

# CLADOCORA CAESPITOSA, un corail endémique de Méditerranée



Cette synthèse bibliographique a été rédigée dans le cadre du projet [Corail Med](#), lancé en 2025 par Ocean Quest France, qui vise à recenser les colonies de *Cladocora caespitosa* le long de nos côtes afin de mieux pouvoir les préserver.

Cyril Micheau  
[Cyrben.micheau@gmail.com](mailto:Cyrben.micheau@gmail.com)



Le document peut être cité sous la forme : "Micheau Cyril (2025). *Cladocora caespitosa*, un corail endémique de Méditerranée. Résumé des connaissances académiques publiées sur l'espèce. 65 pages.

# PRÉAMBULE

Lorsque l'association Ocean Quest France a lancé le projet Corail Med qui vise au recensement des colonies de *Cladocora caespitosa* le long de nos côtes afin de pouvoir mieux les protéger, j'ai pensé que nous devrions en savoir plus sur ce corail qui animait notre passion. Cette synthèse bibliographique a été rédigée avec trois objectifs:

- en savoir plus sur les *Cladocora caespitosa* que nous cherchons à préserver.
- mettre à disposition une base de connaissances, à divulguer largement, pour mieux faire connaître cette espèce protégée et faciliter le travail de ceux qui s'en préoccupent.
- faciliter et faire renaître l'intérêt des chercheurs(euses) Français(es) afin que nos structures scientifiques relancent des études sur cette espèce mal connue.

Merci à tous ceux qui ont rendu ce travail possible:

- Sandrine Treyvaud de Ocean Quest France qui m'a fait découvrir ce corail splendide là où je barbote depuis 50 ans sans le voir...
- Helmut Zibrowius qui m'a encouragé et fourni bon nombres de documents fondateurs dont les magnifiques planches qui closent ce document.
- Julie Deter d'Andromède Océanologie qui m'a initié à la recherche bibliographique et qui a patiemment lu, relu et corrigé ce document.
- Claude Reveret de Creoccean qui m'a conforté dans cette idée et m'a donné le coup de boost pour y travailler sérieusement.
- Emmanuel Gautherot qui a longuement scanné l'article de E.F. ABEL de 1959 à la bibliothèque Saint Charles.
- Pierre Boissery de l'Agence de l'Eau Rhône Méditerranée Corse pour le coup de projecteur.
- Audrey Berrebha de la DREAL PACA pour s'être intéressée à ce travail.
- et, bien-sur, tous nos partenaires AERMC, Fondation Crédit Mutuel, TPM, qui soutiennent ce projet Corail Med et oeuvrent à la préservation de la biodiversité marine.

Bonne lecture!

## TABLE DES MATIÈRES

|   |          |
|---|----------|
| <b>1. BIOLOGIE DE <i>Cladocora caespitosa</i></b> | <b>4</b> |
| 1.1. TAXONOMIE                                    | 4        |
| 1.2. ANATOMIE                                     | 5        |
| 1.2.1. Corallite                                  | 5        |
| 1.2.2. Polype                                     | 7        |
| 1.2.3. Cnidocytes                                 | 8        |
| 1.2.4. Zooxanthelles                              | 9        |
| 1.3. PROCESSUS BIOLOGIQUES ESSENTIELS             | 10       |
| 1.3.1. Biocalcification                           | 10       |
| 1.3.2. Reproduction                               | 13       |
| 1.3.3. Nutrition                                  | 15       |
| 1.3.4. Système immunitaire                        | 17       |
| 1.4. ESPÈCES RESSEMBLANTES                        | 18       |

