



TRANSCOR

Étude de la survie de transplants de *Corallium rubrum* et de *Paramuricea clavata* dans le cadre d'un programme expérimental de transplantation sur sites naturels et artificiels



PREAMBULE

Contexte, financements et partenaires : Ce rapport s'inscrit dans le cadre du projet TRANSCOR porté par **Septentrion Environnement (SE)**. Ce rapport présente le contexte dans lequel le projet s'inscrit et les résultats de l'étude, menée sur le territoire du **Parc national des Calanques (PnCal)**. Une discussion des résultats en rapport avec les connaissances scientifiques actuelles est également apportée. Les partenaires associés à ce projet sont **l'Institut Méditerranéen d'Océanographie (MIO)** et le **PnCal**. Ce projet a été financé par la **DIRM** dans le cadre d'un appel à projet 'Stratégie restauration écologique' lancé dans le cadre du PAMM en 2018, **l'Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse**, la **Région Sud** et également par la **Fondation de la Mer**.

Référent scientifique : Adrien Cheminée (SE)

Plongeurs scientifiques impliqués dans le projet : Olivier Bianchimani (SE), Solène Basthard-Bogain (SE), Tristan Estaque (SE), Justine Richaume (SE), Vincent Blondeaux (SE), Giulia Gatti (SE) et Margo Fargetton (SE).

Analyses des données et rédaction scientifique : Tristan Estaque (SE)

Analyses microbiologiques : Marc Bally (MIO)

Citation, utilisation, reproduction : Ce travail doit être cité comme suit (citation) ; l'utilisation et reproduction sont libres et gratuites, sous réserve de citer les auteurs et de mentionner les noms des organismes financeurs (Financements et réalisation).

Citation : « Estaque T., Bianchimani O, Basthard-Bogain S., Richaume J., Gatti G., Bally M., Cheminée A., 2022. Projet TRANSCOR : Étude de la survie de transplants de *Corallium rubrum* et de *Paramuricea clavata* dans le cadre d'un programme expérimental de transplantation sur sites naturels et artificiels. Septentrion Env. publ. - 59 p. ».

Ce document est publié sous licence CC BY 4.0

(<https://creativecommons.org/licenses/by/4.0/deed.fr>)



1.	INTRODUCTION	5
1.1.	Biodiversité marine et changement global	5
1.2.	Traits d'histoire de vie particuliers et implication pour la conservation	6
1.3.	Alcyonacea et concepts de restauration écologique	6
1.4.	Objectifs de l'étude	7
2.	MATÉRIEL ET MÉTHODES	8
2.1.	Sites d'études	8
2.1.1.	Protocole 1 : transplantation in situ	8
2.1.2.	Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées	9
2.1.3.	Protocole 3 : transplantation inter-sites	9
2.2.	Méthode de transplantation	10
2.2.1.	Prospection	11
2.2.2.	Protocole 1 : transplantation <i>in situ</i>	11
2.2.3.	Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées	12
2.2.4.	Protocole 3 : transplantation inter-sites	12
2.2.5.	Étude du microbiome de <i>P. clavata</i> : protocoles 2 et 3	13
2.3.	Méthode de suivi	13
2.4.	Photogrammétrie	14
2.4.1.	Principe	14
2.4.2.	Prises de vue et réglages de l'appareil	15
2.4.3.	Réalisation et calibration des modèles	15
2.5.	Mesure de la taille des transplants de <i>Corallium rubrum</i>	16
2.5.1.	Exactitude, précision et résolution	17
2.6.	Traitement des données et analyses statistiques	17
3.	RÉSULTATS	20
3.1.	Protocole 1 : transplantation <i>in situ</i>	20
3.1.1.	Présence des transplants de <i>P. clavata</i>	20
3.1.2.	Présence des transplants de <i>C. rubrum</i>	23
3.1.3.	Pourcentage de nécrose des transplants de <i>P. clavata</i>	25
3.1.4.	Pourcentage de nécrose des transplants de <i>C. rubrum</i>	25
3.2.	Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées	26
3.2.1.	Présence des transplants de <i>P. clavata</i>	26
3.2.2.	Présence des transplants de <i>C. rubrum</i>	27
3.2.3.	Pourcentage de nécrose des transplants de <i>P. clavata</i>	28
3.2.4.	Pourcentage de nécrose des transplants de <i>C. rubrum</i>	30
3.3.	Protocole 3 : transplantation inter-sites de <i>P. clavata</i>	30
3.3.1.	Présence des transplants	30
3.3.2.	Pourcentage de nécrose	31

3.4.	Données de températures	32
3.5.	Analyse du microbiome des transplants de <i>P. clavata</i>	35
3.6.	Vitalité des colonies mères	38
3.7.	Modèles obtenus par photogrammétrie : exactitude, résolution et précision	39
3.8.	Mesure de la croissance des transplants de <i>C. rubrum</i>	39
4.	DISCUSSION	40
4.1.	Réponse à la manipulation de transplantation	40
4.2.	Capacités d'adaptation aux changements de contextes thermiques et environnementaux	42
4.3.	Amélioration de la méthode	43
4.4.	Variation du microbiome de <i>P. clavata</i> à la suite du changement de contexte thermique et environnemental (protocoles 2 et 3)	44
4.5.	Effet du prélèvement sur les colonies mères	46
4.6.	Efficacité de la photogrammétrie pour acquérir taille et croissance des transplants	47
4.7.	Implications pour la conservation	48
5.	CONCLUSION	52
	RÉFÉRENCES	55

1. INTRODUCTION

1.1. Biodiversité marine et changement global

Dans le contexte de changement global actuel qui menace toute la biosphère, les écosystèmes marins côtiers se trouvent en première ligne (Harley *et al.*, 2006). Parmi les organismes marins, les organismes benthiques sessiles sont les plus exposés aux modifications environnementales du fait de leur mode de vie fixé. En Méditerranée nord-occidentale, deux anomalies thermiques durant les étés 1999 et 2003 ont été particulièrement meurtrières pour un grand nombre de ces organismes (Cerrano *et al.*, 2000; Perez *et al.*, 2000; Romano *et al.*, 2000; Garrabou *et al.*, 2009). Les biocénoses “coralligène” et “grotte semi-obscur” sont tout particulièrement concernées par des épisodes de mortalité massive des deux espèces d’Alcyonacea emblématiques de ces biocénoses que sont la gorgone rouge, *Paramuricea clavata* (Risso, 1826) et le corail rouge, *Corallium rubrum* (Linné, 1758). Ces espèces très communes en Méditerranée nord-occidentale sont retrouvées le long d’un gradient de profondeur allant jusqu’à 150 m pour *P. clavata* (Boavida *et al.*, 2016) et plus de 1000 m pour *C. rubrum* (Knittweis *et al.*, 2016). Les différentes populations de ces espèces vivent donc dans des habitats aux conditions très variées, les populations superficielles évoluant dans un environnement relativement plus variable et marqué par des fluctuations de températures saisonnières importantes (Bensoussan *et al.*, 2010), tandis que les populations profondes se trouvent dans des conditions de températures plus stables aux alentours de 13 °C. Les populations superficielles vivant très près de leur seuil de thermotolérance (Torrents *et al.*, 2008; Bensoussan *et al.*, 2010) sont donc grandement menacées par les anomalies thermiques (Garrabou *et al.*, 2001; Harmelin et Garrabou, 2005; Linares *et al.*, 2005, 2008; Torrents *et al.*, 2008). En Méditerranée nord-occidentale, ces anomalies thermiques peuvent être (1) caractérisées par de courtes périodes (2 à 5 jours) avec une température moyenne atteignant plus de 27 °C et souvent associées à des variations journalières ou périodiques, ou (2) caractérisées par de longues durées (jusqu’à 1 mois) à une température chaude (24 °C) et une faible variation saisonnière (Crisci *et al.*, 2011).

Par ailleurs, des perturbations d’origines anthropiques impactent aussi ces deux espèces. Les populations de *C. rubrum* sont directement impactées par l’exploitation depuis l’Antiquité (Lo Basso et Raveux, 2018) et montrent aujourd’hui une structuration des populations en classes de tailles perturbée (Garrabou et Harmelin, 2002; Tsounis *et al.*, 2006, 2007; Linares *et al.*, 2010). *P. clavata* est aussi particulièrement menacée par les activités anthropiques

telles que la plongée (Coma *et al.*, 2004; Linares *et al.*, 2007, 2008; Piazzi *et al.*, 2012), les ancragés ou les filets de pêche (Ferrigno *et al.*, 2018).

1.2. Traits d'histoire de vie particuliers et implication pour la conservation

Ces deux espèces longévives ont des traits d'histoire de vie particuliers : croissance lente, maturité sexuelle retardée, faible dispersion larvaire et faible recrutement (Coma *et al.*, 1995, 1998; Garrabou et Harmelin, 2002; Marschal *et al.*, 2004; Torrents *et al.*, 2005; Linares *et al.*, 2010; Santangelo *et al.*, 2012). Il en découle ainsi une tendance à l'isolation génétique sur l'échelle spatiale et le long du gradient de profondeur (Abbiati *et al.*, 1993; Ledoux *et al.*, 2010b, 2010c; Mokhtar-Jamaï *et al.*, 2013), qui en font des espèces toutes particulièrement sensibles aux différentes perturbations naturelles et anthropiques. Pour *C. rubrum* plus particulièrement, il semble exister un seuil de connectivité vers 50 m de profondeur, dont résulte très peu d'échanges le long du gradient de profondeur, induisant parfois une différenciation génétique à l'échelle de la dizaine de centimètre (Costantini *et al.*, 2011). Pour *P. clavata*, aucun seuil de connectivité en profondeur ne semble exister mais une différenciation génétique se fait néanmoins progressivement le long du gradient de profondeur et spatialement, parfois à l'échelle du kilomètre (Mokhtar-Jamaï *et al.*, 2013). Cette isolation génétique peut aussi conduire à des phénomènes d'adaptations locales face aux anomalies de températures (Ledoux *et al.*, 2010a; Haguénauer *et al.*, 2013; Mokhtar-Jamaï *et al.*, 2013; Pratlong *et al.*, 2015, 2018). Les populations adaptées pourraient donc constituer des populations sources pour l'adaptation aux anomalies thermiques des autres populations de ces espèces.

1.3. Alcyonacea et concepts de restauration écologique

Malgré la grande dominance d'études portant sur la transplantation des Hexacoralliaires tropicaux (Fisk, 1989; Clark et Edwards, 1995; Yap *et al.*, 1998; Edwards et Clark, 1999) plutôt que sur les Octocoralliaires, dès la fin du 19^e siècle des projets de transplantation ont été menés en Méditerranée sur *C. rubrum* et *P. clavata* (Weinberg, 1979; Ounais-Thèvenin *et al.*, 1998; Linares *et al.*, 2008; Ledoux *et al.*, 2010a; Ponti *et al.*, 2014; Montero-Serra *et al.*, 2018). C'est dans cette optique de restauration que s'inscrit le projet TRANSCOR (2018-2021), piloté par l'association Septentrion Environnement. Ce projet est lauréat d'un appel à projet coordonné par la Direction Interrégionale de la Mer Méditerranée (DIRM) dans le cadre du Plan d'Action pour le Milieu Marin (PAMM). Ce dernier a été mis en place en Méditerranée

française pour répondre à la Directive Cadre 'Stratégie pour le Milieu Marin' (DCSMM) portée par l'Union Européenne depuis 2008. Le projet TRANSCOR consiste en une expérimentation de transplantation de *C. rubrum* et *P. clavata* au sein du Parc national des Calanques, en se basant sur ce qui a déjà été expérimenté sur ces deux espèces. Cette zone géographique est connue pour montrer de grandes instabilités thermiques et une importante variabilité interannuelle des conditions hydroclimatiques, induites par la présence de mistral entraînant des upwellings qui apportent des eaux froides et profondes en surfaces durant la période estivale (Bensoussan *et al.*, 2010). En revanche, en l'absence de mistral certains étés, cette zone géographique est aussi sujette aux deux types d'anomalies thermiques connus en Méditerranée nord-occidentale (Crisci *et al.*, 2011) et des mortalités y ont été recensées après les étés 1999 et 2003, caractérisées par des épisodes de canicules (Perez *et al.*, 2000; Garrabou *et al.*, 2001, 2009).

1.4. Objectifs de l'étude

Le but premier du projet TRANSCOR est de mieux comprendre les modalités d'adaptation au contexte de changement global actuel pour *C. rubrum* et *P. clavata* et de collecter des données permettant d'envisager la restauration de sites où leurs populations sont endommagées grâce à la transplantation de colonies saines. Pour cela le projet TRANSCOR comprend une série d'expérimentations selon 3 modalités distinctes consistant à étudier la survie de ces espèces (1) suite à une transplantation *in situ* sur leur habitat initial, (2) suite au changement des conditions de développement par le biais de transplantations croisées (changement de profondeur) et (3) suite au changement de contexte géographique et environnemental par le biais d'une transplantation d'un site vers un autre à profondeur constante. Le projet TRANSCOR a donc comme objectif multiple de comprendre la résistance de *C. rubrum* et *P. clavata* à la méthode de transplantation, au changement de contexte thermique (*e.g.* anomalies thermiques) et au changement de contexte environnemental (*e.g.* pollution anthropique, transplantation sur récifs artificiels). Pour cela, il a ici été utilisé les données provenant d'un suivi régulier *in situ* s'étalant sur 1 an, qui a permis de collecter ces paramètres par le biais d'observations visuelles, et les données provenant de l'extraction *a posteriori* de mesures via des techniques de photogrammétrie adaptées à l'écologie marine (Drap *et al.*, 2013a, 2013b, 2014; Royer *et al.*, 2018). La photogrammétrie a de plus permis d'estimer la

taille des transplants dans le but d'établir un état initial en vue de futures études portant sur leur croissance après transplantation.

Par ailleurs, le projet contient en parallèle une analyse microbiologique des communautés bactériennes associées à *P. clavata*, réalisée par l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO). De récentes études ayant montré l'importance de ces communautés bactériennes dans la formation d'associations stables avec *P. clavata*, contribuant ainsi à son fonctionnement biologique (La Rivière *et al.*, 2013; van de Water *et al.*, 2017a, 2017b), cette analyse permettrait la mise en évidence d'éventuelles modifications du microbiome en lien avec les transplantations à profondeurs croisées et les transplantations inter-sites. L'état de santé des transplants serait alors connu et l'installation d'éventuels pathogènes pouvant causer des épisodes de mortalités (Bally et Garrabou, 2007) pourrait être identifiée.

2. MATÉRIEL ET MÉTHODES

2.1. Sites d'études

La présente étude s'est déroulée au sein du Parc national des Calanques. Les critères de choix des sites de transplantation étaient (1) la présence d'un habitat en bon état de conservation, (2) l'abondance des colonies au sein des populations de *P. clavata* et *C. rubrum*, (3) La présence de grandes colonies de ces deux espèces, (4) la faible présence de dégradation mécanique et (5) la faible fréquentation par les plongeurs.

2.1.1. Protocole 1 : transplantation in situ

Pour *P. clavata*, quatre sites ont été retenus (**Fig.1** et **Tab.1**) : l'Impérial du Large (île de Riou ; 43.1696 °N, 5.3948 °E), la Saème (île Maire ; 43.2081 °N, 5.3381 °E), le tombant à l'est de la Grotte à Corail (île Maire ; 43.2102 °N, 5.3325 °E) et les Pharillons (île Maire ; 43.2073 °N, 5.3378 °E). Les deux premiers sites comportaient chacun trois sous-sites, tandis que pour des raisons réglementaires le tombant à l'est de la Grotte à Corail ne comportait que deux sous-sites et les Pharillons un seul sous-site. Pour *C. rubrum*, trois sites ont été retenus (**Fig.1** et **Tab.1**) : la Grotte Arc-En-Ciel (île Jarre ; 43.1969 °N, 5.3637 °E), la Grotte à Corail (île Maire ; 43.2106 °N, 5.3328 °E) et les Pharillons (île Maire ; 43.2077 °N, 5.3882 °E). Chaque site comportait deux sous-sites. La profondeur des différents sites s'étendait de 12.5 m à 23.0 m pour *P. clavata* et de 10.7 m à 27.4 m pour *C. rubrum*.

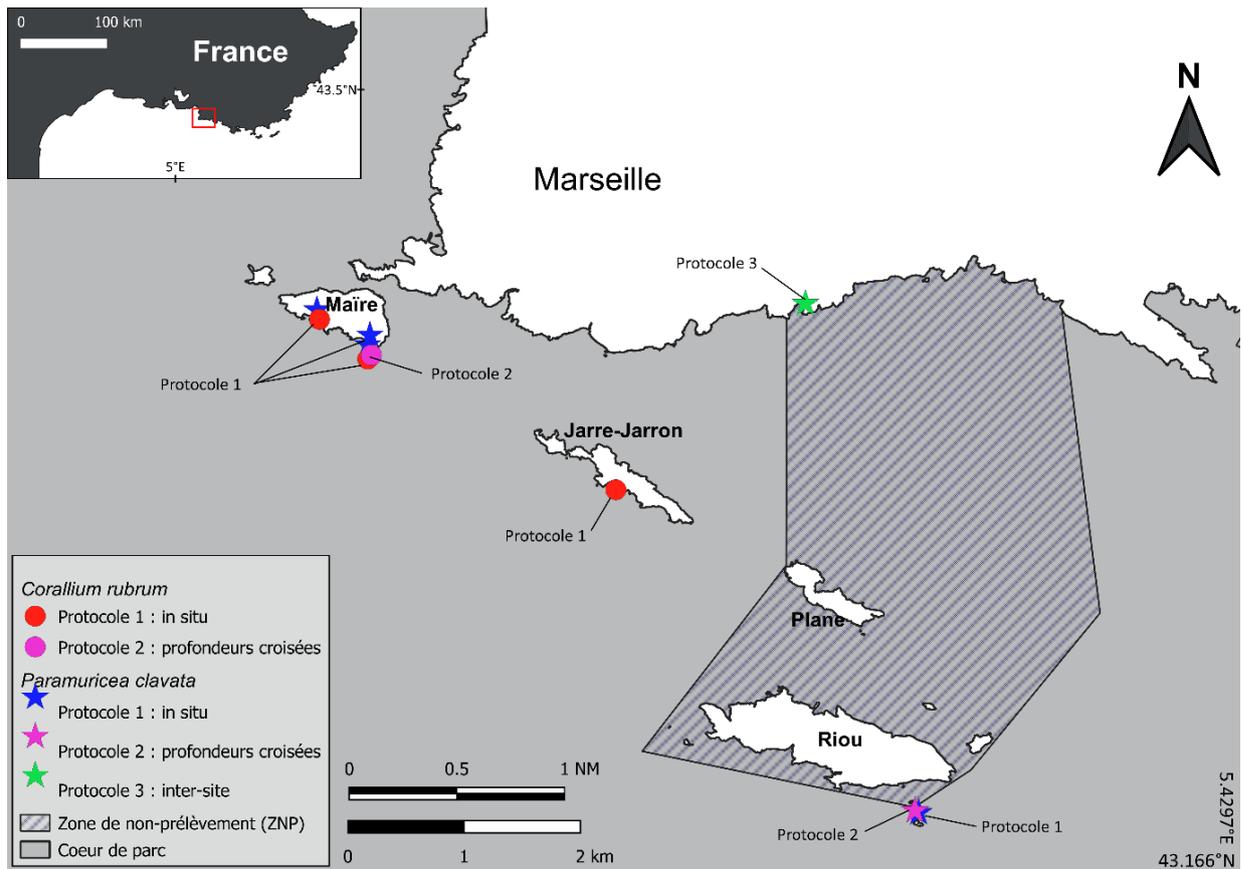


Figure 1. Sites de transplantation. Les cercles représentent les sites de transplantation de *C. rubrum* et les étoiles les sites de transplantation de *P. clavata*. (Sources : Parc National des Calanques, IGN, Septentrion Environnement).

2.1.2. Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées

Dans le cadre de ce protocole un seul site de transplantation par espèce a été retenu (**Fig.1** et **Tab.1**). Pour *P. clavata* le site retenu était l'Impérial du Large (île de Riou ; 43.1696 °N, 5.3948 °E) et il comportait 3 sous-sites. Pour *C. rubrum*, le site retenu était les Pharillons (île Maire ; 43.2073 °N, 5.3378 °E) et il comportait 2 sous-sites. Sur chaque sous-site il y avait deux profondeurs de transplantation situées aux alentours de 20 m et 40 m.

2.1.3. Protocole 3 : transplantation inter-sites

Le protocole de transplantation inter-sites n'a été appliqué qu'à *P. clavata*. Pour cela des colonies provenant de l'Impérial du Large (île de Riou ; 43.1696 °N, 5.3948 °E) à une profondeur de 20 m ont été transplantées sur le site de Podestat – récifs artificiels REXCOR (43.2096 °N, 5.3844 °E) (**Fig.1** et **Tab.1**). Ce site est situé à proximité du rejet de la STEP (station d'épuration des eaux usées) de Cortiou et est caractérisé par la présence de rejet anthropiques non traités lorsque les capacités de la STEP sont dépassées. Sur ce site, 2 sous-sites de

transplantation sur récif artificiel (récif à rague et récif fractal) et 1 sous-site sur substrat naturel ont été retenus.

