destruction in reefs. *Tenth Meeting of the Association of Island Marine Laboratories of the Caribbean, University of Puerto Rico (Mayaguez)*, 10:3.
- Antonius, A. 1977. Coral mortality in reefs: a problem for science and management. *Proc. 3 Int. Coral Reef Symp.* 2:618-623.
- Antonius, A., 1981. Coral reef pathology: a review. *Proc. 4th Int Coral Reef Symp.* 2:3-6.
- Antonius A., 1977. Coral mortality in reefs: a problem for science and management. *Proc 3rd Int. Coral Reef Symp., Miami* 1 : 617–623.
- Antonius A., 1995. Incidence and prevalence of coral diseases on coral reefs - what progress in research? *Coral Reefs*, 14:224.
- Antonius A., 1999. *Halofolliculina corallasia*, a new coral-killer ciliate on Indo-Pacific reefs. *Coral Reefs*, 18 : 300

- Antonius A., Riegl B. 1997. A possible link between coral diseases and a corallivorous snail (*Drupella cornus*) outbreak in the Red Sea. *Atoll Research Bulletin*, 447.
- Antonius A., Lipscomb D., 2001. First Protozoan coral-killer identified in the Indo-Pacific. *Atoll Res. Bull.*, 481 :1-21.
- Armstrong R.A., 1981. Changes in a Puerto Rican reef from 1936-1979 using aerial photoanalysis. *In : Proceedings of the IVth international coral reef symposium*, Manille, 1 : 309 – 315.
- Aronson R.B., Precht W.F., 2001. White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. In: Porter J.W. (ed). The ecology and etiology of newly emerging marine diseases. *Developments in hydrobiology*. Kluwer, Dordrecht : 23-35.
- Ballantine D.L., Weil E., Ruiz H., 2005. Coralline white band syndrome, a coralline algal affliction in the tropical Atlantic. *Coral Reefs* 24 : 117.
- Bak, R. P. M., 1983. *Neoplasia*, regeneration and growth in the reef-building coral *Acropora palmata*. *Mar. Biol.* 77 : 221-227.
- Bak R.P.M., Crieens S.R., 1981. Survival after fragmentation of colonies of *Madracis mirabilis*, *Acropora palmata* and *Acropora cervicornis* (Scleractinia) of a coral disease. *In : Proceedings of the IVth international coral reef symposium*, Manille, 2 : 221 – 227.
- Birkeland C. (ed.), 1996. Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York : 536 pp.
- Bouchon C. 1983. Les peuplements de Scléractiniaires de l'atoll de Takapoto (Polynésie française). *Journal de la Société des Océanistes*, 77 (34) :35-42.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y. Louis M., Laborel J. 1987. Influence of the degradation of coral assemblages on the fish communities of Martinique (French West Indies). *Proceedings of the 38th Gulf and Caribbean Fishery Institute Congress*, Martinique : 452-468.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y. Louis M. 1988. A first record of a *Sargassum* (Phaeophyta, Algae) outbreak in a Caribbean reef ecosystem. *Proceedings of the 41st Gulf and Caribbean Fishery Institute Congress*, Saint-Thomas : 171-188.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Imbert D., 1991. Effets de l'ouragan Hugo sur les communautés côtières de Guadeloupe (Antilles Françaises). *Ann. Inst. Océanogr.*, Paris, 67 (1) : 5 - 33.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M. 2004. Critères d'évaluation de la dégradation des communautés coralliennes dans la Caraïbe. *Revue d'écologie (Terre et Vie)*, 59 : 113-121.
- Bouchon C., Portillo P., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Hoetjes P., et al., 2008a. Status of coral reefs of the Lesser Antilles after the 2005 coral bleaching event : 85-103. *In : Wilkinson C., Souter D., editors. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Global Coral Reefs Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia. 148 pp.*

- Bouchon C., Portillo P., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Hoetjes P., et al., 2008b. Status of coral reefs of the Lesser Antilles: the French West Indies, the Netherlands Antilles, Anguilla, Antigua, Grenada, Trinidad and Tobago. : 265-279. *In* : Wilkinson C, editor. Status of coral reefs of the world. Global Coral Reefs Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia. 296 pp.
- Bouchon C., Bouchon-Navaro Y., Louis M., Mazeas F., Marechal J-P., Portillo P., Tregarot E. 2014. French Antilles. Pp 233-237. *In*: Status and trends of Caribbean Coral Reefs : 1970-2012. Jackson J.B.C., Donovan M.K., Cramer K.L., Lam V. (eds). IUCN publications, 243 pp.
- Bouchon C., Batailler C. Bouchon-Navaro Y., Garnier R., Mazeas F., Portillo P., Kerninon F., Windstein M. 2016a. La Guadeloupe. Pp 66-77. *In* : Etat des récifs coralliens et des écosystèmes associés des Outre-Mer français en 2015. IFRECOR Ed., 168 pp.
- Bouchon C., Batailler C. Bouchon-Navaro Y., Chalifour J., Kerninon F., Lequellec F., Portillo P., Windstein M. 2016b. Saint-Barthélemy et Saint-Martin. Pp 90-99. *In* : Etat des récifs coralliens et des écosystèmes associés des Outre-Mer français en 2015. IFRECOR Ed., 168 pp.
- Bouchon C., Dirberg G., Bouchon-Navaro Y. 2017. Mapping of the state of health of the coral communities of Martinique island (Lesser Antilles). Communication orale au *workshop du RTPI Caraïbes CNRS-INEE*, 12-13 juin 2017, Marseille.
- Bourne D.G., Garren M., Work T.M., Rosenberg E., Smith G.W., Harvell C.D. 2009. Microbial disease and the coral holobiont. *Trends in Microbiology* 17 (2) : 554-562.
- Brandt M.E., McManus J.W. 2009. Disease incidence is related to bleaching extent in reef-building corals. *Ecology*, 90 (10) :2859-2867.
- Brown B.E., Bythell J.C. 2005. Perspectives on mucus secretion in reef corals. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 296 : 291-309.
- Bruckner A.W., Bruckner R.J., 1997. The persistence of black band disease in Jamaica: impact on community structure. *Proc 8th Int. Coral Reef Symp.* I : 601 – 606.
- Bruckner A.W., Bruckner R.J., Williams jr E.H., 1997. Spread of a black-band disease Epizootic through the coral reef system in St. Ann's Bay, Jamaica. *Bull. Mar. Sci.*, 61(3): 919-928.
- Bruckner A.W., Bruckner R.J., 1997. Outbreak of coral disease in Puerto Rico. *Reef Sites. Coral Reefs*, 16: 260.
- Bruckner A.W., Bruckner R.J., 1998. Rapid wasting disease: Pathogen or predator ? *Science*, 279, (5359) : 2019-2025.
- Bruckner A.W., 1999. Black-band disease (BBD) of scleractinian corals: occurrence, impacts and mitigation. Ph.D. Thesis, UMI Dissertation Services, 286 pp.
- Bruckner A.W., 2002. Priorities for effective management of coral diseases. *NOAA technical memorandum NMFS-OPR-22*, US Dept. Commerce, 54 pp.