|  |           |
|--|-----------|
| <b>2. ÉCOLOGIE</b>   | <b>19</b> |
| 2.1. DES FOSSILES AU PRÉSENT   | 19        |
| 2.2. HABITATS ET DISTRIBUTION  | 20        |
| 2.2.1. Bioconstructions  | 20        |
| 2.2.2. Génétique des populations   | 22        |
| 2.3. CYCLE DE VIE DES COLONIES   | 23        |
| 2.3.1. Naissance de nouvelles colonies                                   | 23        |
| 2.3.2. Croissance  | 24        |
| 2.3.3. Mortalité   | 25        |
| 2.3.4. Rajeunissement  | 26        |
| 2.4. ÉCOSYSTÈME ET ESPÈCES ASSOCIÉES                                     | 28        |
| 2.4.1. Invertébrés associés  | 28        |
| 2.4.2. Macrofaune associée   | 28        |
| 2.4.3. Les polychètes associés   | 29        |
| 2.4.4. Microbiome associé  | 29        |
| 2.4.5. Les Mollusques associés   | 29        |
| <b>3. MÉTHODES D'ÉVALUATION DE L'ÉTAT DE SANTÉ DES COLONIES</b>          | <b>30</b> |
| 3.1. OBSERVATION, PHOTOGRAPHIE, PHOTOGRAMMÉTRIE                          | 30        |
| 3.2. EFFICIENCE PHOTOSYNTHÉTIQUE ET RESPIRATION                          | 32        |
| 3.3. COMBINAISON DE LA PHOTOGRAMMÉTRIE ET DE L'IMAGERIE PAR FLUORESCENCE | 33        |
| 3.4. STRESS OXYDANT  | 35        |
| 3.5. SECTION HISTOLOGIQUE  | 35        |
| <b>4. ÉVOLUTION DE L'ÉTAT DE SANTÉ D'UNE POPULATION</b>                  | <b>36</b> |
| <b>5. PRÉSERVATION</b>   | <b>37</b> |
| 5.1. PROTECTION – LÉGISLATION  | 37        |
| 5.2. MENACES   | 37        |
| 5.2.1. Vagues de chaleur marine  | 37        |
| 5.2.2. Acidification de l'Océan  | 39        |
| 5.2.3. Compétition avec les algues?                                      | 41        |
| 5.2.4. Pêche et aquaculture  | 42        |
| 5.2.5. Pollution   | 42        |
| 5.2.6. Incendies de forêt  | 43        |
| 5.2.7. Le gastéropode <i>Coralliophila meyendorffii</i>                  | 43        |
| 5.3. RESTAURATION  | 43        |
| 5.3.1. Micro Fragmentation et nurserie                                   | 43        |
| 5.3.2. Adaptation  | 44        |
| 5.3.3. Transplantation de colonies                                       | 45        |
| <b>6. CONCLUSION</b>   | <b>45</b> |
| <b>7. RÉFÉRENCES</b>   | <b>46</b> |
| <b>8. ANNEXE</b>   | <b>62</b> |

# 1. BIOLOGIE DE *Cladocora caespitosa*

## 1.1. TAXONOMIE

Initialement décrit comme un Madrépore par Linné en 1767 (Fig.1), la classification taxonomique des *Cladocora caespitosa* a évolué très récemment.

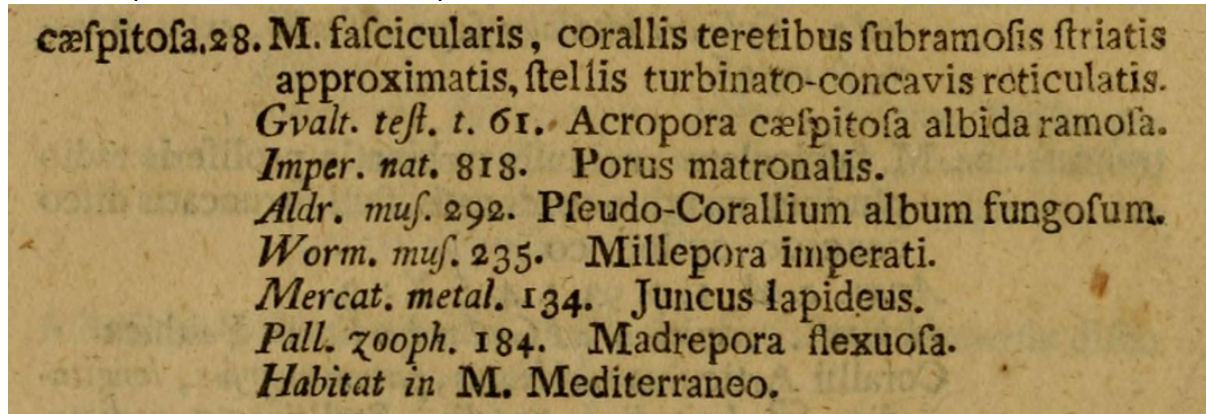


Figure 1 : Première (?) description de *Cladocora caespitosa* (Linné & Linné, 1767)