Tableau 1. Nomenclature de l'ensemble des sites et sous-sites pour les 2 espèces et les 3 protocoles

Protocoles	Espèces	Sites	Sous-sites
Protocole 1	<i>P. clavata</i>	maire_ouest	ma_ouest_1
			ma_ouest_2
		imperial_large	imp_1
			imp_2
	imp_3		
	saeme	ma_est_saeme_piton	
		ma_est_saeme_grotte	
maire_est	ma_est_saeme_tombant		
<i>C. rubrum</i>	jarre	ma_est_pha	
		ja_gaec_1_ext	
	maire_ouest	ja_gaec_2_int	
		ma_gac_1_entree	
		ma_gac_2_fond	
pharillons	pha_arche_1		
	pha_tombant_2		
Protocole 2	<i>P. clavata</i>	imperial_large	implarge_large
			implarge_milieu
	implarge_riou		
<i>C. rubrum</i>	pharillons	pha_arche	
		pha_faille	
Protocole 3	<i>P. clavata</i>	REXCOR-Podestat	fractale_intersite
			podestat_intersite

2.2. Méthode de transplantation

Les manipulations de transplantation ont été effectuées en plongée sous-marine aux mois de juin 2020 (protocole 1) et novembre 2020 (protocole 2 et 3) selon le protocole défini dans le projet MERCES, 2017 (J. Garrabou, comm. pers.). Pour chaque espèce, des colonies mères saines (*i.e.* nécrose < 10 %) ayant une taille suffisante (*i.e.* 10 cm pour *C. rubrum* et 20 cm pour *P. clavata*) ont été identifiées puis utilisées pour chaque sous-site. Des fragments d'une taille supérieure à 5 cm pour *P. clavata* et supérieure à 3 cm pour *C. rubrum* ont été prélevés sur chaque colonie mère. Les fragments ont été prélevés à l'aide d'un sécateur pour *P. clavata* et en les cassant manuellement pour *C. rubrum*, et ont été conservés dans un dispositif

permettant le stockage des fragments provenant de chacune des colonies mères séparément. La transplantation a ensuite été effectuée à l'aide d'un mastic époxy bi-composant IVEGOR® après avoir mis à nu le substrat à l'aide d'une brosse métallique pour favoriser une meilleure prise du mastic. Les fragments étaient ensuite insérés dans une boule de mastic de taille adaptée pour enfin être apposés contre le substrat par pression à l'aide des doigts. Les plongeurs manipulant les fragments à transplanter portaient systématiquement des gants en latex afin d'éviter tout potentiel transfert de pathogènes pouvant influencer la survie des transplants. Pour chacun des sous-sites, une logique de lecture de gauche à droite et de haut en bas a été conservée afin de permettre une meilleure identification des transplants lors du suivi. Une couverture photogrammétrique a été effectuée à la suite de chaque transplantation afin d'obtenir par la suite un modèle 3D de chaque sous-site et pouvoir effectuer la mesure des transplants à T_0 . Les colonies mères prélevées ont également été marquées afin d'être identifiées et leur position a été cartographiée à l'échelle du sous-site grâce à la photogrammétrie.

L'entièreté du protocole de transplantation sur un sous-site, du marquage et prélèvement sur les colonies mères à la pose des transplants, a nécessité 1 h pour *P. clavata* et 40 min pour *C. rubrum* sur une base de deux plongeurs équipé de recycleur à circuit fermé (CCR).

2.2.1. Prospection

Les manipulations de transplantation ont été précédées d'une campagne de prospection pour identifier les meilleurs sites pour réaliser les transplantations. Les critères de choix étaient (1) la présence d'un habitat en bon état de conservation, (2) l'abondance des colonies au sein des populations de *P. clavata* et *C. rubrum*, (3) La présence de grandes colonies de ces deux espèces, (4) la faible présence de dégradation mécanique et (5) la faible fréquentation par les plongeurs. La prospection des sites a nécessité 8 plongées réparties sur 5 journées. En parallèle, 15 plongées réparties sur 9 journées ont été nécessaires pour réaliser le repérage, l'identification et le marquage des colonies mères.

2.2.2. Protocole 1 : transplantation *in situ*

Dans le cadre du protocole de transplantation *in situ*, 4 fragments par colonies mères de *P. clavata* et 2 fragments par colonies mères de *C. rubrum* ont été prélevées. Au total, 90 colonies mères de *P. clavata* ont été prélevées pour un total de 360 transplants, et 60 colonies mères de *C. rubrum* ont été prélevées pour un total de 120 transplants.

Au total, 6 plongées réparties sur 2 journées ont été nécessaires à la transplantation de *C. rubrum* et 7 plongées réparties sur 6 journées pour *P. clavata*.

2.2.3. Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées

L'objectif du protocole de transplantation à profondeurs croisée était de comprendre les modalités d'adaptation de *P. clavata* et *C. rubrum* face aux changements de régimes thermiques. Pour cela les fragments ont été prélevés sur des colonies mères à 20 m et à 40 m de profondeur. Pour chacune de ces colonies mères, des fragments ont été transplantés *in situ* ("contrôle") et d'autres ont subi un croisement de profondeur (transplantation croisée). La moitié des fragments prélevés à 20 m ont été transplantés à 20 m et l'autre moitié a été transplantée à 40 m. La moitié des fragments prélevés à 40 m ont été transplantés à 40 m et l'autre moitié à 20 m.

Dans le cadre de ce protocole, 60 colonies mères de *P. clavata* (10 par profondeur pour chacun des 3 sous-sites) et 20 colonies mères de *C. rubrum* (5 par profondeur pour chacun des 2 sous-sites) ont été prélevées. Au total 320 transplantations de *P. clavata* ont été réalisées (240 pour l'étude de la survie et 80 pour l'étude du microbiome) et 80 transplantations de *C. rubrum*. Sur chaque sous-site de transplantation 2 fragments par colonies mères ont été transplantés à leur profondeur d'origine ("contrôle") et 2 ont subi une transplantation croisée. Pour *P. clavata*, on retrouvait donc 20 transplants issus de 20 m et 20 transplants issus de 40 m sur chaque sous-site aux 2 profondeurs. La seule exception était pour le site de transplantation servant à l'étude du microbiome des transplants, où 2 fragments supplémentaires par colonies mères ont été prélevés, pour un total de 4 fragments par colonies mère. On retrouvait alors 40 transplants issus de 20 m et 40 transplants issus de 40 m aux deux profondeurs d'étude. Pour *C. rubrum*, on retrouvait 10 transplants issus de 20 m et 10 transplants issus de 40 m à chacune des profondeurs d'étude.

Au total 4 plongées réparties sur 3 journées ont été nécessaires à la transplantation de *C. rubrum* et 6 plongées réparties sur 3 journées pour *P. clavata*.

2.2.4. Protocole 3 : transplantation inter-sites

L'objectif du protocole de transplantation inter-sites était de comprendre les modalités d'adaptation de *P. clavata* au changement de contexte environnemental. Dans ce but des fragments de colonies mères issus de l'Impérial de Large (île de Riou ; 43.1696 °N, 5.3948 °E) ont été transplantés sur les récifs artificiels REXCOR de Podestatet sur le substrat naturel à

proximité afin de tester l'effet de la pollution seule et couplée au changement de substrat sur les transplants. Ces colonies mères étaient les mêmes que le sous-site servant à l'étude du microbiome de *P. clavata* afin de pouvoir étudier la variation du microbiome des colonies dans le cadre de la transplantation à profondeurs croisées (protocole 2) et d'une transplantation inter-sites sur substrats artificiels et naturels (protocole 3). À partir de ces 10 colonies mères 12 fragments supplémentaires (total = 20) par colonies ont été prélevés. 4 fragments ont ensuite été transplantés sur chacun des 3 sous-sites (récif rague, récif fractal, et substrat naturel de la calanque de Podestat). On retrouvait donc 40 transplants par sous-site. Au total, 2 plongées réparties sur 1 journée ont été nécessaires à la transplantation de *P. clavata* pour ce protocole.

2.2.5. Étude du microbiome de *P. clavata* : protocoles 2 et 3

Dans le cadre des protocoles de transplantation à profondeurs croisée (protocole 2) et de transplantation inter-sites (protocole 3) une étude de la variation du microbiome de *P. clavata* a été réalisée. Pour cela 20 fragments ont été prélevés sur 10 colonies mères de l'Impérial du Large. Ensuite, 4 de ces fragments ont été transplantés à 20 m, 4 à 40 m, et 12 sur le site de REXCOR-Podestat (4 par sous-site). En parallèle un prélèvement supplémentaire a été réalisé afin d'obtenir le microbiome de l'ensemble des 10 colonies mères à T_0 . Parmi les 4 transplants transplantés à chaque profondeur (protocole 2) et sur chacun des 3 sous-sites de REXCOR-Podestat, 2 étaient destinées à être prélevés à $T_0 + 6$ mois et $T_0 + 1$ an respectivement.

2.3. Méthode de suivi

Le suivi des transplants des deux espèces a été effectué en plongée sous-marine, toujours par les 4 mêmes plongeurs scientifiques. Le protocole de suivi s'est déroulé sur 4 temporalités : 1 mois (T_1), 3 mois (T_2), 6 mois (T_3) et 1 an (T_4) après la transplantation. Cela a été réalisé sur chacun des sites et sous-sites pour les deux espèces et pour les 3 protocoles. Les variables explicatives de notre design d'échantillonnage étaient donc (1) pour le protocole 1 de transplantation *in situ* le site et le sous-site de transplantation, (2) le traitement subi par les transplants (transplantation *in situ* ou croisement de profondeur) pour le protocole 2 de transplantation à profondeurs croisées, et (3) le sous site de transplantation et la nature du substrat (artificiel ou naturel) pour le protocole 3 de transplantation inter-sites.

Pour estimer l'efficacité de la méthode de transplantation et la vitalité des transplants, les variables réponses mesurées étaient la présence ou absence des transplants et leur

pourcentage de nécrose. Ces variables ont été estimées directement en plongée à l'aide de plaquettes immergeables sur lesquelles les observations étaient annotées. Pour *C. rubrum* uniquement, la distinction entre les transplants absents ayant laissé en place le mastic et ceux absents sans mastic présent a été faite dans le but de discerner une chute des transplants liée à une mauvaise fixation du mastic vs. une chute liée à une nécrose ayant fragilisée puis provoquée la chute du transplant. Cela n'a pas été réalisé pour *P. clavata* car la zone de transplantation était entièrement colonisée par des macrophytes photophiles empêchant de distinguer l'emplacement des transplants tombés. À la suite des observations visuelles et pour chaque suivi, un suivi photogrammétrique a été effectué pour chaque sous-site de transplantation afin de réaliser ensuite au laboratoire le modèle 3D des transplants (voir ci-après).

En parallèle du suivi des transplants, le suivi des colonies mères prélevées a été réalisé pour s'assurer de leur bonne santé et que le prélèvement n'occasionnait pas de dégradation à long terme de la colonie.. Le suivi des transplants et des colonies mères a nécessité un total de 20 à 30 minutes environ par sous-site sur une base de deux plongeurs. Au total 9 plongées par temporalité de suivi ont été nécessaires pour effectuer le suivi de l'ensemble des sites de transplantation pour les deux espèces confondues et les 3 protocoles. En parallèle 4 plongées supplémentaires ont été nécessaires au prélèvement des transplants de *P. clavata* en vue de l'analyse microbiologique incluse dans les protocoles de transplantation à profondeur croisée (protocole 2) et inter-sites (protocole 3).

2.4. Photogrammétrie

2.4.1. Principe

La photogrammétrie est une technique qui permet la reconstruction 3D d'un objet à partir d'une série de photos prises sous différents angles de vue et avec un maximum de recouvrement entre chaque photographie. Il s'agit d'une technique de mesure indirecte et non invasive (Bythell *et al.*, 2001) validée dans de diverses études sur les espèces benthiques longévives (Linares *et al.*, 2010; Drap *et al.*, 2013b). Par ailleurs, elle permet de réduire le temps passé sous l'eau, réduisant de fait les contraintes et risques liés à la plongée sous-marine. Malgré un temps de post-traitement important, cette technique fournit des données brutes réutilisables pour des mesures complémentaires éventuelles et l'analyse de paramètres *a posteriori*. En écologie marine, elle est utilisée notamment pour le suivi des

populations de corail rouge (Drap *et al.*, 2013a, 2014; Royer *et al.*, 2018; Richaume *et al.*, 2021) et c'est de cette manière qu'elle a été utilisée pour cette étude.

2.4.2. Prises de vue et réglages de l'appareil

À chaque suivi, des photos des transplants ont été réalisées durant la plongée sur chaque sous-site. Sur chaque série de photos une mire contenant des cibles codées, de géométrie et forme connues, pouvant être reconnues automatiquement par le logiciel de photogrammétrie utilisé a été préalablement placée. Cette mire a permis par la suite la mise à l'échelle des modèles (Drap *et al.*, 2013a, 2014; Royer *et al.*, 2018).

Les photos ont été prises à l'aide d'un appareil photo reflex Nikon D700 équipé d'un objectif Nikkor 20 mm, à l'intérieur d'un caisson étanche Nauticam et équipé de deux flashes Ikelite DS160 d'une puissance de $160 \text{ W}\cdot\text{s}^{-1}$ chacun. Les photos ont été prises en mode manuel (ISO 800, 1/125s, F/9 à F/13) et à une distance moyenne de 40 cm du site de transplantation. La réalisation des modèles a nécessité entre 76 et 553 prises de vues selon la surface de la zone de transplantation et les conditions de plongée. Ces prises de vues ont toutes été réalisées par le même plongeur scientifique.

2.4.3. Réalisation et calibration des modèles

Les modèles 3D ont tous été réalisés à l'aide du logiciel Agisoft Metashape Professional (v.1.7.1.). Après avoir effectué le tri des photos en amont, où les photos floues ou trop sombres sont supprimées, ces dernières sont chargées dans le logiciel. Une séquence de traitements permettant l'obtention d'un modèle 3D est ensuite réalisée, par le biais des étapes suivantes : (1) alignement des photos et construction du nuage épars à partir de la détection des points d'intérêts et des points homologues entre photos, (2) création d'un nuage de points dense à partir du nuage épars, à cette étape l'algorithme cherche à associer le maximum de pixels similaires entre les différentes photos, (3) construction d'un maillage qui correspond au drapage du nuage dense par une surface en 3D constituée de faces et de sommets, (4) création d'une texture qui permet de donner un aspect réaliste au modèle, et enfin (5) mise à l'échelle des modèles à partir de la distance séparant chacune des cibles codées des autres, mesurée en amont de manière précise par photogrammétrie (Drap *et al.*, 2013a, 2014; Royer *et al.*, 2018). Pour cela un jeu de photos de la mire utilisée positionnée à côté d'un décimètre précis au millimètre a été préalablement réalisé puis aligné dans Agisoft Metashape. La mise à l'échelle a ensuite été réalisée en créant des barres d'échelles de l'ordre

du mètre, du centimètre et du millimètre à partir du décimètre, dans le but d'obtenir la taille réelle séparant les cibles entre elles de manière très précise. Ces distances entre cibles ont ensuite permis la mise à l'échelle et la calibration des modèles des transplants dans un système de références locales à partir de l'utilisation de 3 barres d'échelles distinctes.

Les modèles 3D obtenus (**Fig.2**) ont été utilisés (1) pour vérifier les observations *in situ* de présence/absence et de nécrose des transplants et (2) pour mesurer la hauteur maximale (h_{max}) des transplants de *C. rubrum* à T_0 , T_3 ($T_0 + 6$ mois) et T_4 ($T_0 + 1$ an) à partir des photos alignées dans le système de références tridimensionnelles.

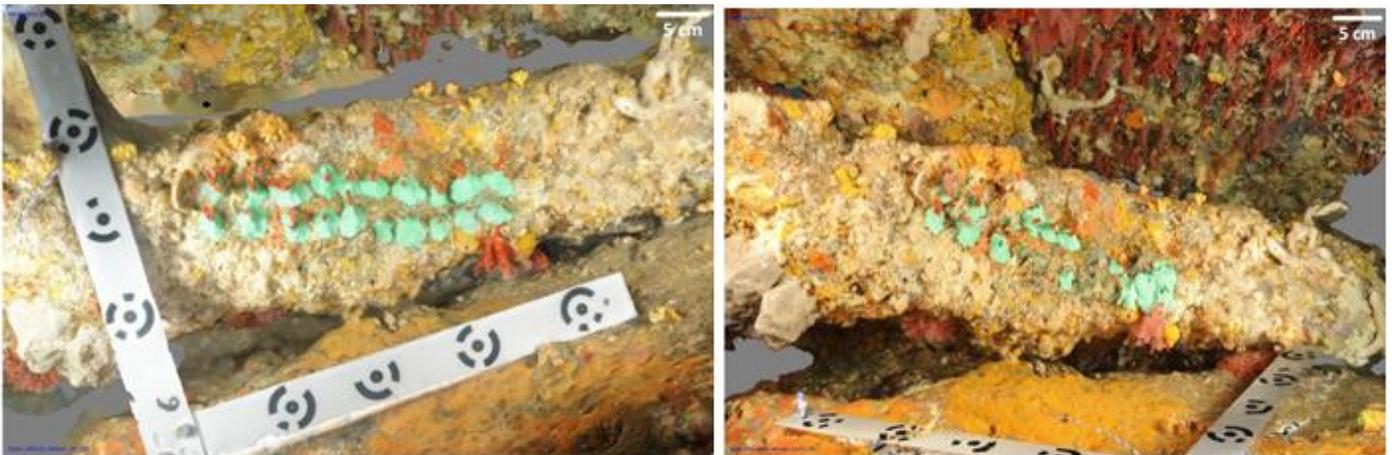


Figure 2. Modèle 3D du sous-site de transplantation (protocole 1) de *C. rubrum* situé à l'entrée de la Grotte à Corail (île Maire ; 43.2102°N, 5.3325°E) à T_0 (gauche) et T_1 (droite). La mire de mise à l'échelle des modèles contenant les cibles codées est visible sur les deux modèles.

2.5. Mesure de la taille des transplants de *Corallium rubrum*

La mesure de la taille des transplants a été réalisée en plaçant des marqueurs sur les bases et les apex de chacun des transplants sur les photos orientées dans l'espace. Ces marqueurs étaient placés sur 10 à 30 photos. À partir de ces marqueurs, des barres d'échelle base-apex ont été créées afin d'être mesurées automatiquement par Agisoft Metashape à partir de la mise à l'échelle et calibration des modèles préalablement réalisées. La taille de chaque barre d'échelle a été relevée, puis la hauteur maximale h_{max} a été calculée pour chaque transplant. La mesure des transplants n'a été réalisée que sur *C. rubrum*. En effet, la souplesse de l'axe cornée de *P. clavata* induisait une trop grande influence du courant sur les transplants pour pouvoir les mesurer grâce à la photogrammétrie. Enfin, bien que la méthode de photogrammétrie utilisée ait offert des résultats très satisfaisants en termes de précision et exactitude des mesures (cf. paragraphe 3.6), les résultats obtenus n'ont pas permis de calculer

un taux de croissance des transplants de *C. rubrum* sur une période trop courte d'une année (cf. paragraphe 3.7).

2.5.1. Exactitude, précision et résolution

Pour estimer l'exactitude des modèles, deux barres d'échelles supplémentaires ont été utilisées comme barres d'échelles de contrôle en demandant au logiciel de calculer leur taille. La comparaison avec la taille connue de ces barres d'échelles de contrôle a permis le calcul de l'exactitude des modèles. La résolution des modèles, calculée automatiquement par le logiciel, a été relevée pour chaque modèle. La précision de placement des points par l'observateur a été estimée en plaçant un point sur une photo, puis en replaçant ce point sur une autre photo 50 fois de manière indépendante. L'erreur de placement en pixel a été notée à chaque itération et la moyenne de cette erreur a permis d'estimer la précision de l'observateur.

2.6. Traitement des données et analyses statistiques

Dans le design d'échantillonnage, les données d'une unité d'échantillonnage (transplant) n'étaient pas indépendantes d'une date de suivi à l'autre. En conséquence, pour un transplant, les données des temporalités T_0 , T_1 , T_2 , T_3 et T_4 ont été considérées comme un assemblage multivarié (Cuadros *et al.*, 2017). Un modèle d'analyse permettant de tester pour chaque variable réponse le comportement de cet assemblage face aux facteurs explicatifs étudiés (site et sous-site) a été utilisé dans une Analyse de Variance Multivariée par Permutations (PERMANOVA) (Anderson, 2001; Anderson *et al.*, 2008). Dans le cas du protocole 1 de transplantation *in situ*, le modèle incluait le facteur site (fixé avec trois modalités pour *C. rubrum* et quatre modalités pour *P. clavata* ; **Tab.1**) et le facteur sous-site (fixé avec deux modalités par site pour *C. rubrum* et trois modalités par site pour *P. clavata* sauf pour les sites des Pharillons et de Maire Ouest qui comportaient un seul et deux sous-sites respectivement ; **Tab.1**). Dans le cas du protocole 2 de transplantation à profondeur croisée, le modèle incluait le facteur traitement (fixé avec quatre modalités : croisement de 20 m vers 40 m de profondeur, croisement de 40 m vers 20 m de profondeur, transplantation *in situ* à 20 m et transplantation *in situ* à 40 m). En parallèle le facteur sous-site de transplantation a aussi été testé afin de vérifier le potentiel biais introduit par ce dernier dans notre modèle. Dans le cas du protocole 3 de transplantation inter-sites le modèle incluait le sens de croisement, proxy du niveau de pollution (fixé avec deux modalités : transplantation *in situ* ou transplantation

vers le site REXCOR-Podestat) et le facteur nature du substrat (fixé avec deux modalités : substrat naturel ou substrat artificiel). Pour le protocole 3 l'effet du sens de croisement/pollution a été testé pour les sous-sites sur substrat naturel uniquement, tandis que l'effet du substrat a été testé à niveau de pollution constante en comparant les sous-sites au sein du site REXCOR-Podestat.

L'ensemble de ces modèles ont été appliqués afin de tester si les échantillons différaient significativement en termes de variables réponses (présence/absence et pourcentage de nécrose des transplants des deux espèces) en fonction des différentes variables explicatives (protocole 1 : site et sous-site de transplantation ; protocole 2 : sous site de transplantation et traitement imposé aux transplants ; protocole 3 : sens de croisement/pollution et nature du substrat).

Pour des raisons de cohérence et de robustesse des résultats, le sous-site implarge_riou (**Tab.1**) a été retiré de l'analyse du protocole 2 en raison du sacrifice de certains transplants pour l'analyse du microbiome de *P. clavata* alors qu'ils étaient initialement destinés à l'analyse de la survie. Pour les analyses statistiques du protocole 2, 160 transplants sur les 240 transplantés initialement pour l'étude de la survie ont donc été considérés. Concernant le protocole 3 l'ensemble des transplants du sous-site récif rague ayant mystérieusement été sectionnés à T₁, ce dernier a été retiré du traitement.

Les matrices de distance pour les données de présence/absence ont été calculées à partir du jeu de données initial en remplaçant présence par 1 et absence par 0, et en utilisant la distance de Manhattan. Pour les données de pourcentage de nécrose une 'dummy variable' (Anderson, 2001; Anderson *et al.*, 2008) consistant à rajouter 1 à chaque valeur et une transformation racine carrée ont été utilisées afin de pouvoir comparer entre eux des transplants ne montrant pas de nécroses et d'autres montrant des nécroses. Les analyses étaient ensuite basées sur la distance de Bray-Curtis. Pour l'ensemble des analyses, la p-value a été calculée à partir de 999 permutations, avec utilisation du seuil de significativité $\alpha \leq 0.1$. Toutes les analyses ont été réalisées sur le logiciel libre R via son interface Rstudio (v.4.0.3.). Les PERMANOVAs ont été réalisées à l'aide de la fonction '*adonis*' du package '*pairwiseAdonis*'. En cas de résultats significatifs, un Permutest a été réalisé afin de savoir si la significativité des résultats provenait d'une différence de barycentre ou de dispersion (fonctions '*betadisper*' et '*permutest*', package '*vegan*'). Pour compléter ces analyses inférentielles et proposer une représentation graphique, à partir de la même matrice de distance et lorsque cela semblait cohérent, les

similarités entre échantillons ont été représentées grâce à des Positionnements Multidimensionnels non-Métriques (nMDS) auxquels des vecteurs ont été superposés pour représenter la corrélation de Spearman entre le plan d'ordination des nMDS et les données par temporalités de suivi, à l'aide du logiciel PRIMER 6 (Clarke et Gorley, 2006; Clarke *et al.*, 2014).