- Bruckner A.W., Bruckner R.J., 2006. Consequences of yellow band disease (YBD) on *Montastraea annularis* (species complex) populations on remote reefs off Mona Island, Puerto Rico. *Diseases of Aquatic Organisms*, 69(1) : 67-73.
- Bruno J.F., Petes L.E., Harvell C.D., Hettinger A. 2003. Nutrient enrichment can increase the severity of coral diseases. *Ecology Letters*, 6 : 1056-1061.
- Butler, M. J., Hunt, J. H., Herrnkind, W. F., Childress, M. J., Bertelsen, R., Sharp, W., Marshall, H. G., 1995. Cascading disturbances in Florida bay, USA: Cyanobacteria blooms, sponge mortality, and implications for juvenile spiny lobsters *Panulirus argus*. *Marine Ecology Progress Series* 129(1-3) : 119-125.
- Bythell J.C., Sheppard C.R., 1993. Mass mortality of Caribbean shallow corals. *Mar. Poll. Bull.*, 26(6):296-297.
- Bythell J.C., Barer M.R., Cooney R.P., Guest J.R., O'Donnell A.G., Pantos O., Le Tissier M.D.A., 2002. Histopathological methods for the investigation of microbial communities associated with disease lesions in reef corals. *Letters in Applied Microbiology*, 34: 359-364.
- Cameron A.M., Endean R. 1985. Do longlived species structure coral reef ecosystems? In : *Proceedings of the Vth international coral reef congress*, Tahiti, 6 : 211-215.
- Carlton R., Richardson L.L., 1995. Oxygen and sulfide dynamics in an horizontally migrating cyanobacterial mat: black-band disease of corals. *FEMS Microb. Ecol.*, 18: 144-162.
- Castoff P., Brown H., Smith C., Smith F., 1939. Sponge mortalities in the Caribbean. *Nature* : 807.
- Cervino, J., Goreau T.J., Hayes R., Smith G.W., Santavy D., Peters E.C., de Meyer K., Nagelkerken I., Bockoudt B., 1997 .A new Caribbean coral disease. *Proc. AMLC* , 28 43.
- Cervino J.M., Goreau T.J., Hayes R.L., Kaufman L., Nagelkerken I., Patterson K., Porter J.W., Smith G.W., Quirolo C., 1998. Coral disease. *Science*, 280 : 499-500.
- Cervino J.M., Goreau T.J., Nagelkerken I., Smith G.W., Hayes R., 2001. Yellow band and dark spot syndromes in Caribbean corals: distribution, rate of spread, cytology, and effects on abundance and division rate of zooxanthellae : 53-63. In: Porter J.W., editor. *The Ecology and Etiology of Newly Emerging Marine Diseases*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers.
- Cervino, J.M., Hayes R., Goreau T.J., Smith G.W., 2004. Zooxanthellae regulation in yellow blotch/band and other coral diseases contrasted with temperature related bleaching: in situ destruction vs expulsion. *Symbiosis*, 37:63-85.
- Cervino J.M., Thompson F.L., Gomez-Gil B., Lorence E.A., Goreau T.J., Hayes R.L., Winiarski-Cervino K.B., Smith G.W. Huguen K., Bartels, E. 2006. The *Vibrio* core group induces yellow band disease in Caribbean and Indo-Pacific reef-building corals. *J. Applied Microbiology*, 105(5) : 1658-1671.

- Charpy L., Casareto B.E., Langlade M.J., Suzuki Y. 2012. Cyanobacteria in coral reef ecosystems : a review. *Journal of marine biology*, article ID 259571, 9 pp.
- Cheney, D. P., 1975. Hard tissue tumors in scleractinian corals : 77-85. *In*: Hildemann H., Benedict A.A. (eds) *Immunologic phylogeny*, Plenum Press, New York.
- Chong-Seng K.M., Cole A.J., Pratchett M.S., Willis B.L. 2011. Selective feeding by coral reef fishes on coral lesions associated with brown band and black band disease. *Coral Reefs*, 30 : 473-481.
- Cooney R.P., Pantos O., Le Tissier M.D., Barer M.R., O'Donnell A.G., Bythell J.C., 2002. Characterization of the bacterial consortium associated with black band disease in coral using molecular microbiological techniques. *Environ. Microbiol.*, 4 :401- 403.
- Costa O.S. Jr, Nimmo M., Attrill M.J. 2008. Coastal nutrification in Brazil : a review of the role of nutrient excess on coral reef demise. *Journal of South American Earth Sciences*, 25 : 257-270.
- Cowart, J.D., Henkel, T.P., McMurray, S.E., and Pawlik, J.R., 2006. Sponge orange band (SOB): a pathogenic-like condition of the giant barrel sponge *Xestospongia muta*. *Coral Reefs*, 25 : 513.
- Cróquer A, Bastidas C, Lipscomb D. 2006. Folliculinid ciliates: a new threat to Caribbean corals? *Diseases of Aquatic Organisms*, 69:75–78.
- Cróquer A, Bastidas C, Lipscomb D, Rodríguez-Martínez R, Jordan-Dahlgren E, Guzman H. 2006. First report of folliculinid ciliates affecting Caribbean scleractinian corals. *Coral Reefs*, 25 : 187–191.
- Cróquer A., Weil E. 2009. Spatial variability in distribution and prevalence of Caribbean scleractinian coral and octocoral diseases. II. General-level analysis. *Diseases of aquatic organisms*, 83 : 209-222.
- de Bakker D.M., Meesters E.H.W.G., van Bleijswijk J.D.L., Luttikhuisen P.C., Breeuwer H.J.A.J., , Becking L.E, 2016. Population genetic structure, abundance, and health status of two dominant benthic species in the Saba Bank National Park, Caribbean Netherlands: *Montastraea cavernosa* and *Xestospongia muta*. PLOS ONE DOI :10.1371 / journal. pone. 0155969
- Daszak P., Cunningham A.A., Hyatt A.D. 2001. Anthropogenic environmental change and the emergence of infectious diseases in wildlife. *Acta Tropica*, 78 : 103-116.
- Davy S.K., Burchett S.G., Dale A.L., Davies P., Davy J.E., Muncke C., Hoegh-Guldberg O., Wilson W.H. 2006. Viruses : agents of coral disease ?. *Diseases of aquatic organisms*, 69 : 101-110
- Denner, E. B. M. (2003). *Aurantimonas coralicida* gen. nov., sp. nov., the causative agent of white plague type II on Caribbean scleractinian corals. *Intern. J. Systematic Evolutionary Microbiology*, 53 (4) : 1115–1122.