La classification taxonomique des coraux scléactiniaires, anciennement appelés Madréporaires, est traditionnellement basée sur la morphologie squelettique ce qui s'est avéré problématique par manque de caractéristiques distinctes pour le diagnostic et le genre *Cladocora* s'est trouvé inclus dans la famille des *Faviidae*. Cette appartenance a été réfutée par la suite car les septa sont construits sur la base d'une seule série linéaire de centres de calcification, isodiamétriques (environ 20 µm de diamètre) et régulièrement espacés sans les axes latéraux caractéristiques des *Faviidae* (Cuif et al., 2003). Néanmoins, 10 ans plus tard, la classification n'a pas changé au grand dépit de Veron qui demande une taxonomie plus flexible et réactive aux progrès (Veron, 2013).

Avec les avancées en génétique moléculaire, la classification des scléactiniaires a été remodelée en 2013 puis 2016 pour séparer les "complexes" et les "robustes" - avec ou sans blastocèle pendant l'embryogenèse - puis en tenant compte du mode de gastrulation (Okubo, 2016; Okubo et al., 2013) mais le genre *Cladocora* n'a trouvé sa place actuelle qu'en 2023 (Addamo et al., 2024). La classification reconnue aujourd'hui est la suivante (Hoeksema & Cairns, 2023) :

|                    |                     |
|--------------------|---------------------|
| Embranchement      | <i>Cnidaria</i>     |
| Sous embranchement | <i>Anthozoa</i>     |
| Classe             | <i>Hexacorallia</i> |
| Ordre              | <i>Scleractinia</i> |
| Sous ordre         | <i>Vacatina</i>     |
| Famille            | <i>Cladocoridae</i> |
| Genre              | <i>Cladocora</i>    |
| Espèce             | <i>Caespitosa</i>   |

## 1.2. ANATOMIE

*Cladocora caespitosa* est un corail dur colonial de structure phacéloïde, c'est à dire que les corallites, de forme cylindrique, sont séparés par un espace et les polypes ne sont pas reliés entre eux par un coenenchyme mais sont indépendants (Fowler, 1885). Les corallites sont soudés à leur base et forment le squelette (Fig.2). Chaque corallite abrite dans sa partie supérieure un polype, la partie vivante du corail (Fig. 3).

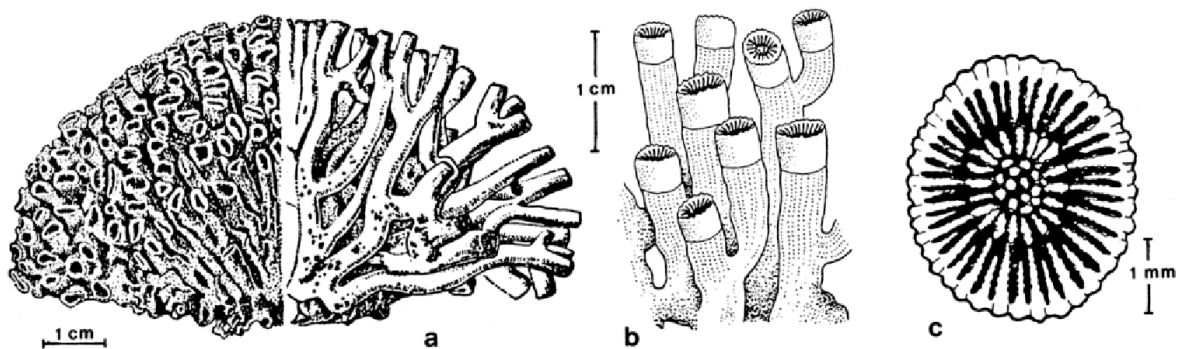


Figure 2 : Morphologie de *Cladocora caespitosa*. a : colonie (d'après Riedl, 1963, modifié); b : corallites (d'après Rossi, 1971, modifié); c : calice montrant l'arrangement des septa et de la columelle (d'après Rossi, 1971, modifié) - (Peirano et al., 1994).