Étant donné le pas de temps très court de l'étude (1 an) et la croissance lente de *C. rubrum* (Garrabou et Harmelin, 2002; Marschal *et al.*, 2004; Bramanti *et al.*, 2005), les données de taille des transplants n'ont pas été soumises à des analyses inférentielles. Ces données ont ici servi uniquement de test de la méthode de photogrammétrie utilisée pour obtenir des mesures de la hauteur totale des transplants et une estimation du taux de croissance. Ces données de taille serviront de référence (état initial) pour de futures études sur ces sites, portant sur la croissance de *C. rubrum* et réalisées sur un pas de temps plus long. Le taux de croissance des transplants a été estimé, en ne considérant seulement les transplants présents de T_0 à T_4 . Cette analyse a été réalisée dans le seul but de tester la méthode photogrammétrique utilisée ici.

En parallèle de l'étude, les données de température du réseau T-MEDNET (t-mednet.org) ont été utilisées afin de représenter la série temporelle de température sur la période correspondant à la présente étude, afin de vérifier la présence d'éventuelles anomalies thermiques durant la période étudiée qui pourraient influencer les résultats de l'étude (Crisci *et al.*, 2011). Pour cela, les données acquises par la ligne de thermomètre de Riou sud ont été représentées graphiquement et analysées. Sur le site de transplantation REXCOR-Podestat (protocole 3), un thermomètre a été placé et a enregistré les températures à intervalle d'une heure durant l'entièreté de la période d'étude. Ces données de température ont été représentées à l'aide de Rstudio (v.4.0.3.) à partir de l'interpolation des données à l'aide de B-splines multi-niveaux (Lee *et al.*, 1997) pour les données de la ligne de thermomètre de Riou, et sous forme de profil temporel de température pour les données issues du thermomètre placé sur le site REXCOR-Podestat. Les couleurs ont été choisies à partir du package '*cmocean*', pour correspondre au mieux à la représentation des données de températures en océanographie (Thyng *et al.*, 2016). Les données de températures de Riou ont aussi été analysées pour vérifier si la température à 20 m et 40 m (profondeurs moyenne de transplantation) avait potentiellement dépassé le seuil critique de mortalité des espèces (Torrents *et al.*, 2008; Crisci *et al.*, 2017). Pour cela, la température moyenne journalière a été

calculée à partir des 24 mesures disponibles par jour (1 mesure par heure). La même analyse a été réalisée pour les données de température issues du thermomètre placé sur le site de REXCOR-Podestat (protocole 3).

3. RÉSULTATS

3.1. Protocole 1 : transplantation *in situ*

3.1.1. Présence des transplants de *P. clavata*

Sur les 360 transplants de *P. clavata* transplantés sur l'ensemble des sites, il en restait 301 à T₁, 266 à T₂, 192 à T₃ et 151 à T₄. À T₄ il restait donc 41.9 % des transplants. Une différence significative des profils de présence des transplants au cours des différents suivis a été observée en fonction du site (PERMANOVA, F = 6.090, p = 0.001) et du sous-site (PERMANOVA, F = 12.734, p = 0.001). Les effets sites et sous-sites semblaient expliquer 18 % de la variabilité des données. La différence entre sites semblait notamment due à une différence de dispersion (Permutest, F = 3.912, p = 0.015). Le site Maire Ouest semblait en effet significativement se différencier des autres sites en termes de barycentre (PERMANOVA, pairwise test, p ≤ 0.05) et de dispersion (Permutest, pairwise test, p ≤ 0.05). Sur le site Maire Ouest il restait à T₄ 44 transplants sur les 80 transplantés initialement (40 par sous-site), soit 55 % de présence des transplants. C'était donc le site avec la plus grande proportion de transplants restants à T₄ (**Fig.3**), ce qui explique sa différenciation des autres sites. Au niveau du sous-site, plusieurs semblaient significativement se différencier les uns des autres (**Tab.2**). Cette différence semblait liée à une différence de dispersion (Permutest, F = 2.382, p = 0.019) et était principalement apportée par les sous-sites ma_ouest_1, ma_ouest_2 et imp_2 qui semblaient se différencier des autres en termes de barycentre (PERMANOVA, pairwise test, p < 0.05) et parfois de dispersion (Permutest, pairwise test, p ≤ 0.05). Ces sous-sites étaient ceux où le plus de transplants étaient présents à T₄ (respectivement 52,5 %, 57,5% et 62,5 %). Les sous-site ma_est_saeme_tombant et ma_est_pha semblaient se différencier aussi en termes de barycentre (PERMANOVA, pairwise test, p ≤ 0.05) et parfois en termes de dispersion (Permutest, pairwise test, p ≤ 0.05). Ces sous-sites correspondaient à ceux où le moins de transplants étaient présents à T₄ (7.5 %, n = 3 et 27.5 %, n = 11 respectivement). La disparition des transplants quel que soit le site ou sous-site semblait principalement subvenir à T₁ et T₂ (**Fig.4**). Pour le site Saème, il semblait y avoir un épisode de chute des transplants à T₃.

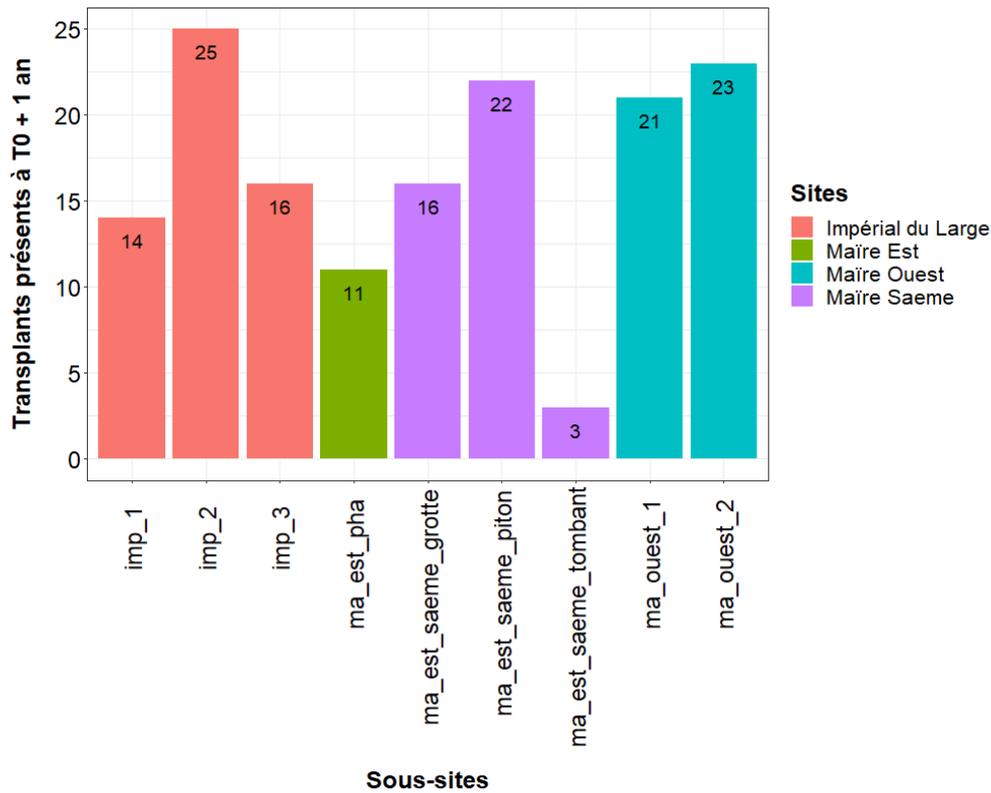


Figure 3. Nombre de transplants de *P. clavata* présents à T₄ en fonction du sous-site. Les barplots sont colorés en fonction du site d'appartenance : Impérial du Large, Maire Est, Maire Ouest ou la Saème. Le nombre de transplants restant par sous-site est indiqué sur le graphique.

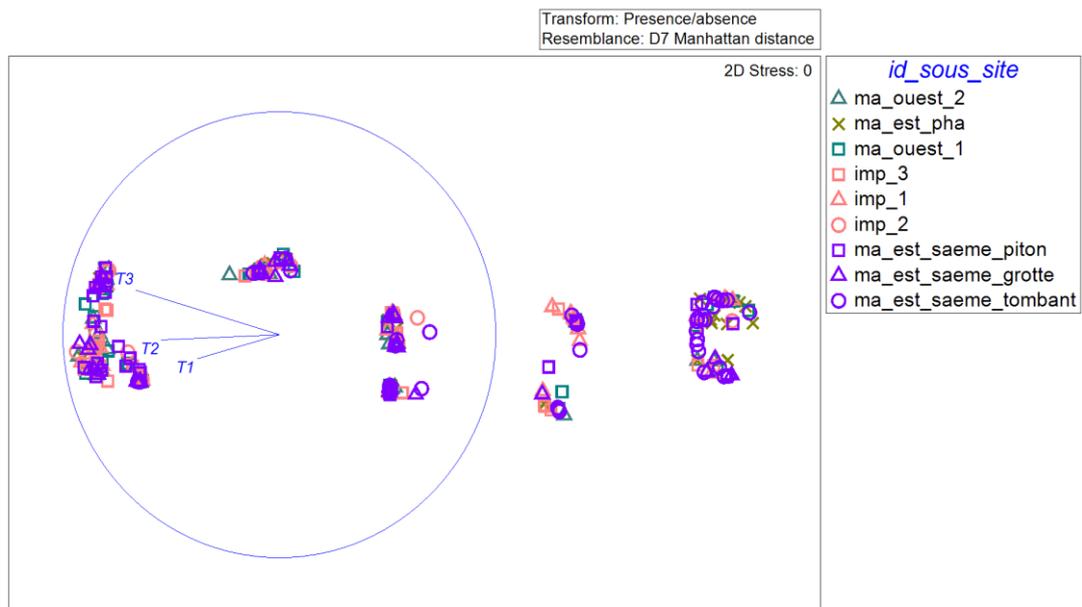


Figure 4. Graphique d'ordination (nMDS) représentant le positionnement des échantillons (transplants de *P. clavata*) en fonction de leur dissimilarité (rangs) en termes de profil de présence au cours des suivis en fonction des sites et des sous-sites. Les vecteurs de corrélation (Spearman) des données pour chaque temporalité de suivi sont indiqués. Les couleurs correspondent au site et les symboles aux sous-sites.

Tableau 2. Résultats des tests pairwise de comparaison (PERMANOVA, pairwise test) de la présence des transplants de *P. clavata* entre sous-sites. Les résultats en gras correspondent aux comparaisons indiquent des différences significatives ($\alpha \leq 0.05$).

Sous-sites comparés	F	p-value	significativité
ma_ouest_2 vs ma_est_pha	12,786489	0,001	***
ma_ouest_2 vs ma_ouest_1	1,59641829	0,238	
ma_ouest_2 vs imp_3	4,76400434	0,043	*
ma_ouest_2 vs imp_1	6,87840165	0,012	*
ma_ouest_2 vs imp_2	0,34977578	0,615	
ma_ouest_2 vs ma_est_saeme_piton	0,1264694	0,796	
ma_ouest_2 vs ma_est_saeme_grotte	1,20878175	0,321	
ma_ouest_2 vs ma_est_saeme_tombant	56,6922126	0,001	***
ma_est_pha vs ma_ouest_1	4,28153208	0,039	**
ma_est_pha vs imp_3	2,08611928	0,192	
ma_est_pha vs imp_1	0,98632258	0,377	
ma_est_pha vs imp_2	17,6998993	0,002	**
ma_est_pha vs ma_est_saeme_piton	10,0023263	0,002	**
ma_est_pha vs ma_est_saeme_grotte	6,84127466	0,017	*
ma_est_pha vs ma_est_saeme_tombant	8,28420124	0,009	**
ma_ouest_1 vs imp_3	0,5358615	0,518	
ma_ouest_1 vs imp_1	1,32238411	0,27	
ma_ouest_1 vs imp_2	3,2782216	0,091	
ma_ouest_1 vs ma_est_saeme_piton	0,84097035	0,398	
ma_ouest_1 vs ma_est_saeme_grotte	0,09765258	0,827	
ma_ouest_1 vs ma_est_saeme_tombant	27,3319188	0,001	***
imp_3 vs imp_1	0,20556369	0,703	
imp_3 vs imp_2	7,92695514	0,015	*
imp_3 vs ma_est_saeme_piton	3,16817724	0,094	
imp_3 vs ma_est_saeme_grotte	1,34814815	0,298	
imp_3 vs ma_est_saeme_tombant	22,3198367	0,001	***
imp_1 vs imp_2	10,6056497	0,004	**
imp_1 vs ma_est_saeme_piton	4,90786517	0,043	*
imp_1 vs ma_est_saeme_grotte	2,62537866	0,117	
imp_1 vs ma_est_saeme_tombant	17,1473171	0,001	***
imp_2 vs ma_est_saeme_piton	0,87877422	0,422	
imp_2 vs ma_est_saeme_grotte	3,04481928	0,094	
imp_2 vs ma_est_saeme_tombant	72,4873795	0,001	***
ma_est_saeme_piton vs ma_est_saeme_grotte	0,49230769	0,535	
ma_est_saeme_piton vs ma_est_saeme_tombant	47,2906404	0,001	***
ma_est_saeme_grotte vs ma_est_saeme_tombant	40,5162325	0,001	***

3.1.2. Présence des transplants de *C. rubrum*

Sur les 120 transplants de *C. rubrum* transplantés sur l'ensemble des sites il en restait 99 à T₁, 92 à T₂, 81 à T₃ et 79 à T₄. À T₄ il restait donc 65.8 % des transplants. Un effet significatif du sous-site a été observé sur la présence des transplants au cours des différents suivis (PERMANOVA, F = 11.123, p = 0.001), mais il n'y avait pas d'effet du site (PERMANOVA, F = 0.253, p = 0.780). Le sous-site de transplantation semblait expliquer 23 % de la variabilité des données en termes de profil de présence des transplants. Une différence entre sous-sites en termes de dispersion a été observée (Permutest, F = 5.687, p = 0.001). Le sous-site *ma_gac_1_entree* semblait se différencier des sous-sites *ma_gac_2_fond* et *pha_arche_1* (**Tab.3** et **Fig.5**) en termes de barycentre (PERMANOVA, pairwise test, p ≤ 0.05) et de dispersion (Permutest, pairwise test, p = 0.001). Les sous-sites *ma_gac_2_fond* et *pha_arche_1* semblaient se différencier du sous-site *pha_tombant_2* en termes de barycentre (PERMANOVA, pairwise test, p ≤ 0.05) et de l'ensemble des autres sous-sites uniquement en termes de dispersion (Permutest, pairwise test, p ≤ 0.05), suggérant que même si en moyenne les dynamiques étaient similaires aux autres sites, pour ces sous-sites les dynamiques avaient un comportement relativement homogène. Le sous-site *ma_gac_1_entree* était celui où le moins de transplants étaient présents à T₄ (40 %, n = 8 sur les 20 transplants initialement transplantés) tandis que les sous-sites *ma_gac_2_fond* et *pha_arche_1* étaient ceux où le plus de transplants étaient présents à T₄ (95 %, n = 19 et 90 %, n = 18, respectivement). La chute des transplants semblait principalement subvenir à T₁ pour l'ensemble des sites et sous-sites (**Fig.6**). Les sous-sites *ja_gaec_2_int* et *pha_tombant_2* semblaient quant à eux montrer un épisode de chute à T₃.

L'ensemble des transplants absents à T₄ sont tombés à 51% en laissant le mastic en place (n = 21) et à 49% en emportant le mastic (n = 20).

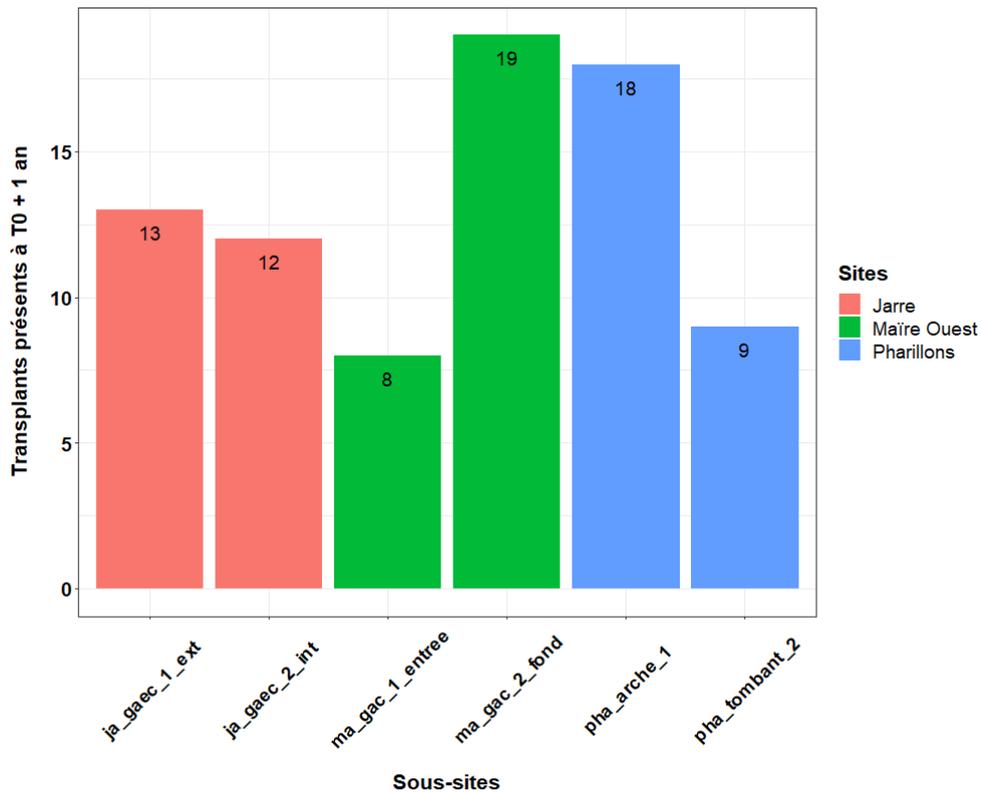


Figure 5. Nombre de transplants de *C. rubrum* présents à T₄ en fonction des sous-sites et des sites. Les barplots sont colorés en fonction du site d'appartenance : Jarre, Maire Ouest ou les Pharillons. Le nombre de transplants restant par sous-site est indiqué sur le graphique.

Tableau 3. Résultats des tests de comparaison (PERMANOVA, pairwise test) de la présence des transplants de *C. rubrum* entre sous sites. Les résultats en gras correspondent aux comparaisons significatives ($\alpha \leq 0.05$).

Sous-sites comparés	F	p-value	Significativité
ja_gaec_1_ext vs ja_gaec_2_int	0,167	1	
ja_gaec_1_ext vs ma_gac_1_entree	3,249	1	
ja_gaec_1_ext vs ma_gac_2_fond	7,538	0,195	
ja_gaec_1_ext vs pha_arche_1	5,723	0,6	
ja_gaec_1_ext vs pha_tombant_2	0,809	1	
ja_gaec_2_int vs ma_gac_1_entree	5,615	0,51	
ja_gaec_2_int vs ma_gac_2_fond	8,143	0,27	
ja_gaec_2_int vs pha_arche_1	5,630	0,42	
ja_gaec_2_int vs pha_tombant_2	1,977	1	
ma_gac_1_entree vs ma_gac_2_fond	23,250	0,015	*
ma_gac_1_entree vs pha_arche_1	19,728	0,015	*
ma_gac_1_entree vs pha_tombant_2	0,871	1	
ma_gac_2_fond vs pha_arche_1	0,292	1	
ma_gac_2_fond vs pha_tombant_2	15,200	0,03	*
pha_arche_1 vs pha_tombant_2	12,320	0,045	*

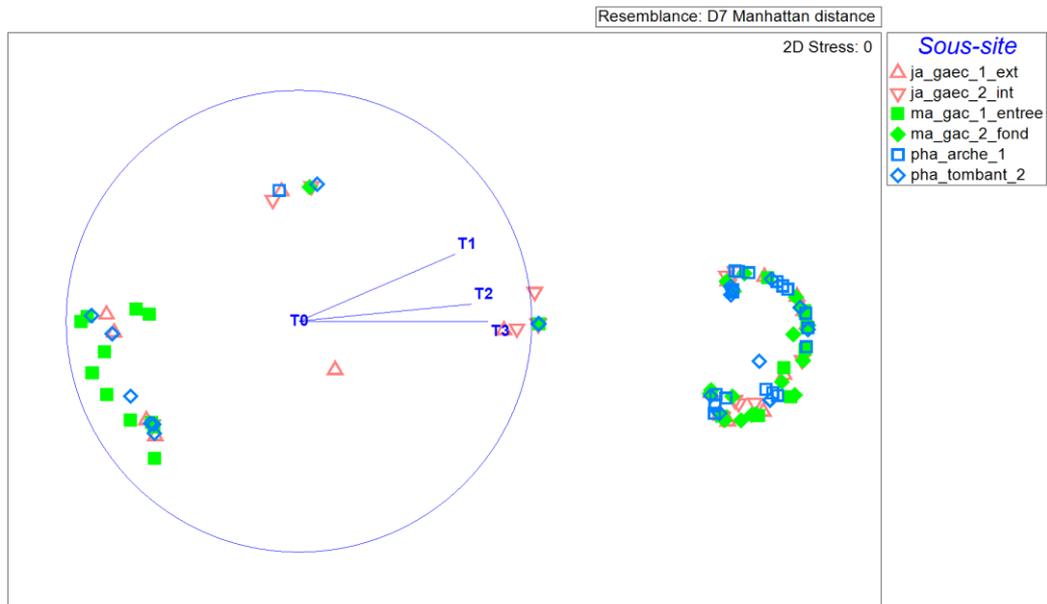


Figure 6. Graphique d'ordination (nMDS) représentant le positionnement des échantillons (transplants de *C. rubrum*) en fonction de leur dissimilarité (rangs) en termes de profil de présence au cours des suivis en fonction des sites et des sous-sites. Les vecteurs de corrélation (Spearman) des données pour chaque temporalité de suivi sont indiqués. Les couleurs correspondent au site et les symboles aux sous-sites.