- Dona A.R., Cervino J.M., Karachun V., Lorence E.A., Bartels E., Huguen K., Smith G.W., Greau T.J., 2008. Coral Yellow Band Disease; current status in the Caribbean, and links to new Indo-Pacific outbreaks. *Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium*, Ft. Lauderdale, Florida 7 : 236-240.
- Dube D., Kiho K., Alker A.P., Harvell D.C., 2002. Size structure and geographic variation in chemical resistance of sea fan corals *Gorgonia ventalina* to a fungal pathogen. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 231: 139.
- Dustan P., 1999. Coral reefs under stress: sources of mortality in the Florida Keys. *Nat. Res. Forum*, 23 : 147-155.
- Edmunds P.J., 1991. Extent and effect of black band disease on Caribbean reefs. *Coral Reefs*, 10: 161-165.
- Ducklow HW, Mitchell R. 1979. Bacterial populations and adaptations in the mucus layers on living corals. *Limnology and Oceanography*, 24(4):715-725.
- Dustan P., 1977. Vitality of reef coral populations off Key Largo, Florida : recruitment and mortality. *Environ. Geol.* 2(1):51-58.
- Eakin C.M., Morgan J.A., Heron S.F., Smith T.B., Liu G., Alvarez-Filip L., Baca B., Bartels E., Bastidas C., Bouchon C., Brandt M., Bruckner A.W. et 55 collaborateurs. 2010. Caribbean corals in crisis : record thermal stress, bleaching, and mortality in 2005. PLOS one, 15 novembre 2010.
- Faure G., Laboute P., 1984. Formations récifales de l'atoll de Tikehau (Tuamotu, Polynésie française, océan Pacifique). 1. Définition des unités récifales et distribution des principaux peuplements de Scléractiniaires. Notes et documents de l'ORSTOM, Tahiti, 22 : 108 – 136.
- Fitt W.K., Brown B.E., Warner M.E., Dunne R.P. 2001. Coral bleaching : interpretation of thermal tolerance limits and thermal thresholds in tropical corals. *Coral Reefs*, 20 : 51-65.
- Fitzgerald W.J. 1978. Environmental parameters influencing the growth of *Enteromorpha clathrata* (Roth). J. Ag. In the intertidal zone on Guam. *Botanica Marina*, 21 : 207-220. 1978
- Flynn K., Weil E., 2009. Variability of aspergillosis in *Gorgonia ventalina* in La Parguera, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 45 (2-3) : 215-220.
- Frias-Lopez, J., Zerkle A.L., Bonheyo G.T., Fouke B.W., 2002. Partitioning of bacterial communities between seawater and healthy, black band disease, and dead coral surfaces. *Appl. Environ. Microb.*, 68 : 2214-2228.
- Frias-Lopez J., Bonheyo G.T., Qushend J., Fouke B.W., 2003. Cyanobacteria associated with black band disease in Caribbean and Indo-Pacific reefs. *Appl. Environ. Microb.* 69 :2409-2413.
- Fromont J., Garson M., 1999. Sponge bleaching on the West and East coast of Australia. *Coral Reefs* 18 : 340

- Galtsoff P.S., 1942. Wasting disease causing mortality of sponges in the West Indies and Gulf of Mexico. *Proc. 8th Amer. Sci. Congress*, 3 : 411-421.
- Gardner T.A., Coté I.M., Gill J.A, Grant A., Watkinson A.R., 2003. Long-term region wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301: 958-960.
- Gardner T.A., Coté I., Gill J.A., Grant A., Watkinson A.R. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs : impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology*, 86 (1) : 174-184.
- Garrett, P., Ducklow, H., 1975. Coral diseases in Bermuda. *Nature*, 253 : 349-350.
- Garrison V.H., Shinn E.A., Foreman W.T., Griffin D.W., Holmes C.W., Kellogg C.A., Majewski M.S., Richardson L.L., Ritchie K.B., Smith G.W. 2003. African and Asian dust : from desert soils to coral reefs. *Bioscience*, 53 : 469-480.
- Garzon-Ferreira J., Zea S., 1992. A mass mortality of *Gorgonia ventalina* (Cnidaria : Gorgoniidae) in the Santa Marta area, Caribbean coast of Columbia. *Bull. Mar. Sci.* 30 : 522-523.
- Garzón-Ferreira J., Gil-Agudelo D.L., Berrios M.L., Zea S., 2001. Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *In* : Porter J.W. (ed.) The ecology and etiology of newly emerging marine diseases. Developments in Hydrobiology. Kluwer, Dordrecht : 65-69.
- Geiser D.M., Taylor J.W., Ritchie K.B., Smith G.W., 1998. Cause of sea-fan death in the West Indies. *Nature*, 394 : 137-138.
- Geiser D.M., Klich M.A., Frisvad J.C., Peterson S.W., Varga J., Samson R.A., 2007. The current status of species recognition and identification in *Aspergillus*. *Stud. Mycol.*, 59 : 1-10.
- Gil-Agudelo D.L., Garzon-Ferreira J., 2001. Spatial and seasonal variation of Dark Spots Disease in coral communities of the Santa Marta area (Colombian Caribbean). *Bull. Mar. Sci.*, 69(2) : 619-629.
- Gil-Agudelo D.L., Myers C., Smith G.W., Kim K., 2006. Changes in the microbial communities associated with *Gorgonia ventalina* during aspergillosis infection. *Disease of aquatic organisms*, 69 : 89-94.
- Gil-Agudelo, D.L., Fonseca D.L., Weil E., Garzón-Ferreira J., Smith G.W. 2007. Bacterial communities associated with the mucopolysaccharide layers of three coral species affected and unaffected with dark spot disease. *Can J. Microbiol.*, 53 (4) : 465- 71.
- Gil-Agudelo, D.L., Ilan M., Carmeli S., Smith G.W., Pawlik J.R., Yarden O., 2009. Presence of *Aspergillus sydowii*, a pathogen of gorgonian sea fans in the marine sponge *Spongia*. *The ISME Journal* 3 : 752-755.
- Gladfelter W.B., 1992. White band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallows reefs. *Bull. Mar. Sci.*, 32 : 639-643.
- Glynn P.W. 1993. Coral reef bleaching : ecological perspectives. *Coral Reefs*, 12 : 1-17.