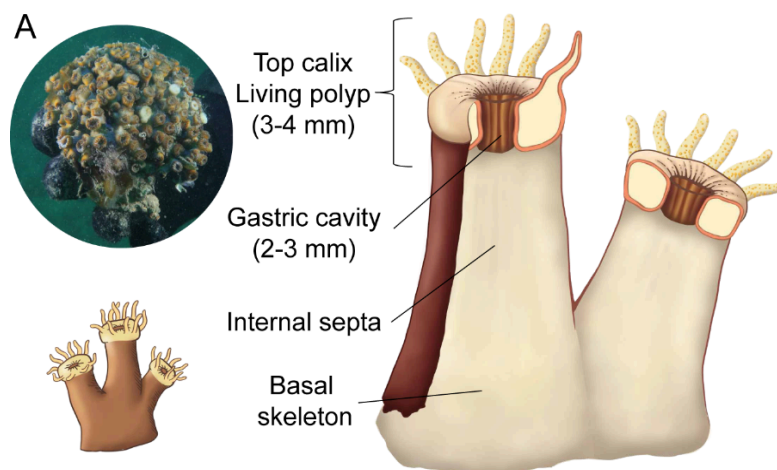


Figure 3 : Schéma d'un corallum (squelette + animal) (Dellisanti et al., 2024).

### 1.2.1. Corallite

Le corallite est le tube squelettique en carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) sécrétée par un polype corallien individuel. Il se forme par un processus biologique appelé biominéralisation ou biocalcification, qui se produit au sein de l'épithélium calicoblastique, une couche de cellules spécialisée à la base du polype.

Le diamètre des corallites est en général de l'ordre de 4 à 5 mm, mais certains sont nettement plus étroits ou plus larges. Les calices sont circulaires ou légèrement allongés et peuvent présenter des contours plus irréguliers lorsqu'ils se trouvent très serrés (Zibrowius, 1980).

Chaque corallite (Fig.4 et Fig.5) est constitué d'un agencement complexe d'éléments verticaux et horizontaux, comprenant une paroi externe (theca), de nombreuses plaques qui se développent verticalement sur toute la longueur du corallite (septa) et de fines feuilles horizontales régulièrement espacées le long de l'axe de croissance (dissépiments). Les

dissépiments représentent des plaques basales utilisées par le polype pour isoler les portions squelettiques qui ne sont plus occupées par les tissus (Montagna et al., 2007). Le nombre de septes varie entre 30 et 40 et leur denticulation sur le bord axial est extrêmement variable (Zibrowius, 1980).