3.1.3. Pourcentage de nécrose des transplants de *P. clavata*

Le nombre de transplants de *P. clavata* présentant une nécrose était de 1 à T₁, 2 à T₂, 15 à T₃ et 9 à T₄ sur les 301, 266, 192 et 151 transplants restants à chaque suivi respectivement. Il y avait donc 0.3 % de transplants nécrosés à T₁, 0.8 % à T₂, 7.8 % à T₃ et 6.0 % à T₄. À T₄, 94.0 % des transplants restants ne montraient donc pas de signe de nécrose. À T₄, pour les transplants nécrosés (n = 9) le pourcentage de nécrose moyenne tout site confondu était de 56.7 ± 11.8 %. La dynamique d'apparition et l'étendue des nécroses ne montraient pas de différences significatives en fonction du site (PERMANOVA, F = 1.396, p = 0.213) ni du sous-site (PERMANOVA, F = 1.286, p = 0.231).

3.1.4. Pourcentage de nécrose des transplants de *C. rubrum*

Les premières nécroses des transplants de *C. rubrum* sont apparues à T₂ pour trois transplants sur 92 restants, à hauteur de 100 %. À T₄, il n'y avait pas de nouvelles nécroses sur les 79 transplants restants, 96.2 % des transplants n'étaient donc pas nécrosés. Ces trois transplants nécrosés provenaient du sous-site ma_gac_2_fond situé au sein du site Maire Ouest. La dynamique d'apparition et l'étendue des nécroses ne montraient pas de différence significative en fonction du site (PERMANOVA, F = 3.170, p = 0.087) et du sous-site (PERMANOVA, F = 1.352, p = 0.225). L'apparition de nécroses sur trois transplants du même

sous-site et donc du même site n'a pas induit un effet significatif du sous-site ou du site sur l'apparition et l'étendue des nécroses.

3.2. Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées

3.2.1. Présence des transplants de *P. clavata*

Sur les 240 transplants de *P. clavata* transplanté initialement pour l'étude de la survie sur les 3 sous-sites de transplantation aux 2 profondeurs, 160 seulement ont été considéré pour les analyses statistiques (cf. paragraphe 2.6). Sur ces 160 transplants, il en restait 121 à T₁, 95 à T₂, 91 à T₃ et 75 à T₄. À T₄ il restait donc 46.9 % des transplants. Une différence significative des profils de présence des transplants au cours des différents suivis a été observée en fonction du sous-site de transplantation (PERMANOVA, F = 15.920, p = 0.001) mais pas du traitement subit par les transplants (PERMANOVA, F = 0.912, p = 0.434). La différence entre sous-sites semblait notamment due à une différence de dispersion (Permutest, F = 11.096, p = 0.002). La variable explicative sous-site semblait expliquer 8 % de la variabilité en termes de profils de présence des transplants au cours des différents suivis.

L'interaction entre sous-site et traitement montrait un effet significatif sur la présence des transplants et semblait expliquer 10 % de la variabilité des profils de présence au cours des différents suivis. Cela signifiait que le traitement ne semblait pas avoir un effet significatif de manière générale, mais qu'un des 2 sous-sites montrait une différence significative du profil de présence des transplants au cours des suivis. En effet, au sein du sous-site implarge_milieu, une différence significative des profils de présence des transplants au cours des différents suivis a été observée (PERMANOVA, F = 5.995, p = 0.004). Cette différence semblait uniquement liée à une différence de barycentre (Permutest, F = 1.491, p = 0.236) et était apporté par des différences entre la transplantation *in situ* à 20 m et les croisements 20 m vers 40 m et 40 m vers 20 m (PERMANOVA, pairwise-test, p ≤ 0.05). En effet au sein de ce sous-site, les transplants issus de la transplantation *in situ* à 20 m n'était plus que 6 à T₄, tandis qu'il restait 16 transplants issus du croisement de 20 m vers 40 m et 15 transplants issus du croisement de 40 m vers 20 m (**Fig.7**).

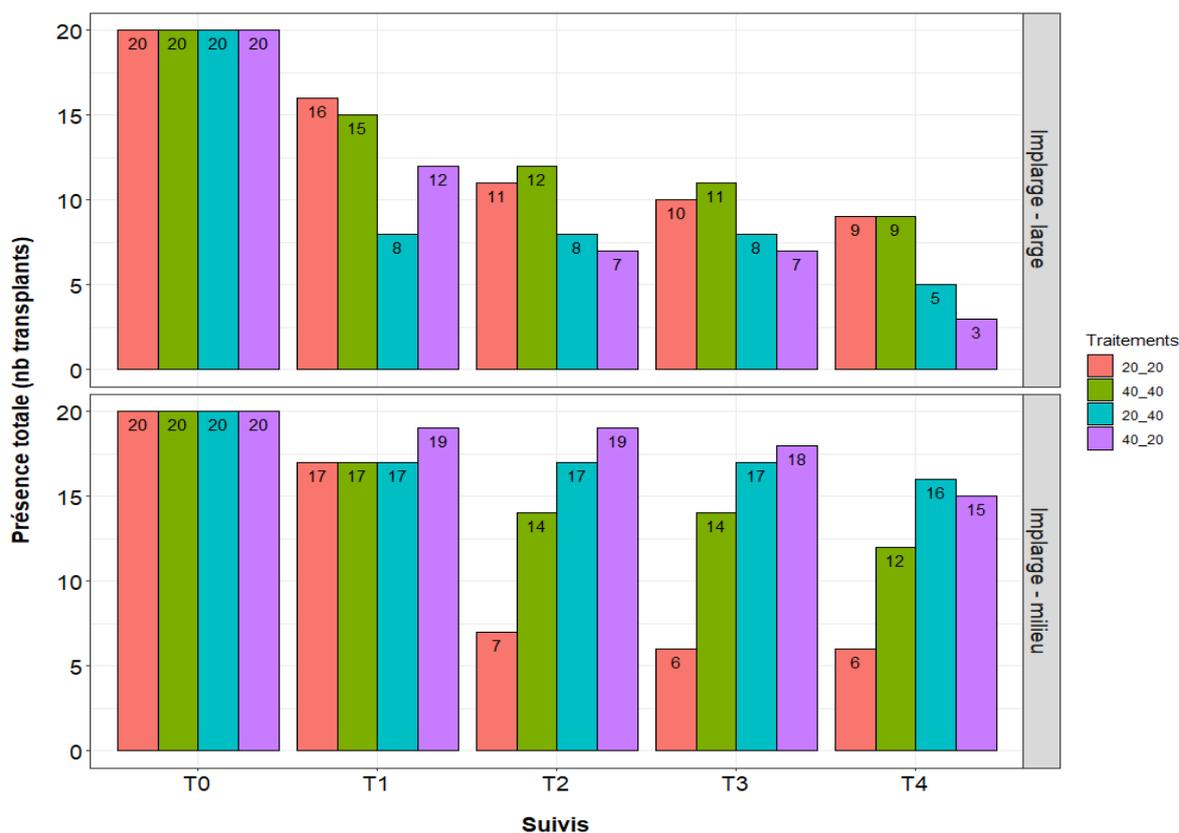


Figure 7. Nombre de transplants de *P. clavata* présents au cours des différents suivis pour chaque traitement (*in situ* 20 m, *in situ* 40 m, croisement 20 m vers 40 m et croisement 40 m vers 20 m). Le nombre de transplants restant par traitement est indiqué sur le graphique.

3.2.2. Présence des transplants de *C. rubrum*

Sur les 80 transplants de *C. rubrum* transplantés initialement sur les 2 sous-sites de transplantation aux 2 profondeurs, il en restait 76 à T₁, 69 à T₂, 64 à T₃ et 60 à T₄ (**Fig.8**). À T₄ il restait donc 75 % des transplants. Sur les 20 transplants absents à T₄, 19 ont laissé le mastic en place et un seul est tombé avec le mastic.

Les profils de présence des transplants au cours des différents suivis montraient des différences significatives en fonction du traitement imposé aux transplants (PERMANOVA, F = 3.344, p = 0.021) mais pas du sous-site de transplantation (PERMANOVA, F = 1.868, p = 0.154). Le traitement subi par les transplants semblait expliquer 11 % de la variabilité des profils de présence au cours des différents suivis. Ces différences significatives étaient apportées par des différences entre la transplantation *in situ* à 40 m et le croisement de 40 vers 20 m (PERMANOVA, pairwise-test, p = 0.030) et semblaient liées à des différences de dispersion (Permutest, F = 3.234, p = 0.032).

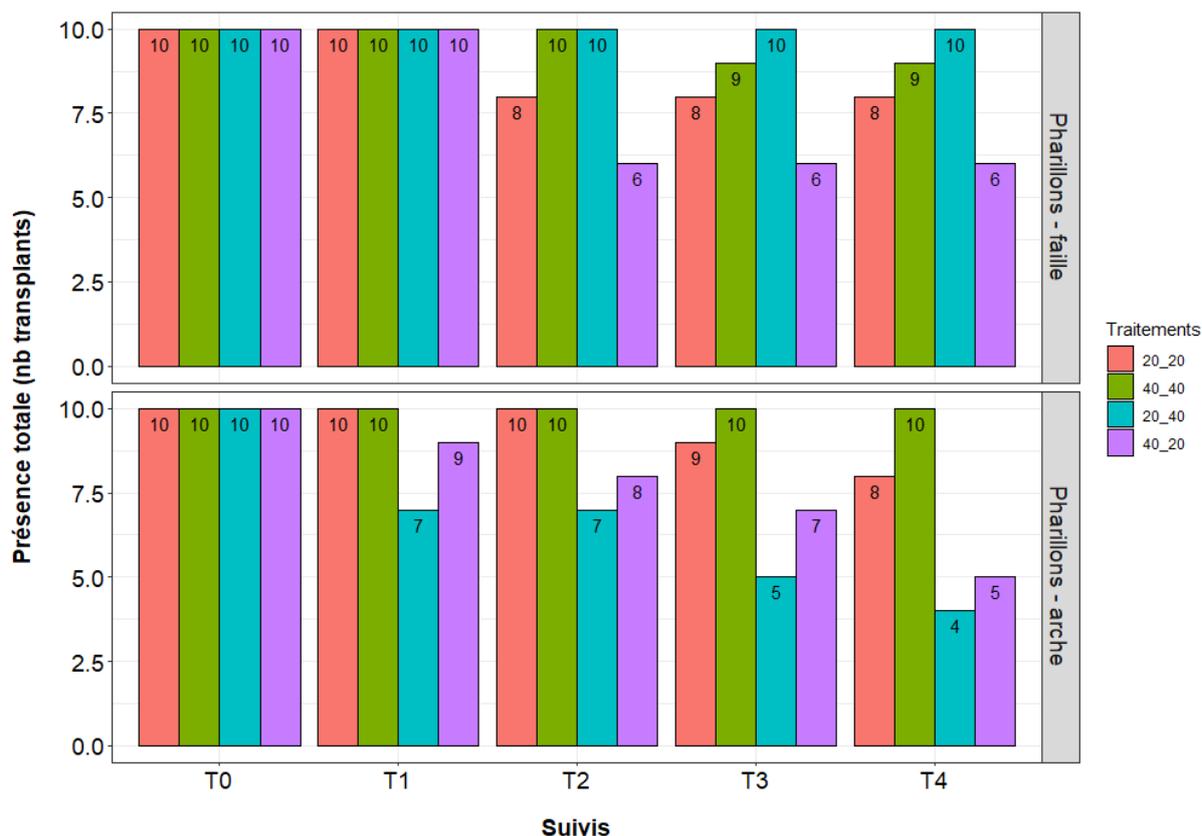


Figure 8. Nombre de transplants de *C. rubrum* présents au cours des différents suivis pour chaque traitement (*in situ* 20 m, *in situ* 40 m, croisement 20 m vers 40 m et croisement 40 m vers 20 m). Le nombre de transplants restant par traitement est indiqué sur le graphique.

3.2.3. Pourcentage de nécrose des transplants de *P. clavata*

Pour le protocole de transplantation à profondeurs croisées, le nombre de transplants présentant une nécrose était de 2 à T₁, 2 à T₂, 1 à T₃ et 28 à T₄ sur les 121, 95, 91 et 75 transplants restants à chaque suivi respectivement. Il y avait donc 1.7 % des transplants nécrosés à T₁, 2.1 % à T₂, 1.1 % à T₃ et 37.3 % à T₄. À T₄, 5 des transplants nécrosés (17.9 %) avaient subi une transplantation *in situ* à 20 m, 8 (28.6 %) avaient subi une transplantation *in situ* à 40 m, et 15 (53.6 %) avaient subi un croisement de 40 m vers 20 m (**Fig.9**). À T₄, pour les transplants nécrosés (n = 28) le pourcentage de nécrose moyen tout sous-site confondu était de 70 ± 32 %. Le pourcentage de nécrose moyen différait en fonction du traitement subit par les transplants (**Tab.4**), et la dynamique d'apparition et l'étendue des nécroses montraient des différences significatives en fonction du traitement subit par les transplants (PERMANOVA, F = 20.111, p = 0.001) mais pas du sous-site (PERMANOVA, F = 2.381, p = 0.106). Ces différences significatives semblaient principalement apportées par des différences entre la transplantation *in situ* à 20 m et le croisement de 40 m vers 20 m, entre la transplantation *in*

situ à 40 m et les croisements de 20 m vers 40 m et de 40 m vers 20 m, ainsi qu'entre les deux croisements de 20 m vers 40 m et de 40 m vers 20 m (PERMANOVA, pairwise-test, $p \leq 0.05$). Ces différences semblaient principalement liées à une différence de dispersion entre les traitements (Permutest, $F = 3.741$, $p = 0.016$) et semblaient expliquer 38 % de la variabilité des données. Les comparaisons entre traitements montraient également des différences de dispersion (Permutest, pairwise-test, $p \leq 0.05$) à l'exception de la comparaison entre la transplantation *in situ* à 40 m et le croisement de 40 m vers 20 m (Permutest, pairwise-test, $p > 0.05$).

Tableau 4. Étendue moyenne des nécrose et écart-type en fonction du traitement subi par les transplants

Traitement	Étendue moyenne des nécroses \pm écart-type (%)
20 m \rightarrow 20 m	46 \pm 14 % (n = 5)
40 m \rightarrow 40 m	71 \pm 10 % (n = 8)
20 m \rightarrow 40 m	n = 0
40 m \rightarrow 20 m	78 \pm 8 % (n = 15)

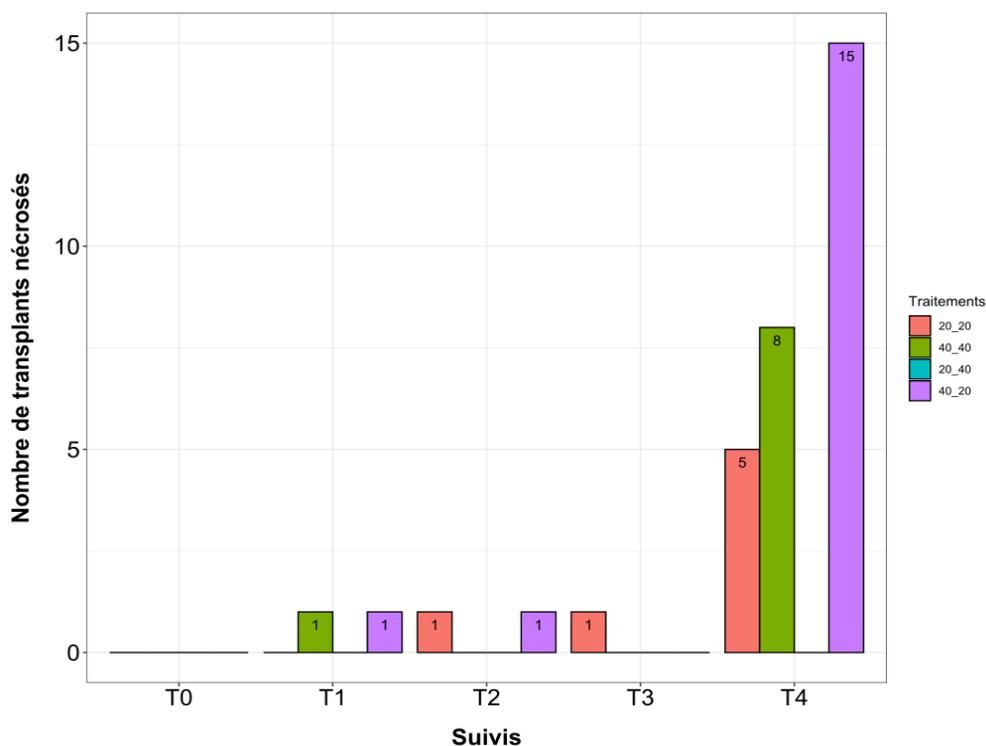


Figure 9. Nombre de transplants de *P. clavata* nécrosés au cours des différents suivis pour chaque traitement (*in situ* 20 m, *in situ* 40 m, croisement 20 m vers 40 m et croisement 40 m vers 20 m) et pour les 2 sous-sites confondus. Le nombre de transplants nécrosé par traitement est indiqué sur le graphique.

3.2.4. Pourcentage de nécrose des transplants de *C. rubrum*

Les transplants de *C. rubrum* n'ont pas subi d'épisodes de nécroses importants quel que soit le traitement infligé aux transplants ou le sous-site de transplantation. À T₄ seulement 2 transplants présentaient des nécroses, dont 1 qui était nécrosé depuis T₃. Les nécroses s'étendaient à hauteur de 100%. Ces deux transplants situés sur chacun des sous-sites de transplantation à 20 m de profondeur (pha_arche et pha_faille) avaient subi une transplantation *in situ* à 20 m. Aucune différence significative de la dynamique d'apparition des nécroses et leur étendue n'a donc été observée en fonction du sous-site des transplants (PERMANOVA, F = 0.190, p = 0.581) ou du traitement infligé aux transplants (PERMANOVA, F = 1.657, p = 0.192).

3.3. Protocole 3 : transplantation inter-sites de *P. clavata*

3.3.1. Présence des transplants

Sur les 60 transplants de *P. clavata* transplantés initialement sur les 3 sous-sites implarge_riou_20, podestat_intersite et fractale_intersite, il en restait 54 à T₁, 42 à T₂, 39 à T₃ et 27 à T₄. À T₄ il restait donc 45 % des transplants. En comparant les sous-sites implarge_riou_20 et podestat_intersite, une différence significative des profils de présence des transplants au cours des différents suivis a été observée (PERMANOVA, F = 10.101, p = 0.008). Cette différence semblait principalement liée à une différence de dispersion (Permutest, F = 16.828, p = 0.001). En effet, au cours de l'étude il y avait systématiquement plus de transplants présents sur le sous-site podestat_intersite que sur le sous-site implarge_riou_20 (**Fig.10.**).

En comparant, à même niveau de pollution, les sous-sites podestat_intersite (substrat naturel) et podestat_fractale (substrat artificiel), une différence significative des profils de présence des transplants au cours des différents suivis a été observée en fonction du substrat (PERMANOVA, F = 13.475, p = 0.003). Cette différence semblait liée à une différence de dispersion (Permutest, F = 20.984, p = 0.001) et expliquait 16 % de la variabilité des données. En effet, au cours de l'étude les transplants étaient systématiquement plus nombreux sur substrat naturel (podestat_intersite) que sur substrat artificiel (fractale_intersite) (**Fig.10.**)

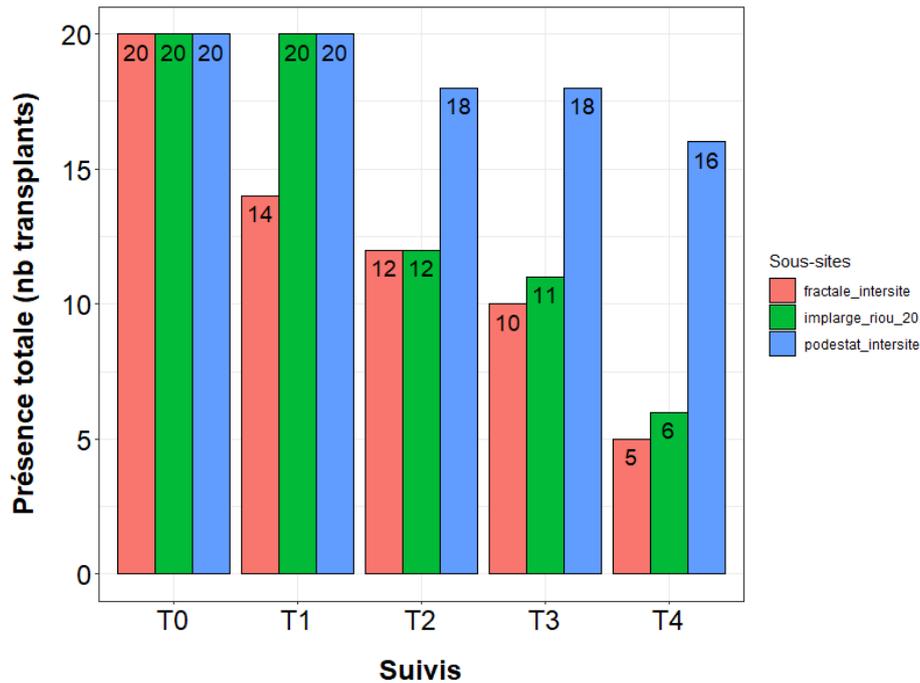


Figure 10. Nombre de transplants de *P. clavata* présents pour chaque sous-site au cours des différents suivis. Le nombre de transplants restant par sous-site est indiqué sur le graphique.

3.3.2. Pourcentage de nécrose

Pour le protocole de transplantation inter-sites, il y avait 1 transplant nécrosé à T₁, 0 à T₂, 1 à T₃ et 12 à T₄, sur les 54, 42, 39 et 27 transplants restants respectivement. Il y avait donc 1.9 % des transplants nécrosés à T₁, 0 % à T₂, 2.6 % à T₃ et 41.4 % à T₄. À T₄, sur les 12 transplants nécrosés, 6 appartenaient au sous-site podestat_intersite et 6 au sous-site implarge_riou_20. À T₄, le pourcentage de nécroses moyennes des transplants montrant une nécrose était de 68 ± 30 %. Ce dernier s'élevait à 64 ± 16 % pour le sous-site implarge_riou_20 et à 72 ± 8 % pour le sous-site podestat_intersite.

En comparant les sous-sites implarge_riou_20 et podestat_intersite, une différence significative de la dynamique d'apparition des nécroses et de leur étendue au cours des différents suivis a été observée (PERMANOVA, F = 5.372, p = 0.019). Cette différence semblait uniquement liée à une différence en termes de barycentre (Permutest, F = 0.048, p = 0.865). En effet, malgré le nombre de transplants nécrosés similaire entre les 2 sous-site, il semblerait que les nécroses soit en moyenne plus étendue sur le sous-site podestat_intersite. La pollution pourrait donc avoir un effet sur l'étendue des nécroses. La variable explicative sous-sites, proxy du niveau de pollution, semblait expliquer 28 % de la variabilité des dynamiques d'apparition et l'étendue des nécroses.