- Glynn P.W., Aldomovar L.R., Gonzales J.G. 1964. Effects of hurricane Edith on the marine life of La Parguera, Puerto Rico. *Caribbean Journal of Science*, 4 : 335-345.
- Gochfeld D.J., Schlöder C., Thacker R.X., 2007. Sponge community structure and disease prevalence on coral reefs in Bocas del Toro, Panama. *Porifera research: Biodiversity, innovation and sustainability* : 335- 343.
- Goldberg, W. M., Makemson, J., 1981. Description of a tumorous condition in a gorgonian coral associated with a filamentous green alga. *Proc. 4th int. Coral Reef Symp.*, Manila 2 :685–697.
- Goreau T.F., 1964. Mass expulsion of zooxanthellae from Jamaican reef communities after hurricane Flora. *Science*, 145 : 383-386.
- Goreau T., Cervino J., Goreau M, Hayes R., Hayes M., Richardson L., Smith G., DeMeyer K., Nagelkerken I., Garzon-Ferrera J., Gil D., Garrison G., Williams E.H., Bunkley- Williams L., Quirolo C., Patterson K., Porter J.W., Porter K.. 1998. Rapid spread of diseases in Caribbean coral reefs. *Revista de Biología Tropical*, 46 : 151–171.
- Green E.P., Bruckner A.W. 2000. The significance of coral disease epizootiology for coral reef conservation. *Biol. Cons.* 96 : 347–461.
- Griggs R.W., Maragos J.E. 1974. Recolonization of hermatypic corals on submerged lava flow in Hawaii. *Ecology*, 55 : 387 - 395.
- Guzman H.M., Cotrtés J., 1984. Mass death of *Gorgonia flabellum* L. (Octocorallia: Gorgonidae) in the Caribbean coast of Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.*, 32 : 305-308.
- Haapkyla J., Unsworth R.K.F., Flavell M., Bourne D.G., Schaffelke B., Willis B.L. 2011. Seasonal rainfall and runoff promote coral disease on an inshore reef. *Plos One* 6 (2), e16893.
- Harmelin-vivien M.L., Laboute P. 1986. Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs*, 5 (2) : 55 - 62.
- 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 A.M., Porter J.W., Smith G.W., Vasta G.R., 1999. Emerging marine diseases–climate links and anthropogenic factors. *Science* 285: 1505–1510.
- Harvell C.D., Kim K., Quirolo C., Weir J., Smith G.W., 2001. Coral bleaching and disease: contribution to 1998 mass mortality of *Briareum asbestinum* (Octocorallia, Gorgonacea). In : Porter J.W. (ed) The ecology and etiology of newly emerging marine diseases. *Developments in hydrobiology*. Kluwer, Dordrecht : 97–104.
- Harvell C.D., Mitchell C.E., Ward J.R., Altizer S., Dobson A.P., Ostfeld R.S., Samuel M.D. 2002. Climate warming and disease risks for terrestrial and marine biota. *Science*, 296 : 2158-2162.

- Harvell D., Jordán-Dahlgren E., Rosenberg E., Raymundo L., Smith G., Weil E., bette Willis B., 2007. Coral disease, environmental drivers and the balance between coral and microbial associates. *Oceanography*, 20(1) : 172-195.
- Hayes R.L., Bush P., 1990. Microscopic observations of recovery in the reef building scleractinian coral *Montastrea annularis* after bleaching on Cayman reef. *Coral Reefs*, 5 : 201-204.
- Hayes R.L., Goreau N.J., 1998. The significance of emerging diseases in the tropical coral reef ecosystem. *Rivista Biologia Tropical*. 46 :173-185.
- Hayes M.L., Bonaventura J., Mitchel T.P., Prospero M., Sheen E.A., Van Dolah F., Barber R., 2001. How are climate and marine biological outbreaks linked? *In* : Porter J.W. (ed) The ecology and etiology of newly emerging marine diseases. Developments in hydrobiology. Kluwer, Dordrecht : 213-222.
- Henry L-A., Hart M. 2005. Regeneration from injury and resource allocation in sponges and corals – a review. *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 90 (2) : 125-158.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J., Steneck R.S., Greenfield P., Gomez E., Harvell C.D., Sale P.F., Edwards A.J., Caldeira K., Knowlton N., Eakin C.M., Iglesias-Prieto R., Muthiga N., Bradbury R.H., Dubi A., Hatziolos M.E. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318 (5857) : 1737-1742.
- Hernandez-Avila M.L., Roberts H.H., Rouse L.J., 1977. Hurricane generated waves and coastal boulder rampart formation. *In* : *Proceedings of the 3rd international Coral Reef Symposium*, Miami, 2 : 72 – 78.
- Highsmith R.C., Riggs A.C., D'Antonio C.M., 1980. Survival of hurricane-generated coral fragments and a disturbance model of reef calcification/growth rates. *Oecologia*, 46 : 322 – 329.
- Hughes T.P., Connell J.H. 1999. Multiple stressors on coral reefs : a long-term perspective. *Limnol. Oceanogr.*, 44 (3) :932-940.
- Hughes T.P., Graham N.A.J., Jackson J.B.C., Mumby P.J., Steneck R.S. 2010. Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends Ecol. Evol.*, 25 (11) : 619-680.
- Jackson J.B.C., 2001. Historical overfishing and the recent collapse of coastal ecosystems. *Science*, 293: 629-637.
- Jackson J.B.C., Donovan M.K., Cramer K.L., Lam V., Bak R.P.M., Chollett L., Conolly S.R., Cortes J., Dustan P., Eakin M.C. Friedlander A.M., Greenstein B.J. Heron S.F., Hughes T., Miller J., Mumby P., Pandolfi J.M., Rogers C.S., Steneck B., Weil E., Alemu J.B., Alevizon W.S., Arias-Gonzalez J.E., Atkinson A., Ballantine D.L., Bastidas C., Bouchon C., Bouchon-Navaro Y. et al. 2014. Part I: overview and synthesis for the wider caribbean. Pp 55-113. *In*: Status and trends of Caribbean Coral Reefs : 1970-2012. Jackson J.B.C., Donovan M.K., Cramer K.L., Lam V. (eds). IUCN publications, 243 pp.
- Jensen P.R., Harvell C.D., Wirtz K., Fenical W., 1996. Antimicrobial activity of extracts of Caribbean gorgonian corals. *Mar. Biol.*, 125 : 411-419.