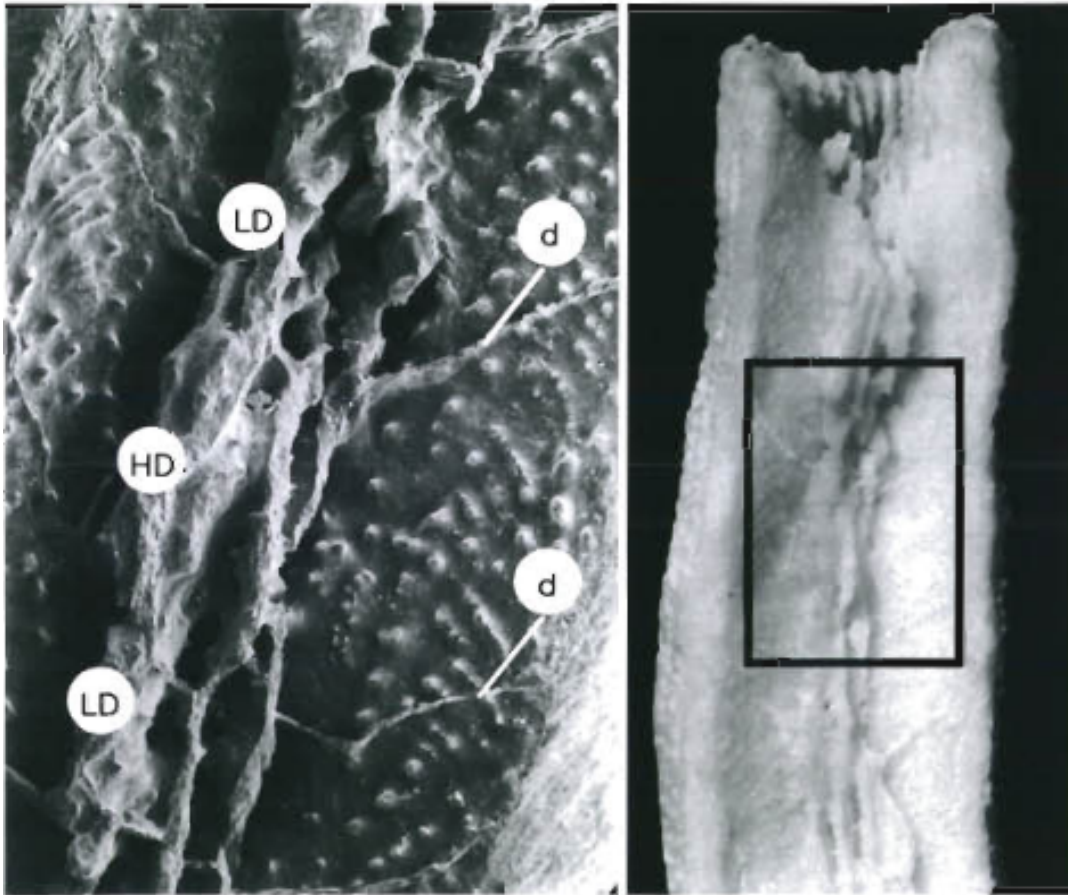


Figure 4 : Corallite de *Cladocora caespitosa*. À droite : section transversale d'un corallite. À gauche : photomicrographie électronique à balayage ( $\times 30$ ) de la zone rectangulaire représentée. La photomicrographie montre des dissépiments (d), des bandes de faible densité (LD) et une bande de haute densité (HD) (Peirano et al., 1999).