En comparant, à même niveau de pollution, les sous-sites podestat_intersite (substrat naturel) et podestat_fractale (substrat artificiel), aucune différences significatives de la dynamique d'apparition des nécrose et de leur étendue au cours des différents suivi n'a été observées (PERMANOVA, $F = 2.392$, $p = 0.255$). Étant donné l'absence totale de transplants nécrosés sur le sous-site podestat_fractale, ce résultat est certainement lié au manque de transplants restants (échantillon trop faible).

3.4. Données de températures

La ligne de thermomètre de Riou a enregistré une température maximale à 20 m de profondeur de 24.4 °C le 19/09/2020. À cette même profondeur, la température seuil de 24 °C a été dépassée durant 7 jours consécutifs du 19/09/2020 au 25/09/2020 (**Fig.11**). Le mois de septembre 2020 a également été marqué par une période de 13 jours du 13/09/2020 au 25/09/2020 où la température a dépassé les 23 °C. C'était également le cas du mois de septembre 2021 où une période de 15 jours, du 02/09/2021 au 17/09/2021, avec une température moyenne journalière supérieure à 23 °C a été enregistrée. À 40 m de profondeur, une température maximale de 24.2 °C a été atteinte le 20/09/2020. À cette même profondeur, la température seuil de 24 °C n'a été enregistrée qu'au long de la journée du 20/09/2020. En revanche le mois de septembre 2021 a été marqué par plusieurs journées consécutives avec une température situé entre 23 °C et 24 °C du 09/09/2021 au 11/09/2021 et du 15/09/2021 au 16/09/2021.

Le thermomètre placé au sein du site REXCOR-Podestat sur le récif fractal a enregistré une température maximale de 23.9°C le 17/06/2021. La température seuil de 24°C n'a pas été atteinte (**Fig.12**). En revanche, de longue période où la température était située entre 23°C et 24°C ont été enregistrées. Une période de 10 jours consécutifs avec une température supérieure à 23°C a notamment été enregistrée du 07/09/2021 au 17/09/2021 inclus. D'autres périodes de plusieurs jours consécutifs avec une température moyenne supérieure à 23°C ont également été enregistrées du 17/06/2021 au 22/06/2021 et du 02/09/2021 au 04/09/2021.

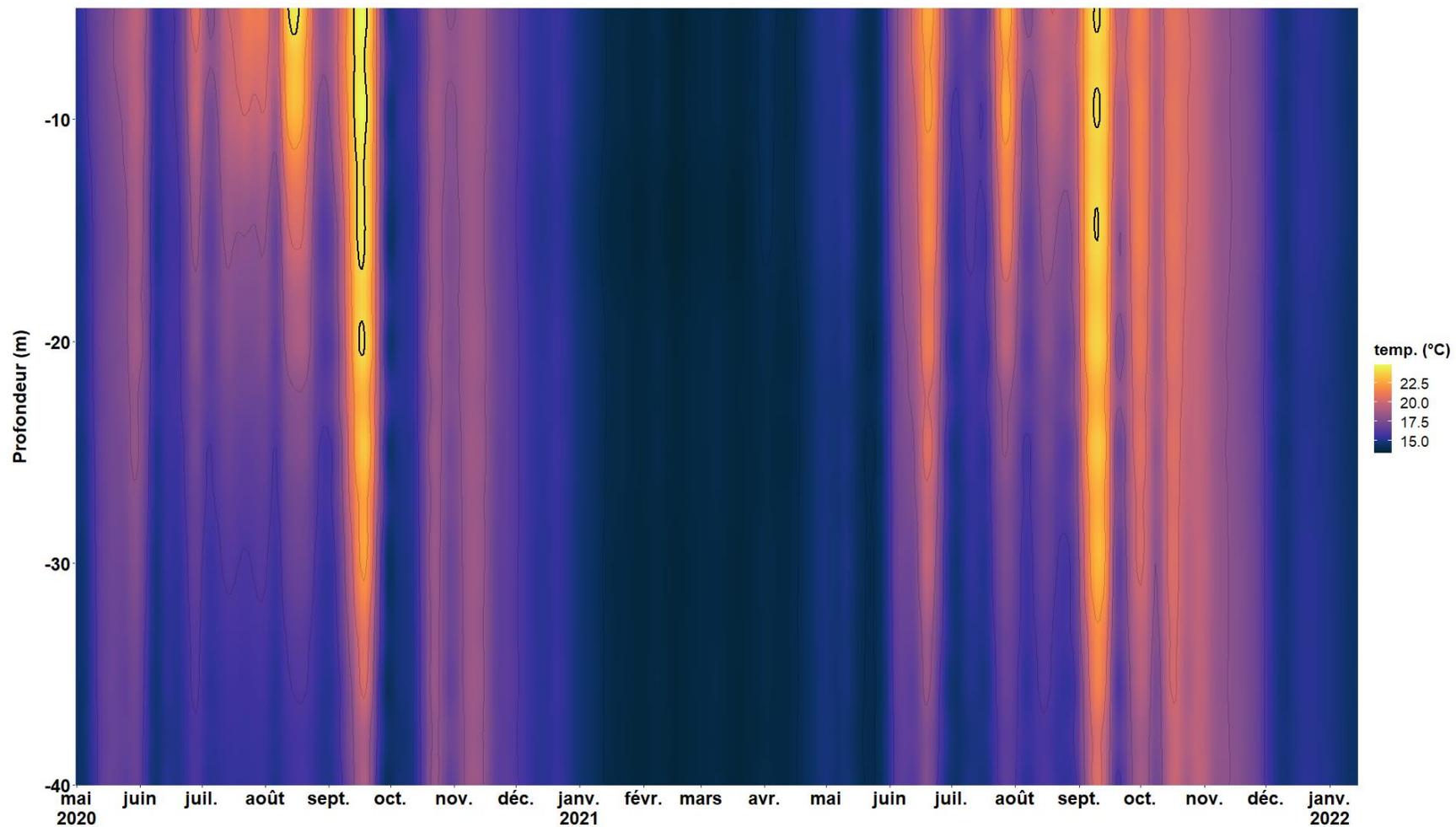


Figure 11. Profils de température provenant de la ligne de thermomètres de Riou. Les données s’étendent du 01/05/2020 au 14/01/2022 et intègrent la colonne d’eau de 0 à 40 m. La ligne noir foncé correspond au seuil de température de 24 °C. Données fournies par le réseau T-MedNet, D. Guillemain, OSU Pythéas.

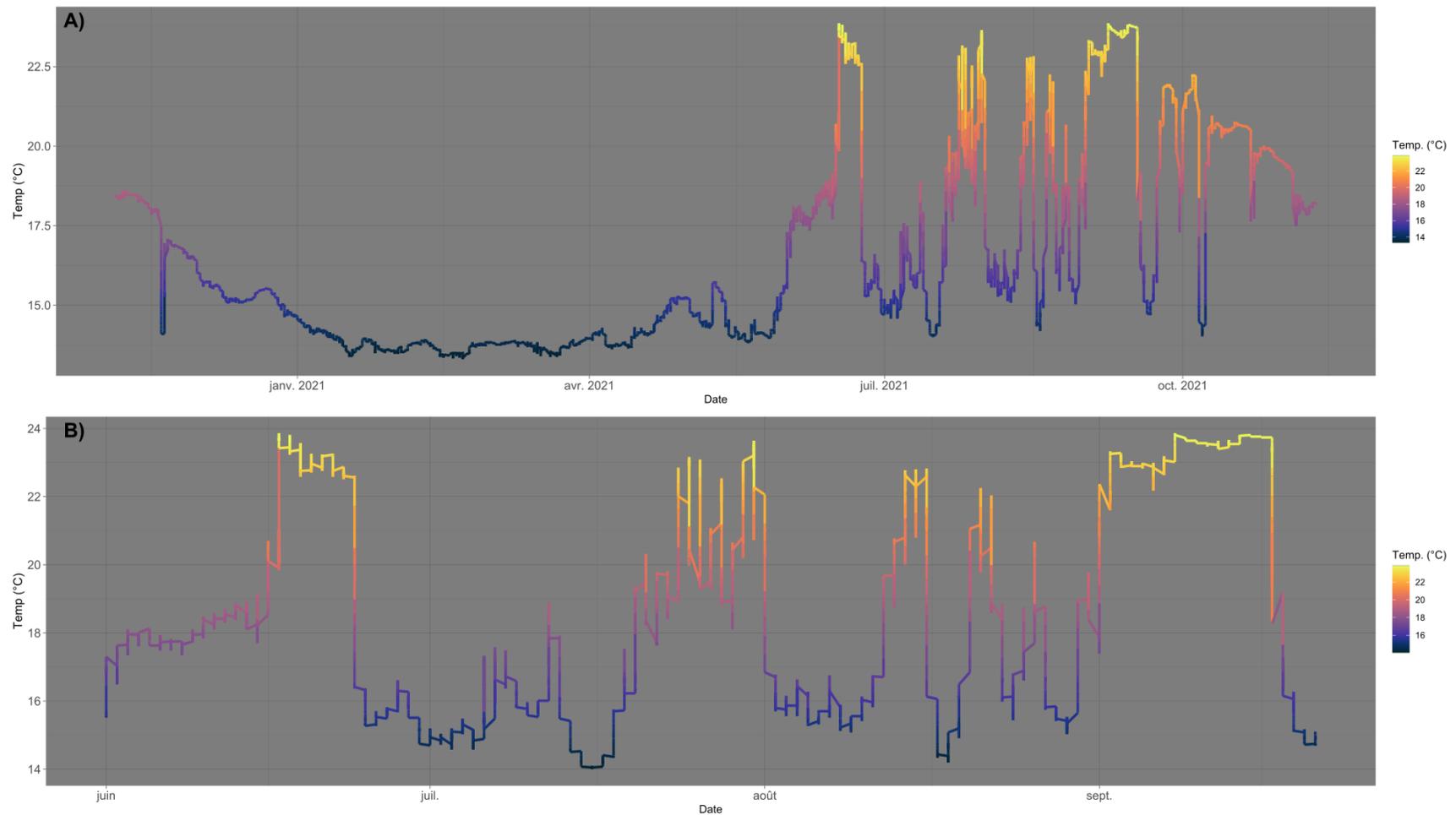


Figure 12. Profils de température provenant du thermomètre placé au sein du site REXCOR-Podestat. Les données s'étendent A) de novembre 2020 à novembre 2021 et B) un zoom sur la période estivale (juin à septembre) est représenté.

3.5. Analyse du microbiome des transplants de *P. clavata*

L'analyse du microbiome des transplants de *P. clavata* n'a pas pu être réalisée sur l'ensemble des transplants prévus initialement. En effet, la perte de nombreux transplants nous a contraint à l'analyse d'un nombre de transplants plus faible. Concernant le protocole 2 de transplantation à profondeur croisée, 20 colonies mères (10 à 20 m et 10 à 40 m) ont été prélevées à T₀ sur le site de l'Impérial du large et leur microbiome a été analysé. À T₃ (T₀+6 mois), 6 transplants ayant subi une transplantation *in situ* à 20 m, 4 transplants ayant subi une transplantation *in situ* à 40 m, 4 transplants ayant subi une transplantation croisée de 20 m vers 40 m, et 4 transplants ayant subi une transplantation croisée de 40 m vers 20 m ont été analysés. À T₄ (T₀+1 an), 4 transplants ayant subi une transplantation *in situ* à 20 m, 6 transplants ayant subi une transplantation *in situ* à 40 m, 8 transplants ayant subi une transplantation croisée de 20 m vers 40 m, et 6 transplants ayant subi une transplantation croisée de 40 m vers 20 m ont été analysés (**Fig.13** et **Fig.14**).

Concernant le protocole 3 de transplantation inter-sites, 10 colonies mères ont été prélevées à 20 m sur le site de l'Impérial du large. Ces colonies étaient les mêmes que celles prélevées à 20 m dans le cadre du protocole 2. À T₃ (T₀+6 mois), 5 transplants ayant subi une transplantation sur substrat naturel sur le site de Podestat et 5 transplants ayant subi une transplantation sur substrat artificiel sur le site de REXCOR ont été analysés. À T₄ (T₀+1 an), 5 transplants ayant subi une transplantation sur substrat naturel sur le site de Podestat et 5 transplants ayant subi une transplantation sur substrat artificiel sur le site de REXCOR ont été analysés (**Fig.15**).

Pour les 2 protocoles, les transplants analysés à T₃ et T₄ n'étaient pas toujours issus de la même colonie mère prélevée à T₀ en conséquence de la perte de nombreux transplants sur les sites étudiés. Au total, les analyses ont permis la détection de 188 OTUs (Unités Taxonomiques Opérationnelles) pour les transplants ayant subi un croisement entre 20 m et 40 m, 185 OTUs pour les transplants ayant subi une transplantation entre 40 m et 20 m et 435 OTUs pour les transplants ayant subi une transplantation inter-sites vers les sites de Podestat et REXCOR. Ces résultats illustrent la diversité microbienne largement supérieure pour les transplants placés sur ces sites situés à proximité du rejet des eaux usées de Marseille.

Après 6 mois, l'analyse du microbiome des transplants ayant subi une transplantation à profondeurs croisées montre l'apparition de nouvelles familles de bactéries mais les

microbiomes des transplants positionnés aux deux profondeurs d'origine ne montrent pas de différences nettes par rapport aux colonies sources (**Fig.13** et **Fig.14**). Dans leur ensemble, les microbiomes sont largement dominés par les Endozoicomonadaceae, symbiontes majeurs des Octocoralliaires. Cependant, on note une augmentation de la diversité et de l'abondance des Alphaproteobacteria (*e.g.* Anaplasmataceae, Rhodobacteraceae) pour les transplants issus de colonies à 40 m et transplantés à 20 m (**Fig.14**), signe potentiel d'une déstabilisation des communautés bactériennes. Après 1 an, la majorité des transplants étudiés étaient nécrosés et de nouveaux taxons bactériens pouvant présenter un caractère pathogène sont apparus (*e.g.* Alteromonadaceae, Flavobacteriaceae, Rhodobacteraceae, Bacteroidetes, Sphingobacteriaceae). La présence et l'abondance de ces nouvelles familles de bactéries semblaient plus élevées pour les transplants ayant subi un croisement de profondeur de 20 m vers 40 m ou de 40 m vers 20 m. La composition des microbiomes était variable d'un transplant à l'autre, indiquant une colonisation incontrôlée des tissus à T₃ dans la majorité des cas (**Fig.13** et **Fig.14**).

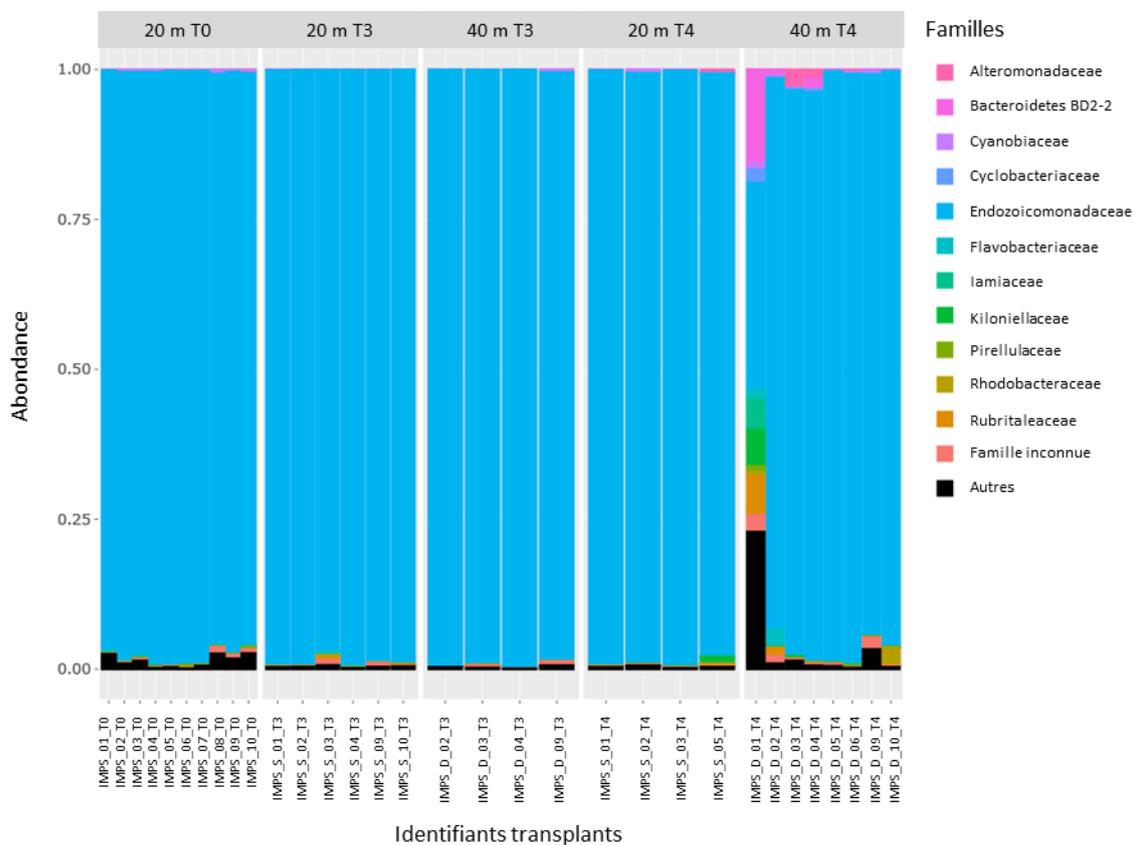


Figure 13. Abondance bactérienne des douze familles les plus représentées pour chaque colonie mère prélevée à T₀ à 20 m, et pour chaque transplant analysé à T₃ (T₀+6 mois) et T₄ (T₀+ 1 an) pour les traitements 20_20 et 20_40.

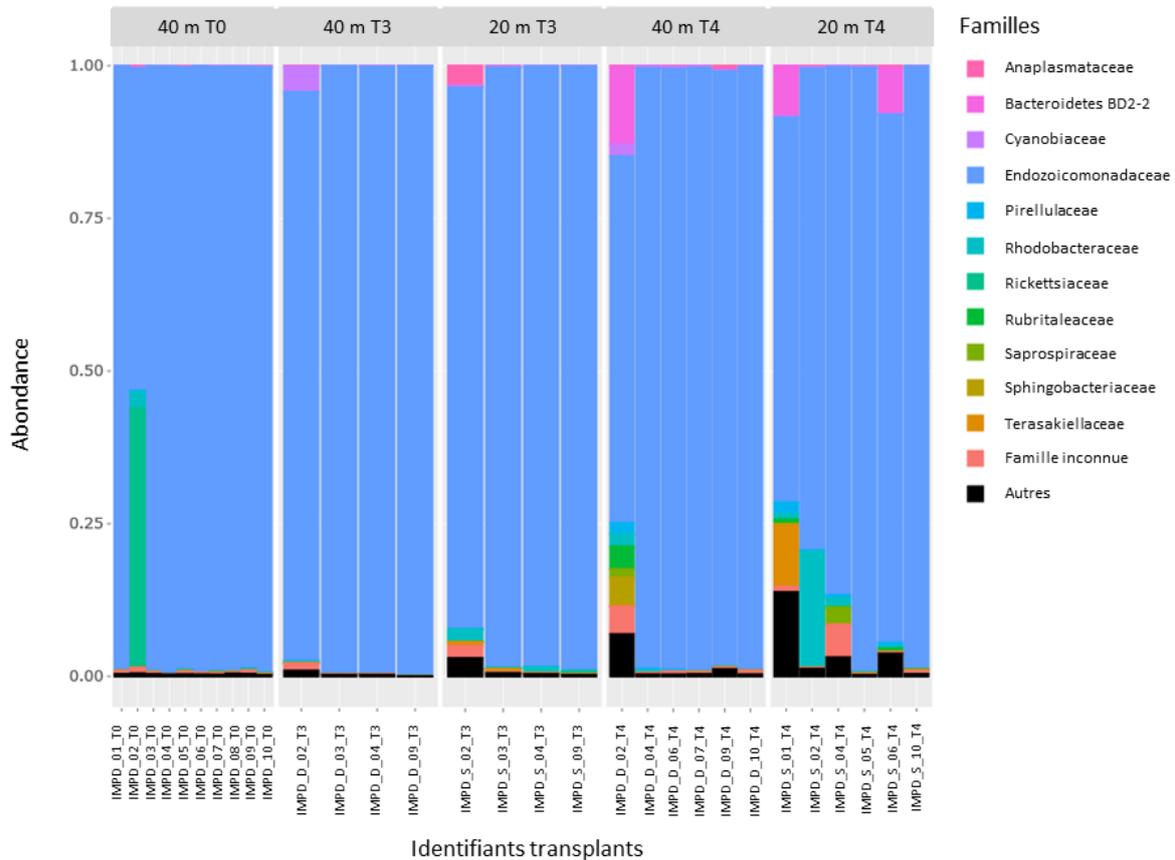


Figure 14. Abondance bactérienne des douze familles les plus représentées pour chaque colonie mère prélevée à T₀ à 40 m, et pour chaque transplant analysé à T₃ (T₀+6 mois) et T₄ (T₀+ 1 an) pour les traitements 40_40 et 40_20.

Pour les transplants ayant subi une transplantation inter-sites entre l'Impérial du large et les sites Podestat et REXCOR, l'analyse après 6 mois montre que les microbiomes comportent de nouvelles familles de bactéries absentes des colonies mères, notamment des Alphaproteobacteria appartenant à différentes familles (**Fig.15**), avec un caractère pathogène potentiel (*e.g.* Rhodobacteraceae). Les microbiomes étaient également différents d'un transplant à l'autre et entre les deux sites de Podestat et REXCOR. Les taxons identifiés montraient néanmoins une certaine proximité phylogénétique. Après 1 an, les microbiomes des transplants des deux sites Podestat et REXCOR, qu'ils soient sains ou nécrosés, montraient un état de dysbiose avancée. Les microbiomes étaient généralement dominés par des Alphaproteobacteria, des Bacteroidota (*e.g.* Flavobacteriaceae, Saprospiraceae) et des Cyanobacteriia (*e.g.* Cyanobiaceae) (**Fig.15**) au détriment des Gammaproteobacteria, notamment des Endozoicomnadaceae symbiotiques. Les Gammaproteobacteria présentaient de nouvelles familles absentes des colonies mères et il a parfois été observé une

perte totale des Endozoicomonadaceae (**Fig.15**). On note en particulier la présence de Vibrionaceae (**Fig.15**) dans la majorité des transplants sains ou nécrosés, ainsi que d'autres membres des Enterobacteriaceae ayant un caractère pathogène potentiel. Les microbiomes en dysbiose comportaient des taxons ayant une similitude phylogénétique malgré leur affiliation à différentes familles bactériennes.