- Jolles A.E., Sullivan P., Alker A.P., Harvell D.C., 2002. Disease transmission of aspergillosis in sea fans: Inferring process from spatial pattern. *Ecology*, 83 (9) : 2373–2378.
- Jones R.J., Bowyer J., Hoegh-Guldberg O., Blackall L. 2004. Dynamics of a temperature-related coral disease outbreak. *Marine Ecology Progress Series*, 281 : 63-77.
- Kellogg C.A., Piceno Y.M., Tom L.M., De Santis T.Z., Gray M.A., Andersen G.L., 2014. Comparing bacterial community composition of healthy and dark spot affected *Siderastrea siderea* in Florida and the Caribbean. *PLoS ONE*, 2014 : 9 : e108767.doi : 10.1371/journal.
- Kim K., Harvell C.D., 2001. Aspergillosis of sea fan corals: disease dynamics in the Florida Keys, USA. In : Porter K.G., Porter J. (eds) Linkages among ecosystems in the Florida hydroscape. CRC Press, Boca Raton : 813–823.
- Kim K., Harvell C.D., Kim P.D., Smith G.W., Markel S.W., 2000. Fungal disease resistance of Caribbean sea fan corals (*Gorgonia* spp). *Mar. Biol.*, 136 : 259–267.
- Kim K., Kim P.D., Alker A.P., Harvell C.D., 2000. Chemical resistance of gorgonian corals against fungal infections. *Mar. Biol.*, 137 : 393–401.
- Kjerfve B., Dinnel S.P., 1983. Hindcast hurricane characteristics on the Belize barrier reef. *Coral Reefs*, 1 (4) : 203-207.
- Knowlton N., 2001. The future of coral reefs. *Proc. Natl. Acad. Sci.*, 18 (10): 5419-5425.
- Knowlton N., Jackson J.B.C. 2008. Shifting baselines, local impacts, and global change on coral reefs. *Plos Biology*, 6 (2) : e54
- Knowlton N., Rohwer F. 2003. Multispecies microbial mutualisms on coral reefs : the host as a habitat. *The American Naturalist*, 162 (S4) = S51-S62.
- Krediet C.J., Ritchie K.B., Paul C.J., Tepliski M. 2013. Coral-associated micro-organisms and their roles in promoting coral health and thwarting diseases. *Proc. R. Soc. B.*, 280 : 2012.2328
- Kushmaro A., Loya Y., Fine M., Rosenberg E., 1996. Bacterial infection and coral bleaching. *Science*, 380 : 396.
- Kuta K.G., Richardson L., 1996. Abundance and distribution of black-band disease in the northern Florida Keys. *Coral Reefs*, 15 : 219–223.
- Kuta K.G., Richardson L., 1997. Black band disease and the fate of diseased coral colonies in the Florida Keys. *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 1 : 575–578.
- Kuta K.G., Richardson L.L., 2002. Ecological aspects of black band disease of corals: relationships between disease incidence and environmental factors. *Coral Reefs* 21 : 393–398.
- Laboute P., 1985. Evaluation des dégâts causés par les passages des cyclones de 1982-1983 en Polynésie française sur les pentes externes des atolls de Tikehau et Takapoto (Archipel des Tuamotu). In : *Proceedings of the Vth international coral reef congress*, Tahiti, 3 : 323-329.

- Lafferty K.D., Porter J.W., Ford S.E. 2004. Are diseases increasing in the ocean ? *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.*, 35 : 31-54.
- Lamb J.B., True J.D., Piromvaragorn S., Willis B.L., 2014. Scuba diving damage and intensity of tourist activities increases coral disease prevalence. *Biological conservation*, 178 : 88 – 96.
- Lapointe B.E., Barile P.J., Matzie W.R. 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 308 : 23 – 58.
- Lauckner G., 1980. Diseases of Cnidaria : 67-237. In: Kinne O. (ed) Diseases of marine animals, Vol. 1. John Wiley & Sons, New York.
- Le Campion-Alsumard T., Golubic S., Priess K. 1995. Fungi in corals: symbiosis or disease? Interaction between polyps and fungi causes pearl-like skeleton biomineralization. *Oceanographic Literature Review*, 9(42) : 776-777.
- Lesser M.P., Bythell J.C., Gates R.D., Johnstone R.W., Hoegh-Guldberg O., 2007. Are infectious diseases really killing corals? Alternative interpretations of the experimental and ecological data. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 346 : 36-44.
- Lessios H.A., Robertson D.R., Cubit J.D., 1984. Spread of *Diadema* mass mortality throughout the Caribbean. *Science*, 226 : 335-337.
- Lessios H.A., 1988. Population dynamics of *Diadema antillarum* (Echinodermata; Echinodea) following mass mortality in Panama. *Mar. Biol.*, 95 : 515-526.
- Lipp E.K. Jarrell J.L., Griffin D.W., Lukasik J., Jacukiewicz J., B. Rose J.B. 2002. Preliminary evidence for human fecal contamination in corals of the Florida Keys, USA. *Marine Pollution Bulletin*, 44 : 666-670.
- Littler M.M., Littler D.S. 1997. Disease-induced mass mortality of crustose coralline algae on coral reefs provides rationale for the conservation of herbivorous fish stocks. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, 1 : 719-724.
- López-Legentil, S., Song B., McMurray S. E and Pawlik J.R., 2008. Bleaching and stress in coral reef ecosystems: hsp70 expression by the giant barrel sponge *Xestospongia muta*. *Molecular Ecology*, 17 : 1840-1849.
- Lopez-Legentil S., Erwin P.M., Pawlik J.R., Song B., 2010. Effects of sponge bleaching on ammonia-oxidizing Archaea: distribution and relative expression of ammonia monooxygenase genes associated with the barrel sponge *Xestospongia muta*. *Microb Ecol.*, 60 : 561-571.
- Loya Y., Bull G., Pichon M., 1984. Tumor formations in scleractinian corals. *Helgoländer Meeresunters*, 37 : 99-112.
- Lugo A.E., Rogers C.S., Nixon S.W. 2000. Hurricanes, coral reefs and rainforests : resistance, ruin and recovery in the Caribbean. *Ambio*, 29 (2) : 106-114.

- Mao-Jones J., Ritchie K.B., Jones L.E., Ellner S.P., 2010. How microbial community composition regulates coral disease development. *PLoS Biol.*, 8 : e1000345.
- MacIntyre W.G., Graus R.R., Reinthal P.N., Littler M.M., Littler D.S., 1987. The great barrier reef sediment apron : Tobacco Reef, Belize, Coral Reefs, 6 (1) : 1 – 12.
- McCook L.J., Jompa J., Diaz-Pulido G. 2001. Competition between corals and algae on coral reefs : a review of evidence and mechanisms. *Coral Reefs*, 19 : 400-417.
- Meesters E.H., Wesseling I., Bak R.P.M. 1997. Coral colony tissue damage in six species of reef-building corals : partial mortality in relation with depth and surface area. *Journal of Sea Research*, 37 : 131-144.
- Miller J., Rogers C., Waara R., 2003. Monitoring the coral disease plague type II on coral reefs of St John, US Virgin Islands. *Rev. Biol. Trop.*, 51(4) : 47–55.
- Miller J., Muller E., Rogers C., Waara R., Atkinson A., Whelan K.R.T., Patterson M., Witcher. 2009. Coral disease following massive bleaching in 2005 causes 60 % decline in coral cover on reefs in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 28 : 925-937.
- Mitchell R., Chet I., 1975. Bacterial attack of corals in polluted sea-water. *Microb. Ecol.*, 2 : 227–233.
- Morse D.E., Morse A.N.C., Duncan H., 1977. Algal tumors in the Caribbean sea fan *Gorgonia ventalina*. *Proc. 3rd Int. Coral Reef Symp.*, Miami 1 : 623–629.
- Myers J.L., Sekar R., Richardson L.L., 2007. Molecular detection and ecological significance of the cyanobacterial genera *Geitlerinema* and *Leptolyngbya* in black band disease of corals. *Appl. Environ. Microbiol.*, 73 :5173–5182.
- Myers J.L., Richardson L.L., 2009. Adaptation of cyanobacteria to the sulfide-rich microenvironment of black band disease of coral. *FEMS Microbiol. Ecol.*, 67 :242–251.
- Morse, D. E., Morse, A. N. C., Duncan, H., 1977. Algal "tumors" in the Caribbean sea-fan *Gorgonia ventalina*. *Proc. 3rd int. Coral Reef Symp.*, Miami, 1 : 623–629.
- Morse, D. E., Trench, R. K., 1981. Algal tumors in the Caribbean octocorallian *Gorgonia ventalina*: II. Biochemical characterization of the algae, and first epidemiological observations. *Bull. mar. Sci.*, 31 : 399–409.
- Mumby P., 2009. Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral reefs*, 28(3) : 683-690.
- Nagelkerken, I., Buchan K., Smith G.W., Bonair K., Bush P., Garzón-Ferreira J., Botero L., Gayle P., Heberer C., Pors L., Yoshioka P., 1997a. Widespread disease in Caribbean sea fans: I. Spreading and general characteristics. *Proc. 8th Inter. Coral Reef Symp.*, 1: 679–682.
- Nagelkerken, I., Buchan K., Smith G.W., Bonair K., Bush P., Garzón-Ferreira J., Botero L., Gayle P., Harvell C.D., Heberer C., Kim K., Petrovic C., Pors C.L., Yoshioka P., 1997b. Widespread

- disease in Caribbean sea fans: II. Patterns of infection and tissue loss. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 160: 255–263.
- Nagelkerken, I., Aerts, L., Pors, L., 2000. Barrel sponge bows out. *Reef Encounter. Kansas, USA - International Society for Reef Studies* : 14 –15.
- Nguyen-Kim H, Bettarel Y, Bouvier T, Corinne Bouvier C, Doan-Nhu H, Nguyen-Ngoc L, Nguyen-Thanh T, Tran-Quang H, Justine Brune J. 2015. Coral mucus is a hot spot of viral infections. *Appl. Environ. Microbiol.*, 81(17):5773–5783.
- Norstrom A.V., Nystrom M., Lokrantz J., Folke C. 2009. Alternative states on coral reefs : beyond coral-macroalgal phase shifts. *Marine Ecology Progress Series*, 376 : 295-306.
- Nugues M.M. 2002. Impact of a coral disease outbreak on coral communities in St. Lucia : what and how much has been lost ?. *Marine Ecology Progress Series*, 229 : 67-71.
- Nugues M.M., Smith G.W., van Hooidonk R.J., Seabra M.I. Bak R.P.M. 2004. Algal contact as a trigger for coral disease. *Ecology Letters*, 7 : 919-923.
- Nystrom M., Folke C., Moberg F. 2000. Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *TREE*, 15 (10) 413-417.
- Nystrom M., Folke C. 2001. Spatial resilience of coral reefs. *Ecosystems*, 4 : 406-417.
- Olson J.B., Gochfeld D.J., Slaterry M., 2006. *Aplysina* red band syndrome: a new threat to Caribbean sponges. *Disease of aquatic organisms*, 71: 163–168.
- Palmer C.V., Mydlarz L.D., Willis B.L. 2008. Evidence of an inflammatory-like response in non-normally pigmented tissues of two scleractinian corals. *Proc. R. Soc. B.*, 275 : 2687-2693.
- Pandolfi J.M., Bradbury R.H., Sala E., Hughes T.P., Bjorndal K.A., Cooke R.G., McArdle D., McClenachan L., Newman M.J.H., Paredes G., Warner T.R. Jackson J.B.C. 2003. Global trajectories of the long term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301: 955-958.
- Pantos O., Cooney R.P., Le Tissier M.D.A., Barer M.R., O'Donnell A.G., Bythell J.C., 2003. The bacterial ecology of a plague-like disease affecting the Caribbean coral *Montastrea annularis*. *Environmental Microbiology*, 5 (5): 370-382.
- Pantos O., Bythell J.C. 2006. Bacterial community structure associated with white band disease in the elkhorn coral *Acropora palmata* determined using culture-independent 16S rRNA techniques. *Diseases of aquatic organisms*, 69 : 79-88.
- Patterson K.L., Porter J.W., Ritchie K.B., Polson S.W., Mueller E., Peters E.C., Santavy D.L., Smith G.W., 2002. The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Proc. Natl. Acad. Sci., USA* 99 : 8725–8730.
- Peters E.C., Oprandy J.J., Yevich P.P., 1983. Possible cause of “white band disease” in Caribbean corals. *J. Invert. Pathol.* 41 : 394–396.

- Peters E.C. 1984. A survey of cellular reactions to environmental stress and disease in Caribbean scleractinian corals. *Helgol Wiss Meeresunters*, 37 : 113–137.
- Peters, E.C., 1997. Diseases of coral-reef organisms : 114-139 *In* : C. Birkeland C. (ed.). Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York. : 536 pp.
- Peters E.C., Oprandy C.C., Yevich P., 1983. Possible causal agent of white band disease. *J. Invert. Pathol.*, 41 : 394-396.
- Peters E.C., Halas J.C., McCarty H.B., 1986. Calicoblastic neoplasms in *Acropora palmata* with a review of reports on anomalies of growth and form in corals. *J. Natl Cancer Inst.*, 76 : 895-912.
- Porter J.W., Meyer O.W., 1992. Quantification of loss and change in Floridian reef coral populations. *Am. Zool.*, 32 :625-640.
- Porter, J.W., Dustan P.W., Japp W., Patterson K., Vladimir K., Patterson M., Parsons M., 2001. Patterns of spread of coral disease in the Florida Keys. *Hydrobiol.*, 460 : 1-24.
- Randall R.H., Eldredge L.G. 1977. Effects of typhoon Pamela on the coral reefs of Guam. *In* : *Proceedings of the 3rd international Coral Reef Symposium*, Miami, 2 : 309-315.
- Randall C.J., Jordan-Garza A.G., Muller E.M., van Woesik R., 2016. Does dark-spot syndrome experimentally transmit among Caribbean Corals? *PLoS ONE*, 11(1): e0147493.
- Ravindran J., Raghukumar C., Raghukumar S., 2001. Fungi in association with healthy and diseased corals. *Diseases of Aquatic Organisms*, 47(3) : 219–228.
- Raymond B. 1981. Bombs, dredges and reefs – Florida and the Caribbean. 1981. *Proceedings of the IVth international Coral Reef Symposium*, Manille, 1 : 216
- Reshef L., Koren O., Loya Y., Zilber-Rosenberg L., Rosenberg E. 2006. The coral probiotic hypothesis. *Environmental microbiology*, 8 (2) : 2068-2073.
- Richardson L., 1992. Red band disease : a new cyanobacterial infestation of corals. *Proc. AAUS*, 10 : 153-160.
- Richardson L.L., 1996. Motility patterns of *Phormidium corallyticum* and *Beggiatoa* sp. associated with black-band disease of corals. *Bio. Bull.*, 165 : 429–435.
- Richardson LL., 1996. Horizontal and vertical migration patterns of *Phormidium coral-lyticum* and *Beggiatoa* spp. associated with black-band disease of corals. *Microbial Ecology*, 32(3) : 323–335.
- Richardson L.L., 1997. Occurrence of the black band disease cyanobacterium on healthy corals of the Florida Keys. *Bull. Mar. Sci.*, 61 : 485–490
- Richardson L.L., 1998. Coral diseases: what is really known? *Trends Ecol. Evol.*, 13 : 438–443.