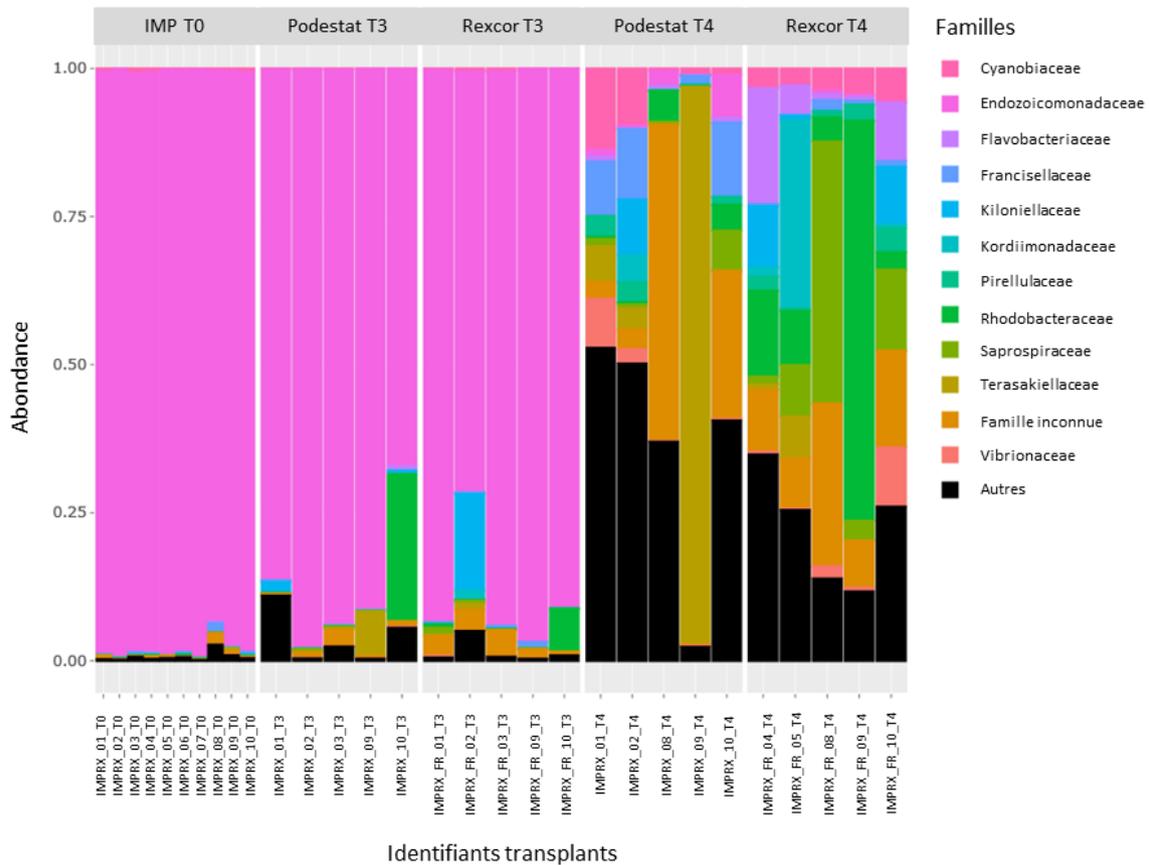


Figure 15. Abondance bactérienne des douze familles les plus représentées pour chaque colonie mère prélevée à T₀ à 20 m sur le site de l'Impérial du large, et pour chaque transplant analysé à T₃ (T₀+6 mois) et T₄ (T₀+ 1 an) et transplanté sur substrat artificiel (site REXCOR) ou naturel (site Podestat).

3.6. Vitalité des colonies mères

Sur l'ensemble des colonies mères prélevés tous protocoles confondus, uniquement 6 colonies de *P. clavata* et 1 colonies de *C. rubrum* était absente à T₄. Le nombre de colonies montrant des nécroses au cours des différents suivis était très faible, et celles-ci étaient peu étendues (**Tab.5**). Pour *P. clavata* les nécroses observées n'étaient pas des phénomènes isolés, les autres colonies non-prélevées présentes sur les différents sites d'études montraient en effet des apparitions et des étendues de nécroses similaires et en adéquation avec les

observations habituelles. Aucune colonie mère de *C. rubrum* ne montraient de nécrose au cours des différents suivis.

Tableau 5. Comparaisons entre le nombre de colonies mères prélevées à T₀ et celles restantes à T₄. Le nombre de colonies nécrosés ainsi que le pourcentage de nécroses moyen de celles-ci sont indiqués.

Espèces	Protocoles	Col. mères prélevées à T ₀	Col. mères restantes à T ₄	Col. mères nécrosées à T ₁ et % nécrose moyen	Col. mères nécrosées à T ₂ et % nécrose moyen	Col. mères nécrosées à T ₃ et % nécrose moyen	Col. mères nécrosées à T ₄ et % nécrose moyen
<i>Paramuricea clavata</i>	Protocole 1 : transplantation <i>in situ</i>	90	87	13 - 10 %	17 - 11 %	23 - 7 %	8 - 22 %
	Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées	60	57	18 - 7 %	7 - 8 %	8 - 6 %	5 - 8 %
	Protocole 3 : transplantation inter-sites	10	10	1 - 5 %	2 - 8 %	2 - 5 %	4 - 10 %
<i>Corallium rubrum</i>	Protocole 1 : transplantation <i>in situ</i>	60	59	0	0	0	0
	Protocole 2 : transplantation à profondeurs croisées	20	20	0	0	0	0

3.7. Modèles obtenus par photogrammétrie : exactitude, résolution et précision

Au total, tous protocoles confondus, 50 modèles ont été réalisés pour les transplants de *C. rubrum* et 85 pour les transplants de *P. clavata*. Les modèles 3D utilisés pour la mesure des transplants de *C. rubrum* (n = 12) à T₀, T₃ et T₄ étaient au nombre de 18 pour le protocole 1 et 12 pour le protocole 2. Ces modèles avaient une exactitude moyenne de 0.012 ± 0.010 mm et une résolution moyenne de 6.13 ± 0.66 px.mm⁻¹ (0.165 ± 0.02 mm.px⁻¹). La précision moyenne de l'observateur a été estimée à 0.02 ± 0.02 mm (0.12 ± 0.14 px).

3.8. Mesure de la croissance des transplants de *C. rubrum*

Sur l'ensemble des transplants de *C. rubrum* transplantés dans le cadre du protocole 1 et dans le cadre du protocole 2, il en restait respectivement 79 pour le protocole 1 et 60 pour le protocole 2. Dans le cadre du protocole 1, 56 transplants uniquement ont pu être mesurés de T₀ jusqu'à T₄, et parmi ces derniers 27 montraient une croissance positive et 29 une croissance négative. Dans le cadre du protocole 2, sur les 60 transplants restants à T₄, seulement 13

montraient une croissance positive. Les mesures ont donc été considérées comme majoritairement non fiables ou aberrantes sur un pas de temps aussi court (1 an) et aucun taux de croissance n'a été estimé.

4. DISCUSSION

4.1. Réponse à la manipulation de transplantation

Le protocole de transplantation expérimentale *in situ* (protocole 1) du projet TRANSCOR a permis de mettre en évidence que la tenue des transplants semblait plus importante pour *C. rubrum* que pour *P. clavata*. Pour *C. rubrum* le taux de présence des transplants au terme de l'étude était très satisfaisant. Pour *P. clavata*, le taux de présence des transplants était légèrement supérieur au taux de présence de 30 % précédemment trouvé en utilisant la même technique de transplantation (Linares *et al.*, 2008). En revanche, la transplantation sur substrat artificiel (*i.e.* récifs REXCOR de Podestat) a semblé moins efficace que la transplantation sur substrat naturel.

La chute des transplants pourrait s'expliquer de différentes manières. Tout d'abord le mastic bi-composant utilisé demande un mélange des composants en amont de la transplantation qui, plus ou moins bien réalisé (*e.g.* mauvais dosage, malaxage insuffisant), a pu influencer la tenue des transplants. De plus le mastic, une fois les composants mélangés entre eux, possède une durée d'efficacité d'environ 40 min (dépendante de la température et plus efficace en eau froide) au-delà de laquelle la capacité de collage n'est plus optimale (J. Garrabou, comm. pers.). Il est possible qu'en égard aux contraintes apportées par la plongée sous-marine, cette durée d'efficacité ait parfois été dépassée au cours des manipulations de transplantation. De plus, les sites de transplantation retenus étaient aussi des sites très fréquentés par les clubs de plongée marseillais. Il est avéré que la plongée sous-marine a un impact non-négligeable sur le milieu et tout particulièrement sur la biocénose coralligène (Coma *et al.*, 2004; Linares *et al.*, 2007, 2008; Piazzini *et al.*, 2012) au sein de laquelle les transplantations ont été réalisées. Il est donc tout à fait envisageable que des plongeurs aient causé la chute de certains transplants par inadvertance. Un autre facteur pouvant expliquer la chute des transplants était l'hydrodynamisme. En effet, une fois la transplantation réalisée le mastic demande un temps de séchage de 12h à 24h avant que la tenue soit optimale (J. Garrabou, comm. pers.). Sur les sites de l'Impérial du Large et de la Saème, la transplantation de *P. clavata* a été réalisée un jour de fort courant (S. Basthard-Bogain et O. Bianchimani, comm. pers.), typique de ces

sites, ce qui pourrait expliquer la faible présence des transplants sur ces sites à T₄. A l'inverse, le site de Maire-Ouest moins exposé au courant et moins fréquenté par les plongeurs, montrait la plus importante présence de transplants à T₄. Ces observations pourraient en partie expliquer les effets site et sous-site significatifs sur les profils de présence des transplants de *P. clavata*. Pour *C. rubrum*, le sous-site ma_gac_1_entree, situé à l'entrée de la Grotte à Corail abritée du courant mais très fréquentée par les plongeurs, montrait la plus faible présence de transplants à T₄. A l'inverse les sous-sites ma_gac_2_fond, situé au fond de la Grotte à Corail, et pha_arche_1, situé sous un surplomb, abrités du courant et moins fréquentés par les plongeurs, montraient la plus importante présence de transplants à T₄. Ces considérations pourraient en partie expliquer la différence significative du nombre de transplants présents au cours des différents suivis qui a été observée entre sous-sites. Il semblerait donc que le choix des sites en lien avec les facteurs pouvant influencer l'efficacité de transplantation (*i.e.* hydrodynamisme, fréquentation par les plongeurs) est prépondérant pour une manipulation de transplantation réussie.

Il a également été observé une prolifération de l'algue invasive *Caulerpa cylindracea* autour des transplants de *P. clavata* lors du suivi à T₀ + 1 an des protocoles 2 et 3 en novembre 2021. En considérant la taille relativement faible des transplants (8 - 10 cm) il est donc possible que leur survie ait fortement été mise en péril par la compétition avec *C. cylindracea* comme c'est le cas pour les recrues naturelles (Linares *et al.*, 2012).

Enfin, la faune locale a pu influencer la chute des transplants, des serrans chevrette (*Serranus cabrilla*) ayant été observés nageant au milieu des transplants fraîchement collés au substrat et les faisant ainsi tomber. Un poulpe commun (*Octopus vulgaris*) a aussi été observé à T₁ sur le site de l'Impérial du large en train de rapporter les transplants de *P. clavata* dans son gîte (S. Basthard-Bogain et O. Bianchimani, comm. pers.).

Malgré la tenue des transplants parfois faible pour certains sites ou sous-sites, en ce qui concerne leur nécrose, 92.6 % des transplants de *P. clavata* et 96.2 % des transplants de *C. rubrum* ayant subi une transplantation *in situ* et étant encore présents à T₄ ne montraient aucun signe de nécrose. Cela était assez proche des informations trouvées dans la bibliographie portant sur la transplantation de *C. rubrum* annonçant des taux de survie allant jusqu'à 99 % (L. Bramanti, comm. pers., Montero-Serra *et al.*, 2018). En revanche, la survie des transplants de *P. clavata* semblait ici légèrement supérieure aux données trouvées dans la bibliographie annonçant des taux de survie allant jusqu'à 80 % (Linares *et al.*, 2008).

Globalement, peu de nécroses ont été observées pour *C. rubrum* comme pour *P. clavata*. Pour *C. rubrum*, l'apparition de seulement trois nécroses au sein du même site (*i.e.* Grotte à Corail) n'a pas permis d'émettre une hypothèse quant à leur apparition. Pour *P. clavata*, les nécroses semblaient subvenir indépendamment du site ou sous-site de transplantation, tout comme leur étendue. En revanche, il est possible que certains transplants soient tombés à la suite d'une nécrose causée par le mastic et passée inaperçue, ce dernier pouvant causer des brûlures du coenenchyme (S. Sartoretto, comm. pers.). Pour *C. rubrum*, il semblerait qu'environ la moitié des transplants tombés à T₄ aient laissé le mastic en place. Le taux de nécrose trouvé était donc potentiellement sous-estimé. Néanmoins, la chute des transplants semblait principalement subvenir entre T₀ et T₂. Il est donc possible qu'après une période critique d'adaptation de 3 mois (L. Bramanti, comm. pers.) les transplants restants aient une grande probabilité de survie.

4.2. Capacités d'adaptation aux changements de contextes thermiques et environnementaux

Les résultats de cette étude ont montré que *C. rubrum* semble très résistant à la manipulation de transplantation qu'elle soit *in situ* ou à profondeur croisée. En effet, après 1 an, 66 % et 75 % des transplants réalisés dans le cadre des protocoles 1 et 2 respectivement étaient encore présents. De plus, seulement 5 nécroses ont été observées tous protocoles confondus durant l'étude et le changement de profondeur ne semble pas influencer l'apparition et l'étendue des nécroses.

Concernant *P. clavata*, la faible présence de transplants restants à T₄ n'a pas permis de conclusions robustes quant aux capacités d'adaptation de l'espèce face au changement de contexte thermique (protocole 2) et de contexte environnemental (protocole 3). Les transplants ayant subi une transplantation croisée de 40 m de profondeur vers 20 m de profondeur, ainsi que ceux ayant subi une transplantation *in situ* à 40 m (protocole 2) semblaient néanmoins montrer une résistance plus faible et des nécroses en moyenne plus étendues. Cela semblerait indiquer une adaptation moindre au changement de régime thermiques des transplants issues de 40 m par rapport à ceux issus de colonies mères provenant de 20 m. Il semblerait également que la modification de contexte environnemental (protocole 3) par transplantation d'un milieu peu pollué (Impérial du large - Riou) vers un milieu plus pollué (Podestat) puisse induire des nécroses plus importantes. En effet les nécroses étaient en moyenne plus étendues sur le sous-site podestat_intersite que sur le sous-

site imp_large_riou. Mais cela pourrait être un artefact lié au faible nombre de transplants restant à T₄.

Les nécroses observées n'ont pas pu être reliées à des épisodes d'anomalies thermiques, absentes durant la période d'étude. De tels épisodes sont connus pour causer d'importantes mortalités chez les organismes benthique sessiles (Cerrano et al., 2000; Perez et al., 2000; Romano et al., 2000; Garrabou et al., 2009) et tout particulièrement chez *P. clavata* et *C. rubrum* (Garrabou et al., 2001; Harmelin et Garrabou, 2005; Linares et al., 2005; Torrents et al., 2008; Crisci et al., 2017). La température de l'eau mesurée à Riou n'a en effet pas excédé 24.4 °C à 20 m de profondeur et 24.2 °C à 40 m de profondeur ; de plus, elle n'a pas excédé 24 °C pendant plus de 7 jours consécutifs à 20 m et durant 1 jour à 40 m. D'après les conclusions d'études précédentes (Torrents et al., 2008; Crisci et al., 2011, 2017) aucune anomalie thermique pouvant causer des nécroses chez *C. rubrum* et *P. clavata* n'a donc eu lieu durant la période d'étude. Néanmoins, ces études ont été réalisées en aquarium pour *C. rubrum* et se basaient sur des colonies entières de *C. rubrum* et *P. clavata* et non sur des transplants. La détermination des seuils de thermotolérance se base également sur des nécroses complètes des colonies. Il est donc possible que les transplants étudiés durant le projet TRANSCOR ont eu une résistance moindre à l'élévation de température, et qu'une température plus basse et/ou sur une durée moins longue par rapport à la littérature (Torrents et al., 2008; Crisci et al., 2017) aient suffi à causer des nécroses importantes sans pour autant être complètes. En ce sens, une période de 13 jours consécutifs en septembre 2020 et une autre de 15 jours consécutifs en septembre 2021 à une température supérieure à 23 °C ont été observées durant l'étude à 20 m de profondeur. Il est également envisageable que la méthode de transplantation a constitué une source de stress pour les transplants pouvant entraîner l'apparition de nécroses indépendamment du site ou sous-site de transplantation et des conditions environnementales.

4.3. Amélioration de la méthode

Globalement, la méthode de transplantation utilisée a semblé efficace en termes de survie des transplants restants et compte tenu du très faible nombre de nécroses observées au bout d'une année d'étude. Ces résultats incitent à penser, comme montré précédemment, qu'un effort de transplantation assez faible permet d'obtenir de bons résultats (Linares *et al.*, 2008) en prenant soin d'anticiper les patterns de mortalité (Montero-Serra *et al.*, 2018). Concernant

C. rubrum, la méthode utilisée a fourni des résultats satisfaisants puisque 65.8 % et 75 % des transplants de *C. rubrum* étaient encore présents après 1 an de suivis dans le cadre des protocoles 1 et 2 respectivement. De plus, uniquement 5 nécroses ont été recensées pour cette espèce au cours de l'étude. Cela était en adéquation avec la grande résistance à la transplantation de l'espèce déjà observée au cours d'autres études (L. Bramanti, J. Garrabou, comm. pers.). Concernant *P. clavata*, malgré la cohérence des résultats avec les études précédentes (Linares *et al.*, 2010), la méthode de transplantation pourrait être améliorée, notamment en ce qui concerne la tenue des transplants au mastic. Il serait par exemple envisageable de percer des trous dans le substrat au sein desquels les transplants seraient maintenus à l'aide de mastic, offrant ainsi un meilleur maintien, d'utiliser les aspérités du substrat déjà existantes, ou encore d'utiliser des tuteurs permettant un meilleur maintien des transplants (Linares *et al.*, 2010). L'utilisation d'un socle de transplantation et d'une phase d'acclimatation en aquarium (durant laquelle les transplants seraient fixés sur le socle) serait également certainement bénéfique en termes d'amélioration de la tenue des transplants. Il serait également plus judicieux de réaliser la transplantation en hiver durant les mois où la température de l'eau est la plus froide afin d'optimiser le temps de séchage du mastic, et ainsi assurer une meilleure tenue de celui-ci. Une transplantation en eau froide pourrait également permettre de ne pas ajouter un stress thermique aux transplants en plus du stress causé par leur transplantation. Pour compléter cette étude, il serait également intéressant d'étudier la compétition entre les transplants et d'autres espèces fixées qui pourraient influencer la survie des transplants, comme ils influencent la survie des recrues d'Alcyonacea (Linares *et al.*, 2012). En ce sens, une récente étude a démontré l'effet négatif de la macrophyte invasive *Rugulopteryx okamurae*, sur des populations d'Alcyonacea (Sempere-Valverde *et al.*, 2021). Un point essentiel à ne pas oublier est l'effet des prélèvements sur les colonies mères. C'est pourquoi celui-ci a été étudié en parallèle de cette étude afin de s'assurer que celui-ci ne les endommage pas de manière importante.

4.4. Variation du microbiome de *P. clavata* à la suite du changement de contexte thermique et environnemental (protocoles 2 et 3)

Les analyses du microbiome des colonies mères et des transplants ayant subi des transplantations à profondeurs croisées ou inter-sites ont mis en évidence l'intérêt de considérer le microbiome des colonies avant de réaliser une action de transplantation. En effet, les transplants ayant subi des transplantations à profondeurs croisées de 20 m vers 40

m ou de 40 m vers 20 m montraient après une année un microbiome modifié avec l'apparition de nouveaux groupes bactériens potentiellement pathogènes et pouvant être le signe d'une déstabilisation des communautés. Ces modifications des microbiomes des transplants semblaient plus importantes pour les transplants ayant subi un changement de profondeur. En revanche, la majorité des transplants étudiés étaient alors nécrosés, et ces observations pourraient être causées par des niveaux de nécroses différents entre les transplants, indépendamment du changement de profondeur. La composition variable des microbiomes d'un transplant à l'autre indique une colonisation incontrôlée des tissus dès T₃ (T₀+6 mois). L'analyse d'un plus grand nombre de transplants un an après transplantation aurait été utile pour comprendre si la dysbiose observée ne concernait que les transplants nécrosés ou s'étendait aux transplants sains avant l'apparition de nécroses. Il est important de noter que les transplants nécrosés sont une source potentielle de pathogènes pour les colonies environnantes à 20 et 40 m.

Les transplants ayant subi une transplantation inter-sites vers les sites de Podestat et REXCOR montraient après un an un état de dysbiose avancée. Les microbiomes des transplants étaient dominés par les Alphaproteobacteria et des Bacteroidota au détriment des Gammaproteobacteria, et notamment des Endozoicomonadaceae symbiotiques qui représentent un taxon majeur du microbiome des Octocoralliaires et des Hexacoralliaires (Neave *et al.*, 2016), et tout particulièrement chez les Alcyonaires méditerranéens comme *P. clavata* (van de Water *et al.*, 2017a). Ces bactéries pouvant représenter jusqu'à 97 % du microbiome de *P. clavata* sont connues pour diminuer en abondance face au stress subi par leurs hôtes (McDevitt-Irwin *et al.*, 2017). Leur perte pourrait être induite par la pollution résiduelle présente dans les eaux des sites de Podestat et REXCOR, situé à proximité immédiate du rejet des eaux usées de la métropole marseillaise dans la calanque de Cortiou. Il a également été observé la présence de Vibrionaceae dans la majorité des transplants analysés, ainsi que d'autres bactéries appartenant aux Enterobacteriaceae et ayant un caractère pathogène potentiel. Il semble donc que la transplantation dans un environnement différent de celui d'origine, en particulier par son niveau d'exposition à la pollution, conduit à la dysbiose. Il est probable que la survie des transplants sur ces sites ait été affectée par la déstabilisation de leur microbiome et la colonisation par des bactéries opportunistes ou pathogènes.