- Richardson L.L., Carlson R.G., 1993. Behavioral and chemical aspect of black band disease in corals : an *in situ* field and laboratory study. *Proc. AAUS*, 13 : 107-116.
- Richardson L.L., Goldberg W.M., Carlton R.G., Halas J.C., 1998. Coral disease outbreak in the Florida Keys. *Rev. Biol. Trop.*, 46(5) : 197-198.
- Richardson L.L., Goldberg W.M., Kuta K.G., Aronson R.B., Smith G.W., Ritchie K. B., Halas J.C., Feingold J.S., Miller S.L., 1998. Florida's mystery coral killer identified. *Nature*, 392 : 557-558.
- Richardson L.L., Aronson R.R., 2000. Infectious diseases of reef corals. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp. Bali*, Indonesia 2 : 1225-1230.
- Richardson L.L., Kuta K.G., 2003. Ecological physiology of the black band disease cyanobacterium *Phormidium corallyticum*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 43 :287-298.
- Richardson L.L., Mills DeEtta K., Remily E.R., Voss D.V., 2005. Development and field application of a molecular probe for the primary pathogen of the coral disease white plague type II. *Rev. biol. Trop.*, 53 (1) : 1-10.
- Ritchie, K.B., and W.G. Smith., 1997. Physiological comparisons of bacterial communities from various species of scleractinian corals. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, Volume 1 : 521- 526.
- Ritchie, K.B., and W.G. Smith., 1998. Description of type II white band disease in acroporid corals. *Rev. Biol. Trop.*, 46(5) : 199-203.
- Ritchie, K.B., 2006. Regulation of microbial populations by coral surface mucus and mucus-associated bacteria. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 322 : 1-14.
- Roblee M., Barber T., Carlson P., Durako M., Fourqurean J., Muehkstein L., Porter D., Yarbro L., Zieman R., Zieman J., 1991. Mass mortality of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* in Florida Bay (USA). *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 71 : 297-299.
- Rodriguez-Martinez R.E., Benaszak A.T., Jordan-Dahlgren W., 2001. Necrotic patches affect *Acropora palmata* (Scleractinia: Acroporida) in the Mexican Caribbean. *Disease of aquatic organisms*, 47 : 229-234.
- Rodríguez S, Cróquer A., Guzmán H., Bastidas C., 2009. A mechanism of transmission and factors affecting coral susceptibility to *Halofolliculina* sp. infection. *Coral Reefs* 28(1):67-77.
- Rosenberg E., Ben-Haim Y., 2002. Microbial diseases of corals and global warming. *Environ. Microbiol.* 4 (6) : 318-326.
- Rosenberg E., Loya Y. (eds), 2004. Coral health and disease. Springer-Verlag, New York : 488 pp.
- Rosenberg E., Koren O., Reshef L., Efrony R., Zilber-Rosenberg I., 2007. The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nat. Rev. Microbiol.*, 5 : 355-362.

- Rotjan R.D. : Sara M. Lewis S.M., 2008. Impact of coral predators on tropical reefs. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 367 : 73-91.
- Rutzler K., Macintyre I.G. 1982. The Atlantic barrier reef ecosystem at Carrie Bow Cay, Belize. 1. *Smithsonian Contribution to Marine Science*, 12, 359 pp.
- Rützler K., 1988. Mangrove sponge disease induced by cyanobacterial symbionts: failure of a primitive immune system? *Dis. Aquat. Organ.* 5 : 143–149.
- Rutzler K., Santavy D.L., 1983. The black band disease of Atlantic reef corals, I Description of a cyanophit pathogen. *P.S.Z.N.I.: Mar.Ecol.*, 4 : 301-319.
- Rutzler K., Santavy D.L., Antonius A., 1983. The black band disease of Atlantic reef corals, III Distribution ecology and development. *P.S.Z.N.I.: Mar.Ecol.* 4 : 329-358.
- Rypien K.I., 2008. The origins and spread of *Aspergillus sydowii*, an opportunistic pathogen of caribbean gorgonian corals. PhD dissertation Cornell University : 113 pp.
- Rypien K.L., Andras J.P., Harvell C.D., 2008. Globally panmictic population structure in the opportunistic fungal pathogen *Aspergillus sydowii*. *Mol. Ecol.*, 17 : 4068–4078.
- Santavy D.L., Perters E.C., 1996. Microbial pests : coral disease in the western Atlantic. *Proc. 8th Int. Coral Reef Symp.*, Panama : 607-612.
- Santavy, D. L., Peters E.C., Quirolo C., Porter J.W., Bianchi C.N., 1999. Yellow blotch disease outbreak on reefs of the San Blas Islands, Panama. *Coral Reefs*, 18 : 97.
- Shinn E. 1976. Coral reef recovery in Florida and the Persian Gulf. *Environmental Geology*, 1 : 241-254.
- Shinn E.A., Smith G.W., Prospero J.M., Betzer P., Hayes M.L., Garrison V., Barber R.T., 2000. African Dust and the demise of Caribbean coral reefs. *Geo. Res. Let.*, 27 : 3029–3032.
- Smith G.W., Ives L.D., Nagelkerken I.A., Ritchie K.B., 1996. Caribbean sea-fan mortalities. *Nature*, 383:487.
- Smith G.W., 1998. Response of sea fans to infection with *Aspergillus* sp.. *Rev. Biol. Trop.*, 46 : 187-198.
- Smith G.W., Harvell C.D., Kim K., 1998. Observations on the pathogenesis of sea fans infected with *Aspergillus* sp. *Rev. Biol. Trop.*, 46 : 205–208.
- Squires D.F., 1965. Neoplasia in a coral? *Science*, 148 :503 – 505.
- Smantz A.M., 2002. Nutrient enrichment on coral reefs: is it a major cause of coral reef decline? *Estuaries*, 25 (4): 743-766.
- Soffer N., Brandt M.E., Correa A. MS., Smith T.B., Thurber R.V., 2014. Potential role of viruses in white plague coral disease. *The ISME Journal*, 8, 271–283.

- Sokolow, S.H. 2009. Effects of a changing climate on the dynamics of coral infectious disease: a review of the evidence. *Disease of aquatic organisms*, 87: 5-18.
- Solano, O. D., Navas-Suarez G., Moreno-Forero S.K.. 1993. Blanqueamiento coralino de 1990 en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario (Caribe colombiano). *An. Inst. Invest. Mar. Punta Betín*, 22: 97-111.
- Soniat T.J., 1996. Epizootiology of *Perkinsus* *manus* disease of eastern oysters in the Gulf of Mexico. *J. Shellfish Res.*, 15 : 35-43.
- Squires D.F., 1965. Neoplasia in a coral? *Science*, 148 : 503-505.
- Stephenson W., Endean R., Bennett I., 1958. An ecological survey of the marine fauna of Low Isles, Queensland. *Australian Journal of Marine and Freshwater Research*, 9 : 261-318.
- Stoddart D.R. 1969. Post-hurricane changes on the British Honduras reefs and Cays : resurvey 1965. *Atoll Research Bulletin*, 131 : 1 - 31
- Stoddart D.R. 1974. Post-hurricane changes on the British Honduras reefs and Cays : resurvey of 1972. *Proceedings of the 2nd international Coral Reef Symposium*, Brisbane, 2 : 473-483.
- Storr J.F., 1964. Ecology of the Gulf of Mexico commercial Sponges and its relations to the fishery. US Fish and Wildlife Service. Special report, 466 : 73 pp.
- Sussman M., Loya Y., Fine M., Rosenberg E., 2003. The marine fireworm *Hermodice carunculata* is a winter reservoir and spring-summer vector for the coral-bleaching pathogen *Vibrio shiloi*. *Environ. Microbiol.*, 5 : 250-255.
- Sutherland K., Porter J.W., Torres C., 2004. Disease and immunity in in Caribbean et Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 266 :273-302.
- Taylor D., 1983. The black band disease of Atlantic reef corals. II. Isolation, cultivation, and growth of *Phormidium corallyticum*. *PSZNI Mar. Ecol.* 4 : 320-328.
- Van Woesik R., Randall C.J., 2017. Coral disease hotspots in the Caribbean. *Ecosphere*, 8(5) : 1-10.
- Verde A., Bastidas C., Croquer A., 2016. Tissue mortality by Caribbean ciliate infection and white band disease in three reef-building coral species. *Peer J.*, 4 : e2196.
- Veron J.E.N., Hoegh-Guldberg O., Lenton T.M., Lough J.M., Obura D.O., Pearce-Kelly P., Sheppard C.R.C., Spalding M., Stafford-Smith M.G., Rogers A.D., 2009. The coral reef crisis : the critical importance of < 350 ppm CO₂. *Marine Pollution Bulletin*, 58 : 1428-1436.
- Vicente V.P., 1990. Responses of sponges with autotrophic endosymbionts during the coral-bleaching episode in Puerto Rico (West Indies). *Coral Reefs*, 8 : 199-202.
- Walsh W.J. 1983 Stability of a coral reef fish community following a catastrophic storm. *Coral Reefs*, 2 : 49-63
- Webster, N.S., Negri, A.P., Webb, R.I., and Hill, R.T. (2002). A spongin-boring alpha proteobacterium is the etiological agent of disease in the Great Barrier Reef sponge, *Rhopaloeides odorabile*. *Mar. Ecol. Progr. Ser.*, 232: 305-309.
- Webster N.S., 2007. Sponge disease: a global threat? *Environmental Microbiology*, 9(6) : 1363-1375.

- Weil E., Urreiztieta I., Garzón-Ferreira J., 2002. Geographic variability in the incidence of coral and octocoral diseases in the wider Caribbean. *Proc. 9th Int. Coral Reef Symp.*, Bali, Indonesia 2 : 1231-1238.
- Weil E., 2004. Coral reef diseases in the wider Caribbean : 35-58. *In*: Rosenberg E., Loya Y. (eds) Coral health and disease. Springer-Verlag, Berlin, 488 pp.
- Weil E., Smith G., Gil-Agudelo D.L., 2006. Status and progress in coral reef disease research. *Diseases of aquatic organisms*, 69 : 1-7.
- Weil E., Croquer A. 2009. Spatial variability in distribution and prevalence of Caribbean scleractinian coral and octocoral diseases. I. Community-level analysis. *Diseases of aquatic organisms*, 83 : 195-208.
- Weil E., Croquer A., Urreiztieta I. 2009. Yellow band disease compromises the reproductive output of the Caribbean reef-building coral *Montastraea faveolata* (Anthozoa, Scleractinia). *Diseases of aquatic organisms*, 87 : 45-55.
- Weil E., Rogers C.S., 2011. Coral reefs disease in the Atlantic-Caribbean. 465-491. *In* : Dubinsky Z., Stambler N. (eds). Coral reefs : an ecosystem in transition. Springer-Verlag, Berlin.
- Weis V.M., 2008. Cellular mechanisms of Cnidarian bleaching : stress causes the collapse of symbiosis. *J. Exp. Biol.* 211 : 3059-3066.
- Weir J.R., Garrison V., Smith G.W., Shinn E.A., 2004. The relationship between gorgonian coral (Cnidaria: Gorgonacea) disease and African dust storms. *Aerobiologia* 20 : 119-126.
- Wilkinson C., 2004. Status of coral reefs of the world: 2004. Global coral reef monitoring network, Australian Institute of marine Science, Townsville, Queensland, Australia , 557 pp.
- Wilkinson C., 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global coral reef monitoring network, Australian Institute of marine Science, Townsville, Queensland, Australia, 298 pp.
- Wilkinson C., Souter D., editors. Status of Caribbean coral reefs after bleaching and hurricanes in 2005. Townsville, Queensland, Australia: Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN) and Reef and Rainforest Research Centre, 225 pp.
- Williams Jr. E.H., Bunkley-Williams L., 2000. Marine major ecological disturbances of the Caribbean. *The Infectious Disease Review*, 2(3) : 110-127.
- Willis B.L., Page C.A., Dindsdale E.A., 2004. Coral disease in the Great Barrier Reef : 69-104. *In*: Rosenberg E., Loya Y. (eds) Coral health and disease. Springer-Verlag, Berlin, 488 pp.
- Winkler R., Antonius A., Renegar D.A., 2004. The skeleton eroding band disease on coral reefs of Aqaba, Red Sea. *Mar. Ecol.*, 25(2) : 129-144.
- Woodley J.D., Chornesky E.A., Clifford P.A., Jackson J.B.C., Kaufman L.S., Knowlton N., Lang J.C., Pearson M.P., Porter J.W., Rooney M.C., Rylaarsdam K.W., Tunnicliffe V.J., Whale C.M., Wulff J.L., Curtis A.S.G., Dallmeyer M.D., Jupp B.P., Koehl M.A.R., Neigel J., Sides E.M. 1981. Hurricane Allen 's impact on Jamaican coral reefs. *Science*, 214 : 749-755.
- Work T.M., Aeby G.S. 2006. Systematically describing gross lesions in corals. *Diseases of aquatic organisms*, 70 : 155-160.

- Wulff J.L., 2006. Rapid diversity and abundance decline in a Caribbean coral reef sponge community. *Biol. Conserv.*, 127 : 167–176.
- Wulff J.L., 2007. Disease prevalence and population density over time in three common Caribbean coral reef sponge species. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 87 : 1715–1720.
- Zuluaga-Montero A., Sabat A.M., 2012. Spatial variability of disease incidence and mortality in the sea fan *Gorgonia ventalina* in Puerto Rico (Alcyonacea: Goorgonidae). *Rev. Biol. Trop.*, 60(2) : 517-26.