Au vu de ces observations, il semble primordial de considérer les aspects microbiologiques parmi les facteurs à prendre en compte avant la mise en œuvre d'opérations de transplantation. En effet, une déstabilisation du microbiome suite à la transplantation pourrait entraîner un échec de cette manipulation avec la mortalité des transplants en quelques mois. Ainsi, la probabilité de succès d'actions de transplantation d'Alcyonaires vers des zones polluées, avec comme objectif la restauration paysagère de sites dégradés, semble très minime. Les transplants se retrouveraient certainement en état de dysbiose, ce qui mettrait leur état de santé en péril. De plus, la transplantation d'individus dans une autre population que celle d'origine pourrait être un vecteur d'introduction de familles bactériennes potentiellement pathogènes dans cette population. Dans le cadre de transplantations à profondeurs croisées, comme dans le cadre de transplantations inter-sites avec un objectif de renforcement de populations, il semble essentiel de considérer l'introduction possible de nouvelles bactéries et de pathogènes dans la population receveuse comme un risque potentiel.

4.5. Effet du prélèvement sur les colonies mères

Le suivi de la vitalité des colonies mères réalisés en parallèle du suivi des transplants a fourni des résultats très encourageants concernant l'effet du prélèvement. En effet, le prélèvement de fragments sur les colonies mères n'a causé la mort d'aucune colonies. Aucune colonie mère de *C. rubrum* n'a montré de nécrose tout au long de l'année de suivi. Les quelques nécroses observées sur les colonies mères de *P. clavata* étaient globalement peu étendues et ne semblaient pas être liées aux prélèvements, mais plutôt à des nécroses naturelles également observées sur les colonies adjacentes (Coma *et al.*, 2004, Linares *et al.*, 2007). Les prélèvements ne semblaient donc pas induire un stress important aux colonies prélevées et conduisant à l'apparition de nécroses. Il serait néanmoins intéressant de considérer d'autres variables que la survie et la nécrose des colonies pour vérifier l'intégrité des colonies mères prélevées comme l'activité des polypes ou le dosage des marqueurs de stress, mais cela serait difficilement réalisable *in situ*. De plus, il apparaît cohérent que des colonies ayant survécu 1 an après prélèvement de certains apex étaient en bonne santé.

4.6. Efficacité de la photogrammétrie pour acquérir taille et croissance des transplants

L'utilisation de la photogrammétrie a permis d'obtenir une estimation de la hauteur maximale des transplants de *C. rubrum* à T_0 . Par sa précision fine (voir résultats) cette technique a permis l'acquisition de mesures avec une précision de l'ordre du 10^{ème} de millimètre. Cela permettra d'avoir une base solide pour de futures mesures et suivis de la taille de ces transplants sur un pas de temps plus long (*i.e.* 5 ans). La mesure de taille répétée à T_0 , T_3 et T_4 n'a pas permis l'obtention d'un taux de croissance en hauteur totale car les valeurs obtenues ont été jugées comme non fiables. Les taux de croissance négatifs obtenus pouvaient être liés à une régression de taille liée à des nécroses passées inaperçues durant l'étude et ayant causées une diminution de la hauteur maximale des transplants. En revanche, au vu de la redondance de ces valeurs négatives et de la croissance lente de *C. rubrum* (Coma *et al.*, 1995, 1998; Garrabou et Harmelin, 2002; Marschal *et al.*, 2004; Torrents *et al.*, 2005; Linares *et al.*, 2010; Santangelo *et al.*, 2012), nous avons choisi de ne pas considérer la méthode utilisée comme étant assez robuste pour estimer un taux de croissance sur un pas de temps aussi court (1 an) en connaissance de la variabilité interannuelles des paramètres environnementaux et donc du métabolisme associé. (Mistri et Ceccherelli, 1994; Coma *et al.*, 1998; Garrabou et Harmelin, 2002; Bramanti *et al.*, 2005; Tsounis *et al.*, 2006; Linares *et al.*, 2007, 2008).

L'aberration des taux de croissance obtenus provenait certainement du fait que la méthode utilisée pour mesurer les transplants comportaient quelques biais. Tout d'abord, entre T_0 , T_3 et T_4 les photographies orientées dans l'espace tridimensionnel pour un modèle donné n'étaient pas systématiquement prises sous le même angle de vue. Cela impliquait que, malgré l'importante précision de placement des marqueurs, il n'était pas aisé de placer les marqueurs correspondant aux bases et apex exactement au même endroit sur les photographies prises à T_0 et celles prises à T_3 puis T_4 . La photogrammétrie est un outil qui, aux vues des précisions qu'il apporte, devrait s'avérer très efficace pour mesurer le taux de croissance de *C. rubrum* sur un pas de temps plus long qu'une année. En revanche, il serait possible d'améliorer encore la précision de la méthode en incorporant directement sur le substrat environnant les transplants des cibles codées reconnues automatiquement par le logiciel de photogrammétrie Agisoft Metashape. Un nuage de point correspondant à chaque apex serait alors créé et sa variation dans l'espace au cours du temps par rapport aux cibles codées permettrait d'estimer un taux de croissance en hauteur plus précis (P. Drap, comm.

pers.). À terme, il serait envisageable d'utiliser ces taux de croissance afin de confirmer ou alimenter des modèles de croissance de *C. rubrum* (Galli *et al.*, 2016; Kahramanoğulları *et al.*, 2019).

Cela étant dit pour la croissance en hauteur totale, il semblerait cependant que la mesure du diamètre basal soit plus compliquée. En effet la base des transplants était recouverte de mastic, il était donc compliqué de placer des marqueurs dans le but de déterminer un diamètre basal, cela n'a donc pas été réalisé ici. De plus, il semblerait que les transplants de *C. rubrum* élargiraient dans un premier temps leur base à l'intérieur du mastic avant de le recouvrir (L. Bramanti, comm. pers.). Il est néanmoins envisageable que le diamètre basal soit mesurable une fois que les transplants auront recouvert totalement le mastic, mais seulement en partant du principe que le taux de croissance en diamètre basal n'est pas modifié par la présence du mastic à la base des transplants.

Enfin, la taille des transplants de *P. clavata* n'a pas été mesurée ici car la matrice cornée du squelette de l'espèce offrant plus de souplesse que la matrice calcaire de *C. rubrum*, les transplants avaient une prise au courant non négligeable. Cela impliquait que d'une photographie à l'autre les transplants n'étaient pas dans la même position, le placement des marqueurs sur les apex de manière précise était alors rendu impossible. Une méthode qui pourrait s'avérer utile pour estimer la structure tridimensionnelle et permettre l'acquisition de mesure de *P. clavata* seraient la photo-stéréoscopie (Abdo *et al.*, 2006; Drap *et al.*, 2013a; Shortis, 2015; Shortis *et al.*, 2016) qui s'appuie sur plusieurs photographies prises simultanément par plusieurs appareils photographiques synchronisés. Il serait aussi possible d'utiliser différents algorithmes ou des calques permettant lors de l'alignement des photos de ne trouver des points homologues que sur les transplants (B. Chemisky, comm. pers.). Cela permettrait de figer le mouvement des transplants de *P. clavata* et d'ainsi acquérir leur taille. De cette manière, il serait envisageable d'étudier le pattern de croissance de colonies de *P. clavata* et également de mesurer la croissance de transplants de l'espèce..

4.7. Implications pour la conservation

La transplantation d'Alcyonacea méditerranéens tels que *C. rubrum* et *P. clavata* a plusieurs fois été testée avec succès depuis la fin du 19^{ième} siècle. C'est une méthode qui fonctionne et offre une importante survie des transplants, les mortalités étant principalement dues à des erreurs techniques (Linares *et al.*, 2008; Montero-Serra *et al.*, 2018). Différentes techniques

ont déjà été expérimentées, allant d'un bloc en béton comprenant des tubes en PVC où les transplants ont été maintenus jusqu'à la transplantation d'un morceau de coralligène dans son intégralité (Weinberg, 1979), en passant par des rosettes en PVC (Ledoux *et al.*, 2010a; Ponti *et al.*, 2014), des systèmes de tuteurs, ou du mastic bi-composant comme dans cette étude (Linares *et al.*, 2008; Montero-Serra *et al.*, 2018).

Malgré son efficacité, la transplantation d'Alcyonacea ne doit pas être considérée comme une solution permettant la reconstitution d'une population disparue, ou la colonisation d'une zone où l'espèce à transplanter est naturellement absente. En effet, la transplantation de ces espèces longévives à croissance lente, maturité sexuelle retardée, faible dispersion larvaire et faible recrutement (Coma *et al.*, 1998; Garrabou et Harmelin, 2002; Marschal *et al.*, 2004; Linares *et al.*, 2010; Santangelo *et al.*, 2012) demande un faible effort de transplantation, mais nécessite jusqu'à 40 ans avant d'obtenir une population semblable à une population bien conservée (Montero-Serra *et al.*, 2018). La transplantation doit être considérée comme un outil permettant le renforcement démographique ou génétique des populations d'Alcyonacea soumises aux anomalies thermiques (Garrabou *et al.*, 2001; Harmelin et Garrabou, 2005; Linares *et al.*, 2005; Torrents *et al.*, 2008) et pressions anthropiques telles que l'exploitation (Garrabou et Harmelin, 2002; Tsounis *et al.*, 2006, 2007; Linares *et al.*, 2010), la plongée (Coma *et al.*, 2004; Linares *et al.*, 2007, 2008; Piazzini *et al.*, 2012) ou les filets de pêche et ancrages (Ferrigno *et al.*, 2018). La transplantation a déjà été utilisée pour éviter la mort de colonies de *P. clavata* tombées de leur point d'attache au substrat (Linares *et al.*, 2008) ou provenant de pêches accidentelles comme cela a été fait sur le site du naufrage du *Costa Concordia* en Italie (Gasoli *et al.*, 2021). Elle a également déjà été utilisée pour sauver des colonies de *C. rubrum* saisies à des braconniers (Montero-Serra *et al.*, 2018); en parallèle la survie de ces espèces à la suite de la transplantation a été étudiée. La transplantation *in situ* mériterait d'être expérimentée sur d'autres espèces d'Alcyonacea méditerranéens tels que *Eunicella cavolini* (Koch, 1887), qui semble montrer une survie à la transplantation plus importante que *P. clavata* (Fava *et al.*, 2010), ou *E. verrucosa* (Pallas, 1766), *E. singularis* (Esper, 1791), et *Leptogorgia sarmentosa* (Esper, 1789) afin de comprendre par la suite leurs modalités d'adaptation au changement global. La transplantation peut aussi servir d'outil pour d'autres études portant par exemple sur l'effet de la présence de ces espèces ingénieurs sur les communautés associées (Ponti *et al.*, 2014), ou encore sur l'adaptation génétique ou

phénotypique des populations de *C. rubrum* au changement de contexte thermique comme dans le cas d'anomalies thermiques (Ledoux *et al.*, 2010a, 2015).

Dans cette optique d'utiliser la transplantation comme un outil servant à élucider d'autres questions, le projet TRANSCOR s'intéressait aussi à la survie de *C. rubrum* et de *P. clavata* en cas de changement de contexte thermique (protocole 2) et à la survie de *P. clavata* dans le cadre d'un changement de contexte environnementale (protocole 3). De récentes études ayant montré l'importance des communautés bactériennes dans la formation d'associations stables avec *P. clavata*, contribuant ainsi à son fonctionnement biologique (La Rivière *et al.*, 2013; van de Water *et al.*, 2017a, 2017b) ainsi que l'apparition de mortalité suite à l'installation de pathogènes (Bally et Garrabou, 2007), une analyse du microbiome de l'espèce suite aux changements de contexte thermique et environnemental a aussi été menée en lien avec l'Institut Méditerranéen d'Océanologie (MIO).

Dans le cadre d'autres projets ayant lieu au sein du Parc National des Calanques la transplantation est actuellement utilisée pour mieux comprendre les modalités d'adaptation de *E. cavolini* et les modifications de son microbiome face à la pollution et au changement de profondeur (projets GorPol et Holodiv ; D. Aurelle, comm. pers.), ainsi que les variations de son microbiome et de son protéome dans le cadre d'un changement de contexte thermique (projets DeepHeart et DeepEvo ; B. Mérigot et Q. Schull, comm. pers.). Cette utilisation de la transplantation nécessite également un protocole solide basé sur une méthode la plus optimale possible. La transplantation peut donc dans un futur proche s'avérer être un bon outil pour l'étude du cycle de vie des Alcyonacea et permettre ainsi une restauration efficace de leurs populations soumises au changement global et aux pressions anthropiques.

Certaines populations d'Alcyonacea, notamment de *C. rubrum*, ont une thermotolérance plus élevée que d'autres (Torrents *et al.*, 2008; Pratlong *et al.*, 2015), et de récentes études ont montré qu'il existait bel et bien des phénomènes d'adaptation locale des populations de *C. rubrum* à leur environnement et aux anomalies thermiques (Ledoux *et al.*, 2010a; Haguénauer *et al.*, 2013; Ledoux *et al.*, 2015; Pratlong *et al.*, 2015, 2018). Il serait alors envisageable que la transplantation puisse servir d'outil à l'adaptation des populations d'Alcyonacea (notamment de *C. rubrum*) aux anomalies thermiques. La transplantation de colonies connues comme étant adaptées aux anomalies thermiques au sein de populations non adaptées pourrait permettre leur adaptation par reproduction sexuée sur le long terme, d'autant plus que le potentiel reproductif des transplants de *C. rubrum* semble similaire à celui

de colonies en bonne santé (Montero-Serra *et al.*, 2018). En revanche, il faudrait au préalable montrer que ces adaptations sont bien d'origine génétique, et donc transmissibles de générations en générations, et non d'origine phénotypique (Haguenaer *et al.*, 2013; Pratlong *et al.*, 2018). De plus, il serait nécessaire de savoir si le ou les allèles du ou des gènes responsables de l'adaptation génétique sont dominant ou récessif. Dans ce dernier cas, il serait difficile d'envisager une adaptation rapide des populations. Enfin, il faudrait connaître précisément le sex-ratio, les modalités de dispersion larvaire et de recrutement de la population à adapter qui peuvent être très variables (Bramanti *et al.*, 2007), ainsi que le sexe et le potentiel reproductif des colonies que l'on va transplanter (L. Bramanti, comm. pers.). Dans ce cas très précis, la transplantation au sein de grottes artificielles placées dans le milieu naturel permettrait l'estimation de tous ces paramètres au sein d'un système semi-fermé dans des conditions naturelles (L. Bramanti, comm. pers.). Pour *P. clavata*, il semblerait que des adaptations aux anomalies thermiques existent, mais que l'espèce soit fortement influencée par la dérive génétique qui peut conduire aussi bien à la sélection des adaptations qu'à leur contre-sélection (Arizmendi-Mejía *et al.*, 2015; Crisci *et al.*, 2017). Pour cette espèce, la transplantation pourrait alors plutôt servir à rétablir les connectivités génétiques fragilisées par le changement global et les activités anthropiques, et qui sont essentielles au maintien des populations et au partage des adaptations (Pilczynska *et al.*, 2016, 2019; Padrón *et al.*, 2018). Pour ces questionnements concernant l'utilisation de la transplantation comme un outil pour l'adaptation des populations de *C. rubrum* et *P. clavata* aux anomalies thermiques, l'avancement des connaissances sur le sujet, comme récemment l'obtention du génome de *P. clavata* (Ledoux *et al.*, 2020) ou du transcriptome de *C. rubrum* (Pratlong *et al.*, 2015), est essentiel. Malgré les données disponibles concernant le taux de croissance de *P. clavata* (Mistri et Ceccherelli, 1994; Coma *et al.*, 1998), le manque de données récentes (S. Sartoretto, comm. pers.), ou récemment la découverte de chimérisme chez *C. rubrum* (Giordano et Bramanti, 2021) démontrent que beaucoup d'aspects concernant la compréhension du cycle de vie de ces espèces restent à découvrir. La pluridisciplinarité est donc le maître-mot de tous les questionnements actuels autour de ces espèces.

5. CONCLUSION

Le projet TRANSCOR a permis de tester l'efficacité de la transplantation chez deux espèces d'Alcyonacea emblématiques de la Méditerranée : le corail rouge, *C. rubrum*, et la gorgone rouge, *P. clavata*. Il a été montré qu'une année après leur transplantation *in situ*, 96.7 % des transplants de *C. rubrum* et 92.6 % des transplants de *P. clavata* ne montraient aucun signe de nécrose. Les quelques nécroses apparues semblaient survenir de manière aléatoire indépendamment du site ou sous-site de transplantation. La fixation des transplants au substrat à l'aide de mastic semble être plus efficace pour *C. rubrum* que pour *P. clavata*. La tenue des transplants semblait être grandement influencée par les variables environnementales intrinsèques aux sites de transplantation, et notamment par l'hydrodynamisme. Pour pouvoir utiliser la transplantation de *P. clavata* comme un outil de renforcement ou maintien des populations (*e.g.* sex-ratio optimal, densité optimale, diversité génétique optimale) il apparaît nécessaire d'améliorer la méthode de transplantation. Cette méthode devrait également permettre de transplanter des colonies de taille supérieure (entre 20 et 50 cm) ayant un potentiel reproducteur plus important. De plus, aux vues des résultats du projet TRANSCOR, le choix du site de transplantation en fonction des paramètres environnementaux, et principalement de l'hydrodynamisme, semble être primordial pour garantir une manipulation de transplantation réussie. Ces aspects d'amélioration de la méthode sont d'ores et déjà en cours de réflexion, et feront l'objet d'une nouvelle étude donnant suite au projet TRANSCOR.

Aux vues des résultats de l'étude, il est néanmoins apparu qu'en considérant avant une manipulation de transplantation le taux de chute des transplants comme inévitable, cette méthode offrait des résultats satisfaisants en termes de survie des transplants restants. Les protocoles de transplantation à profondeurs croisées et inter-sites n'ont en revanche pas permis de conclure de manière fiable quant aux capacités d'adaptation aux changements de régime thermique ou de contexte environnemental. Il semblerait néanmoins que les transplants de *P. clavata* issus de 40 m de profondeur ont été moins résistants que les transplants issus de 20 m de profondeur, et que la transplantation sur substrat artificiel (*i.e.* récifs REXCOR de Podestat) a été moins efficace en termes de tenue des transplants. Une étude supplémentaire serait nécessaire pour vérifier ces hypothèses.

Dans une optique plus large, la transplantation *in situ* mériterait d'être expérimentée sur d'autres espèces d'Alcyonacea méditerranéens (*e.g.* *E. cavolini*, *E. verrucosa*, *E. singularis*) afin

de comprendre par la suite leurs modalités d'adaptation au changement global, ou encore la variation de leur microbiome, protéome ou génome en lien avec la modification de leurs conditions de vie.

Du point de vue de la conservation, les résultats satisfaisants de cette étude (surtout pour *C. rubrum*) laissent envisager une utilisation de la transplantation dans le cadre de la séquence Éviter-Réduire-Compenser (ERC), précisée et consolidée dans le cadre de la loi de 'reconquête de la biodiversité, de la nature et des paysages' du 8 août 2016. Cette séquence a pour objectif d'éviter les atteintes à l'environnement, de réduire celles qui n'ont pu être suffisamment évitées, et si possible de compenser les effets notables de ces atteintes à l'environnement. La transplantation semble également pouvoir intervenir dans le cadre d'action de mitigation visant à éviter la mort à des colonies d'Alcyonaires tombées de leur point d'attache au substrat, issus de pêches accidentelles ou encore de braconnage. La transplantation peut aussi constituer un bon outil pour des études s'intéressant à différentes thématiques portant sur les espèces d'Alcyonacea (*e.g.* génétique, protéomique, étude du microbiome, adaptation aux anomalies thermiques). L'estimation de l'effet du prélèvement d'apex sur les colonies mères s'avère aussi essentiel. Il a été montré ici que le prélèvement ne semblait pas affecter la survie des colonies mères. En couplant les résultats d'études sur la génétique et les cycles de vie des Alcyonacea méditerranéens avec la transplantation de ces espèces, il semble envisageable d'espérer à moyen terme utiliser la transplantation comme un outil permettant le maintien ou renforcement des populations d'Alcyonacea en rétablissant les caractéristiques optimales à leur bonne dynamique (*i.e.* sex-ratio optimal, densité optimale, distance de fécondation optimale), ou en apportant un renfort génétique permettant d'éviter la perte de diversité génétique. Cette dernière est en effet une des causes principales de la disparition des petites populations d'Alcyonacea isolées et fragmentées qui n'échangent plus entre elles. La transplantation pourrait également servir au rétablissement de connectivités génétiques fragilisées ou perdues entre les populations d'Alcyonacea. À plus long terme, il semble envisageable de considérer la transplantation de colonies connus comme étant adaptés (principalement pour *C. rubrum*) aux anomalies thermiques comme un outil permettant l'adaptation potentielle de populations cibles grâce à la reproduction sexuée.

Néanmoins, de telles actions de transplantations devraient s'inscrire dans un processus de cahier des charges visant à s'assurer de la faisabilité et rentabilité aussi bien écologique que financière de l'opération, évaluée au cas par cas : le rapport coût - bénéfice doit être évalué

au regard des volumes de transplants à réaliser/ surface à restaurer / nombre de colonies mères concernées. Par ailleurs, on ne saurait trop insister sur la nécessité de s'assurer avant toutes opérations de transplantation que les causes initiales de dégradations sont maîtrisées. Aux vues des résultats de cette étude, les aspects microbiologiques semblent également primordiaux à considérer avant toute réalisation d'une manipulation de transplantation. Pour cela, l'interdisciplinarité et la collaboration entre scientifiques, acteurs de terrain et gestionnaires apparaît comme essentielle.

RÉFÉRENCES

- Abbiati, M. *et al.* (1993) 'Genetic variation within and between two Tyrrhenian populations of the Mediterranean alcyonarian *Corallium rubrum*', *Marine Ecology Progress Series*, 95, pp. 245–250. doi: [10.3354/meps095245](https://doi.org/10.3354/meps095245).
- Abdo, D. *et al.* (2006) 'Efficiently measuring complex sessile epibenthic organisms using novel photogrammetric technique', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 339, pp. 120–133. doi: [10.1016/j.jembe.2006.07.015](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.07.015).
- Anderson, M. (2001) 'A new method for non-parametric multivariate analysis of variance', *Austral Ecology*, 26, pp. 32–46. doi: [10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x](https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2001.01070.pp.x).
- Anderson, M., Gorley, R. N. et Clarke, K. (2008) *PERMANOVA+ for primer: Guide to software and statistical methods*, Plymouth: Primer-E.
- Arizmendi-Mejía, R. *et al.* (2015) 'Combining Genetic and Demographic Data for the Conservation of a Mediterranean Marine Habitat-Forming Species', *PLOS ONE*, 10(3), p. e0119585. doi: [10.1371/journal.pone.0119585](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0119585).
- Bally, M. et Garrabou, J. (2007) 'Thermodependent bacterial pathogens and mass mortalities in temperate benthic communities: a new case of emerging disease linked to climate change', *Global Change Biology*, 13(10), pp. 2078–2088. doi: [10.1111/j.1365-2486.2007.01423.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2007.01423.x).
- Bensoussan, N. *et al.* (2010) 'High resolution characterization of northwest Mediterranean coastal waters thermal regimes: To better understand responses of benthic communities to climate change', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 87(3), pp. 431–441. doi: [10.1016/j.ecss.2010.01.008](https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.01.008).
- Boavida, J. *et al.* (2016) 'Overlooked habitat of a vulnerable gorgonian revealed in the Mediterranean and Eastern Atlantic by ecological niche modelling', *Scientific Reports*, 6(1), p. 36460. doi: [10.1038/srep36460](https://doi.org/10.1038/srep36460).
- Bramanti, L. *et al.* (2005) 'Recruitment, early survival and growth of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (L 1758), a 4-year study', *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, p. 11. doi: [10.1016/j.jembe.2004.08.029](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.08.029)
- Bramanti, L. *et al.* (2007) 'Settlement and early survival of red coral on artificial substrates in different geographic areas: some clues for demography and restoration', *Hydrobiologia*, 580, pp. 219–224. doi: [10.1007/s10750-006-0452-1](https://doi.org/10.1007/s10750-006-0452-1)
- Bythell, J., Pan, P. et Lee, J. (2001) 'Three-dimensional morphometric measurements of reef corals using underwater photogrammetry techniques', *Coral Reefs*, 20, pp. 193–199. doi: [10.1007/s003380100157](https://doi.org/10.1007/s003380100157).
- Cerrano, C. *et al.* (2000) 'A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999', *Ecology Letters*, 3(4), pp. 284–293. doi: [10.1046/j.1461-0248.2000.00152.x](https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00152.x).
- Clark, S. et Edwards, A. J. (1995) 'Coral transplantation as an aid to reef rehabilitation: evaluation of a case study in the Maldives Islands', *Coral Reefs*, 14(4), pp. 201–213. doi: [10.1007/BF00334342](https://doi.org/10.1007/BF00334342).
- Clarke, K. et Gorley, R. N. (2006) *Primer v6: User Manual/Tutorial*, PRIMER-E.
- Clarke, K. R. *et al.* (2014) *Change in marine communities: an approach to statistical analysis and interpretation*, 3rd edn. Plymouth: Primer-E Ltd. Available at: <http://plymsea.ac.uk/id/eprint/7656/>.
- Coma, R. *et al.* (1995) 'Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*', *Marine Ecology Progress Series*, 117, pp. 173–183. doi: [10.3354/meps117173](https://doi.org/10.3354/meps117173).
- Coma, R. *et al.* (1998) 'Growth in a Modular Colonial Marine Invertebrate', *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47(4), pp. 459–470. doi: [10.1006/ecss.1998.0375](https://doi.org/10.1006/ecss.1998.0375).
- Coma, R. *et al.* (2004) 'LONG-TERM ASSESSMENT OF TEMPERATE OCTOCORAL MORTALITY PATTERNS, PROTECTED VS. UNPROTECTED AREAS', *Ecological Applications*, 14(5), p. 13. <https://doi.org/10.1890/03-5176>.
- Costantini, F. *et al.* (2011) 'Low connectivity and declining genetic variability along a depth gradient in *Corallium rubrum* populations', *Coral Reefs*, 30(4), pp. 991–1003. doi: [10.1007/s00338-011-0771-1](https://doi.org/10.1007/s00338-011-0771-1).
- Crisci, C. *et al.* (2011) 'Temperature Anomalies and Mortality Events in Marine Communities: Insights on Factors behind Differential Mortality Impacts in the NW Mediterranean', *PLoS ONE*. Edited by S. Thrush, 6(9), p. e23814. doi: [10.1371/journal.pone.0023814](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0023814).

- Crisci, C. *et al.* (2017) 'Regional and local environmental conditions do not shape the response to warming of a marine habitat-forming species', *Scientific Reports*, 7(1), p. 5069. doi: [10.1038/s41598-017-05220-4](https://doi.org/10.1038/s41598-017-05220-4).
- Cuadros, A. *et al.* (2017) 'The three-dimensional structure of *Cymodocea nodosa* meadows shapes juvenile fish assemblages at Fornells Bay (Minorca Island)', *Regional Studies in Marine Science*, 14, pp. 93–101. doi: [10.1016/j.rsma.2017.05.011](https://doi.org/10.1016/j.rsma.2017.05.011).
- Drap, P. *et al.* (2013a) 'AUTOMATING THE MEASUREMENT OF RED CORAL IN SITU USING UNDERWATER PHOTOGRAMMETRY AND CODED TARGETS', *ISPRS - International Archives of the Photogrammetry, Remote Sensing and Spatial Information Sciences*, XL-5/W2, pp. 231–236. doi: [10.5194/isprsarchives-XL-5-W2-231-2013](https://doi.org/10.5194/isprsarchives-XL-5-W2-231-2013).
- Drap, P. *et al.* (2013b) 'Underwater photogrammetry for archaeology and marine biology: 40 years of experience in Marseille, France', in *2013 Digital Heritage International Congress (DigitalHeritage)*. IEEE, pp. 97–104. <https://doi.org/10.1109/DigitalHeritage.2013.6743718>
- Drap, P. *et al.* (2014) 'In situ Underwater Measurements of Red Coral: Non-Intrusive Approach Based on Coded Targets and Photogrammetry', *International Journal of Heritage in the Digital Era*, 3(1), pp. 123–139. doi: [10.1260/2047-4970.3.1.123](https://doi.org/10.1260/2047-4970.3.1.123).
- Edwards, A. J. et Clark, S. (1999) 'Coral Transplantation: A Useful Management Tool or Misguided Meddling?', *Marine Pollution Bulletin*, 37(8), pp. 474–487. doi: [10.1016/S0025-326X\(99\)00145-9](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00145-9).
- Fava, F. *et al.* (2010) 'Survival, growth and regeneration in explants of four temperate gorgonian species in the Mediterranean Sea', *Italian Journal of Zoology*, 77(1), pp. 44–52. doi: [10.1080/11250000902769680](https://doi.org/10.1080/11250000902769680).
- Ferrigno, F. *et al.* (2018) 'Impact of fishing activities on different coralligenous assemblages of Gulf of Naples (Italy)', *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(1), pp. 41–50. doi: [10.1017/S0025315417001096](https://doi.org/10.1017/S0025315417001096).
- Fisk, D. (1989) 'Coral transplantation as a reef management option', *Proceedings of the Sixth International Coral Reef Symposium, Townsville*, 2.
- Galli, G. *et al.* (2016) 'Modelling red coral (*Corallium rubrum*) growth in response to temperature and nutrition', *Ecological Modelling*, 337, pp. 137–148. doi: [10.1016/j.ecolmodel.2016.06.010](https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2016.06.010).
- Garrabou, J. *et al.* (2001) 'Mass mortality event in red coral *Corallium rubrum* populations in the Provence region (France, NW Mediterranean)', *Marine Ecology Progress Series*, 217, pp. 263–272. doi: [10.3354/meps217263](https://doi.org/10.3354/meps217263).
- Garrabou, J. *et al.* (2009) 'Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities: effects of the 2003 heat wave', *Global Change Biology*, 15(5), pp. 1090–1103. doi: [10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x).
- Garrabou, J. et Harmelin, J. G. (2002) 'A 20-year study on life-history traits of a harvested long-lived temperate coral in the NW Mediterranean: insights into conservation and management needs', *Journal of Animal Ecology*, 71(6), pp. 966–978. doi: [10.1046/j.1365-2656.2002.00661.x](https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00661.x).
- Casoli, E. *et al.* (2022) 'Rehabilitation of Mediterranean animal forests using gorgonians from fisheries by-catch', *Restoration Ecology*, 30(1), p. e13465. doi: [10.1111/rec.13465](https://doi.org/10.1111/rec.13465).
- Giordano, B. et Bramanti, L. (2021) 'First report of chimerism in the Mediterranean red coral (*Corallium rubrum*)', *Mediterranean Marine Science*, 22. doi: [10.12681/mms.25553](https://doi.org/10.12681/mms.25553).
- Haguenaer, A. *et al.* (2013) 'Adaptive abilities of the Mediterranean red coral *Corallium rubrum* in a heterogeneous and changing environment: from population to functional genetics', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 449, pp. 349–357. doi: [10.1016/j.jembe.2013.10.010](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.10.010).
- Harley, C. D. G. *et al.* (2006) 'The impacts of climate change in coastal marine systems: Climate change in coastal marine systems', *Ecology Letters*, 9(2), pp. 228–241. doi: [10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00871.x).
- Harmelin, J.-G. et Garrabou, J. (2005) 'Suivi d'une population de *Paramuricea clavata* (Risso, 1826) (Cnidaria, Octocorallia, Gorgonacea) dans le parc national de Port-Cros (Méditerranée, France) : Comparaison des états 1992 et 2004 sur le site de la Galère', p. 17.
- Kahramanoğulları, O., Bramanti, L. et Benedetti, M. C. (2019) 'Stochastic Mechanisms of Growth and Branching in Mediterranean Coral Colonies', in Martín-Vide, C., Pond, G., and Vega-Rodríguez, M. A. (eds) *Theory and*

- Practice of Natural Computing*. Cham: Springer International Publishing (Lecture Notes in Computer Science), pp. 57–69. doi: [10.1007/978-3-030-34500-6_3](https://doi.org/10.1007/978-3-030-34500-6_3).
- Knittweis, L. et al. (2016) 'New depth record of the precious red coral *Corallium rubrum* for the Mediterranean', *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 41, p. 2.
- La Rivière, M. et al. (2013) 'Transient Shifts in Bacterial Communities Associated with the Temperate Gorgonian *Paramuricea clavata* in the Northwestern Mediterranean Sea', *PLoS ONE*, 8(2), p. e57385. doi: [10.1371/journal.pone.0057385](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0057385).
- Ledoux, J. et al. (2010a) 'Experimental approach to the potential response of a long-lived invertebrate species facing the warming in the NW Mediterranean', *Rapp. Comm. int. Mer Médit.*, 35, p. 568.
- Ledoux, J. et al. (2010b) 'Genetic survey of shallow populations of the Mediterranean red coral [*Corallium rubrum* (Linnaeus, 1758)]: new insights into evolutionary processes shaping nuclear diversity and implications for conservation: genetic survey of red coral populations', *Molecular Ecology*, 19(4), pp. 675–690. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04516.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04516.x).
- Ledoux, J.-B. et al. (2010c) 'Fine-scale genetic structure and inferences on population biology in the threatened Mediterranean red coral, *Corallium rubrum*', *Molecular Ecology*, 19(19), pp. 4204–4216. doi: [10.1111/j.1365-294X.2010.04814.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2010.04814.x).
- Ledoux, J.-B. et al. (2015) 'Potential for adaptive evolution at species range margins: contrasting interactions between red coral populations and their environment in a changing ocean', *Ecology and Evolution*, 5(6), pp. 1178–1192. doi: [10.1002/ece3.1324](https://doi.org/10.1002/ece3.1324).
- Ledoux, J.-B. et al. (2020) 'The Genome Sequence of the Octocoral *Paramuricea clavata* – A Key Resource To Study the Impact of Climate Change in the Mediterranean', *G3 Genes/Genomes/Genetics*, 10(9), pp. 2941–2952. doi: [10.1534/g3.120.401371](https://doi.org/10.1534/g3.120.401371).
- Lee, S., Wolberg, G. et Shin, S. Y. (1997) 'Scattered data interpolation with multilevel B-splines', *IEEE Transactions on Visualization and Computer Graphics*, 3(3), pp. 228–244. doi: [10.1109/2945.620490](https://doi.org/10.1109/2945.620490).
- Linares, C. et al. (2005) 'Immediate and delayed effects of a mass mortality event on gorgonian population dynamics and benthic community structure in the NW Mediterranean Sea', *Marine Ecology Progress Series*, 305, pp. 127–137. doi: [10.3354/meps305127](https://doi.org/10.3354/meps305127).
- Linares, C. et al. (2007) 'Life History and Viability of a Long-Lived Marine Invertebrate: The Octocoral *Paramuricea clavata*', *Ecology*, 88(4), pp. 918–928. <http://www.jstor.org/stable/27651182>.
- Linares, C. et al. (2008) 'Early life history of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*: implications for population dynamics', *Invertebrate Biology*, 127(1), p. 11. doi: [10.1111/j.1744-7410.2007.00109.x](https://doi.org/10.1111/j.1744-7410.2007.00109.x)
- Linares, C. et al. (2010) 'Marine Protected Areas and the conservation of long-lived marine invertebrates: the Mediterranean red coral', *Marine Ecology Progress Series*, 402, pp. 69–79. doi: [10.3354/meps08436](https://doi.org/10.3354/meps08436).
- Linares, C., Cebrian, E. et Coma, R. (2012) 'Effects of turf algae on recruitment and juvenile survival of gorgonian corals', *Marine Ecology Progress Series*, 452, pp. 81–88. doi: [10.3354/meps09586](https://doi.org/10.3354/meps09586).
- Linares, C., Coma, R. et Zabala, M. (2008) 'Restoration of threatened red gorgonian populations: An experimental and modelling approach', *Biological Conservation*, p. 11. doi: [10.1016/j.biocon.2007.10.012](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2007.10.012).
- Lo Basso, L. et Raveux, O. (2018) 'Introduction. Le corail, un kaléidoscope pour l'étude de la Méditerranée dans le temps long', *Rives méditerranéennes*, (57), pp. 7–15. doi: [10.4000/rives.5566](https://doi.org/10.4000/rives.5566).
- Marschal, C. et al. (2004) 'A new method for measuring growth and age in the precious red coral *Corallium rubrum* (L.)', *Coral Reefs*, 23(3), pp. 423–432. doi: [10.1007/s00338-004-0398-6](https://doi.org/10.1007/s00338-004-0398-6).
- McDevitt-Irwin, et al. (2017) 'Responses of Coral-Associated Bacterial Communities to Local and Global Stressors', *Frontiers in Marine Science*, 4. <https://www.frontiersin.org/articles/10.3389/fmars.2017.00262>.
- Mistri, M. et Ceccherelli, V. U. (1994) 'Growth and secondary production of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*', *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, p. 7.

- Mokhtar-Jamaï, K. *et al.* (2013) 'Role of evolutionary and ecological factors in the reproductive success and the spatial genetic structure of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata*', *Ecology and Evolution*, 3(6), pp. 1765–1779. [doi: 10.1002/ece3.588](https://doi.org/10.1002/ece3.588).
- Montero-Serra, I. *et al.* (2018) 'Accounting for Life-History Strategies and Timescales in Marine Restoration', *Conservation Letters*, p. 9. [doi: 10.1111/conl.12341](https://doi.org/10.1111/conl.12341)
- Neave, M. J. *et al.* (2016) 'Diversity and function of prevalent symbiotic marine bacteria in the genus *Endozoicomonas*' *Applied Microbiology and Biotechnology*, 100(19), 8315-8324. <https://doi.org/10.1007/s00253-016-7777-0>
- Ounais-Thèvenin, N. *et al.* (1998) 'Grottes artificielles pour l'étude de la croissance du corail rouge de Méditerranée.', *Rapp. Comm. int. Mer. Médit.*, 35, pp. 568–569.
- Padrón, M. *et al.* (2018) 'Genetic connectivity supports recovery of gorgonian populations affected by climate change', *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 28(4), pp. 776–787. [doi: 10.1002/aqc.2912](https://doi.org/10.1002/aqc.2912).
- Perez, T. *et al.* (2000) 'Mortalité massive d'invertébrés marins : un événement sans précédent en Méditerranée nord-occidentale', *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*, 323(10), pp. 853–865. [doi: 10.1016/S0764-4469\(00\)01237-3](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01237-3).
- Piazzì, L., Gennaro, P. et Balata, D. (2012) 'Threats to macroalgal coralligenous assemblages in the Mediterranean Sea', *Marine Pollution Bulletin*, 64(12), pp. 2623–2629. [doi: 10.1016/j.marpolbul.2012.07.027](https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.07.027).
- Pilczynska, J. *et al.* (2016) 'Genetic Diversity and Local Connectivity in the Mediterranean Red Gorgonian Coral after Mass Mortality Events', *PLOS ONE*. Edited by L. Zane, 11(3), p. e0150590. [doi: 10.1371/journal.pone.0150590](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0150590).
- Pilczynska, J. *et al.* (2019) 'Genetic diversity increases with depth in red gorgonian populations of the Mediterranean Sea and the Atlantic Ocean', *PeerJ*, 7, p. e6794. [doi: 10.7717/peerj.6794](https://doi.org/10.7717/peerj.6794).
- Ponti, M. *et al.* (2014) 'Ecological Shifts in Mediterranean Coralligenous Assemblages Related to Gorgonian Forest Loss', *PLoS ONE*. Edited by S. C. A. Ferse, 9(7), p. e102782. [doi: 10.1371/journal.pone.0102782](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0102782).
- Pratlong, M. *et al.* (2015) 'The red coral (*Corallium rubrum*) transcriptome: A new resource for population genetics and local adaptation studies', *Molecular ecology resources*, 15. [doi: 10.1111/1755-0998.12383](https://doi.org/10.1111/1755-0998.12383).
- Pratlong, M. *et al.* (2018) Separate the wheat from the chaff: genomic scan for local adaptation in the red coral *Corallium rubrum*. *Evolutionary Biology*. ver. 3 peer-reviewed and recommended by PCI *Evol Biol*. [doi:10.1101/306456](https://doi.org/10.1101/306456)
- R Core Team (2017). R: A language and environment for statistical computing. Vienna, Austria. R Foundation for Statistical Computing. Available at: <http://www.R-project.org/>.
- Richaume, J., Cheminée, A., Drap, P., Bonhomme, P., Cadene, F., Ferrari, B., Hartmann, V., Michez, N., Bianchimani, O., 2021. 3D Photogrammetry Modeling Highlights Efficient Reserve Effect Apparition After 5 Years and Stillness After 40 for Red Coral (*Corallium rubrum*) Conservation in French MPAs. *Front. Mar. Sci.* 8, 1174. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.639334>
- Romano, J.-C. *et al.* (2000) 'Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'invertébrés fixés ?', *Life Sciences*, p.13. [doi: 10.1016/S0764-4469\(00\)00141-4](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)00141-4)
- Royer, J.-P. *et al.* (2018) 'Photogrammetric Surveys and Geometric Processes to Analyse and Monitor Red Coral Colonies', *Journal of Marine Science and Engineering*, 6(2), p. 42. [doi: 10.3390/jmse6020042](https://doi.org/10.3390/jmse6020042).
- Santangelo, G. *et al.* (2012) 'Patterns of variation in recruitment and post-recruitment processes of the Mediterranean precious gorgonian coral *Corallium rubrum*', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 411, pp. 7–13. [doi: 10.1016/j.jembe.2011.10.030](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.10.030).
- Sempere-Valverde, J. *et al.* (2021) 'Impacts of the non-indigenous seaweed *Rugulopteryx okamurae* on a Mediterranean coralligenous community (Strait of Gibraltar): The role of long-term monitoring', *Ecological Indicators*, 121, p. 107135. [doi: 10.1016/j.ecolind.2020.107135](https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2020.107135).

- Shortis, M. (2015) 'Calibration Techniques for Accurate Measurements by Underwater Camera Systems', *Sensors*, 15, p. 30810. [doi: 10.3390/s151229831](https://doi.org/10.3390/s151229831).
- Shortis, M., Harvey, E. et Abdo, D. (2016) 'A Review of Underwater Stereo-Image Measurement for Marine Biology and Ecology Applications', in *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, pp. 257–292. [doi: 10.1201/9781420094220.ch6](https://doi.org/10.1201/9781420094220.ch6).
- Thyng, K. *et al.* (2016) 'True Colors of Oceanography: Guidelines for Effective and Accurate Colormap Selection', *Oceanography*, 29(3), pp. 9–13. [doi: 10.5670/oceanog.2016.66](https://doi.org/10.5670/oceanog.2016.66).
- Torrents, O. *et al.* (2005) 'Age and size at first reproduction in the commercially exploited red coral *Corallium rubrum* (L.) in the Marseilles area (France, NW Mediterranean)', *Biological Conservation*, 121(3), pp. 391–397. [doi: 10.1016/j.biocon.2004.05.010](https://doi.org/10.1016/j.biocon.2004.05.010).
- Torrents, O. *et al.* (2008) 'Upper thermal thresholds of shallow vs. deep populations of the precious Mediterranean red coral *Corallium rubrum* (L.): Assessing the potential effects of warming in the NW Mediterranean', *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 357(1), pp. 7–19. [doi: 10.1016/j.jembe.2007.12.006](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.12.006).
- Tsounis, G. *et al.* (2006) 'Population structure of an exploited benthic cnidarian: the case study of red coral (*Corallium rubrum* L.)', *Marine Biology*, 149(5), pp. 1059–1070. [doi: 10.1007/s00227-006-0302-8](https://doi.org/10.1007/s00227-006-0302-8).
- Tsounis, G. *et al.* (2007) 'Red Coral Fishery at the Costa Brava (NW Mediterranean): Case Study of an Overharvested Precious Coral', *Ecosystems*, 10(6), pp. 975–986. [doi: 10.1007/s10021-007-9072-5](https://doi.org/10.1007/s10021-007-9072-5).
- van de Water, J. A. J. M. *et al.* (2017a) 'Comparative Assessment of Mediterranean Gorgonian-Associated Microbial Communities Reveals Conserved Core and Locally Variant Bacteria', *Microbial Ecology*, 73(2), pp. 466–478. [doi: 10.1007/s00248-016-0858-x](https://doi.org/10.1007/s00248-016-0858-x).
- van de Water, J. A. J. M. *et al.* (2017b) 'Seasonal Stability in the Microbiomes of Temperate Gorgonians and the Red Coral *Corallium rubrum* Across the Mediterranean Sea', *Microbial Ecology*, 75(1), pp. 274–288. [doi: 10.1007/s00248-017-1006-y](https://doi.org/10.1007/s00248-017-1006-y).
- Weinberg, S. (1979) 'Transplantation Experiments with Mediterranean Gorgonians', *Bijdragen tot de Dierkunde*, 49(1), pp. 31–41. [doi: 10.1163/26660644-04901003](https://doi.org/10.1163/26660644-04901003).
- Yap, H. T. *et al.* (1998) 'Physiological and ecological aspects of coral transplantation', *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, p. 17. [doi: 10.1016/S0022-0981\(98\)00041-0](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00041-0)