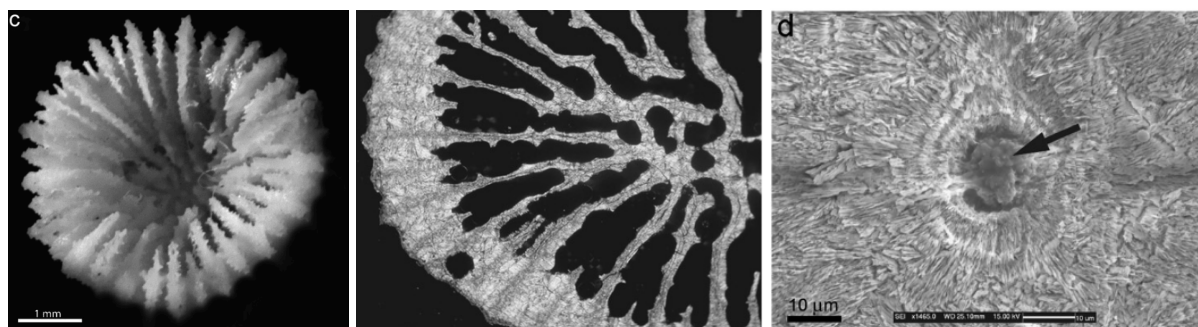


Figure 5 : Calice de *Cladocora caespitosa*. Gauche : Le calice est divisé par plusieurs septes qui fusionnent à l'axe pour former la columelle. Milieu : Coupe transversale d'un corallite, observée en lumière polarisée plane. La paroi corallienne est formée par l'épaississement des septa qui fusionnent au centre du calice pour former la columelle. Chaque septum est composé d'une ligne centrale de zones de minéralisation précoce (ZMP) entourée d'aragonite fibreuse (grand côté de l'image : 3 mm). Droite : Détail du plan médian d'un septum, montrant une organisation cristalline différente entre ZMP et les fibres d'aragonite environnantes. La ZMP est composée de cristaux isodiamétriques de taille micrométrique (flèche noire), tandis que les fibres environnantes sont des cristaux allongés selon l'axe c (Montagna et al., 2007).

## 1.2.2. Polype

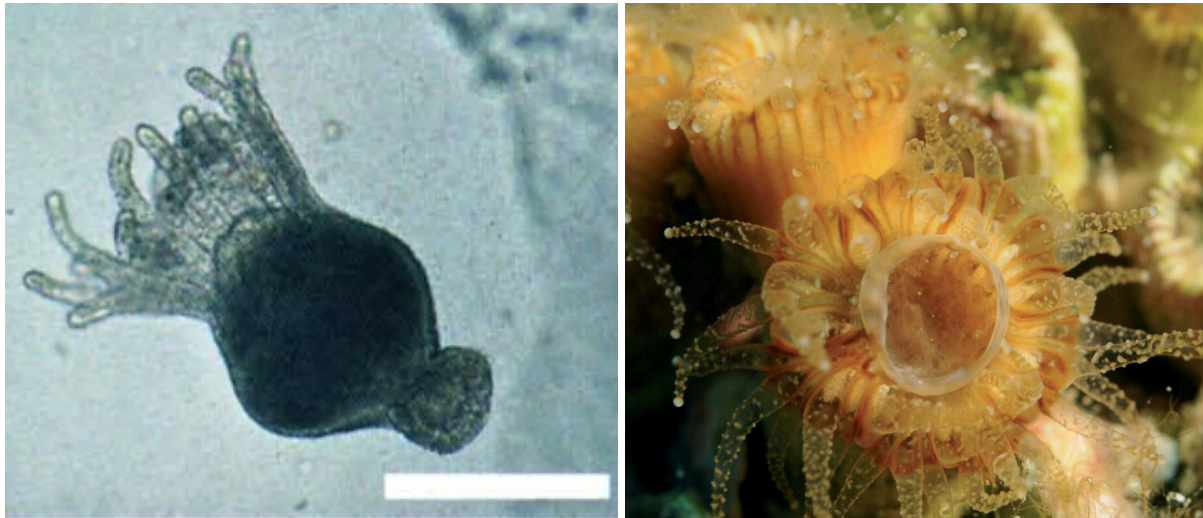


Figure 6 : Photos de polypes de *Cladocora caespitosa*. Gauche : Polype expulsé - échelle 5 mm (Kružić, 2007b); Droite : Gros plan sur la face orale d'un polype (Kersting, 2013).

Le polype (Fig.6) possède un corps tubulaire muni d'une bouche à son extrémité. Autour de cette bouche se trouvent des tentacules que l'organisme utilise pour capturer ses proies. Les tentacules restent déployés jour et nuit mais peuvent se rétracter sous stress - réduction de 36% de la surface couverte - ce qui pourrait aider l'espèce à gérer notamment une sédimentation excessive (Schiller, 1993a).

Les polypes sont des organismes diploblastiques (Fig.7) présentant une organisation tissulaire caractéristique, avec deux monocouches épithéliales (épiderme et gastroderme) entre lesquelles se situe la mésogée, une couche conjonctive homogène. L'épiderme, d'origine ectodermique, est monocouche et composé de cellules épithéliales musculaires, glandulaires et interstitielles. Elle forme la barrière externe de l'organisme et est responsable de la production d'une couche de mucus protectrice à la surface des colonies. La mésogée est une structure gélatineuse constituée principalement d'eau, mais contenant également d'autres substances telles que des protéines comme le collagène et l'héparine (Krcivoj, 2024).

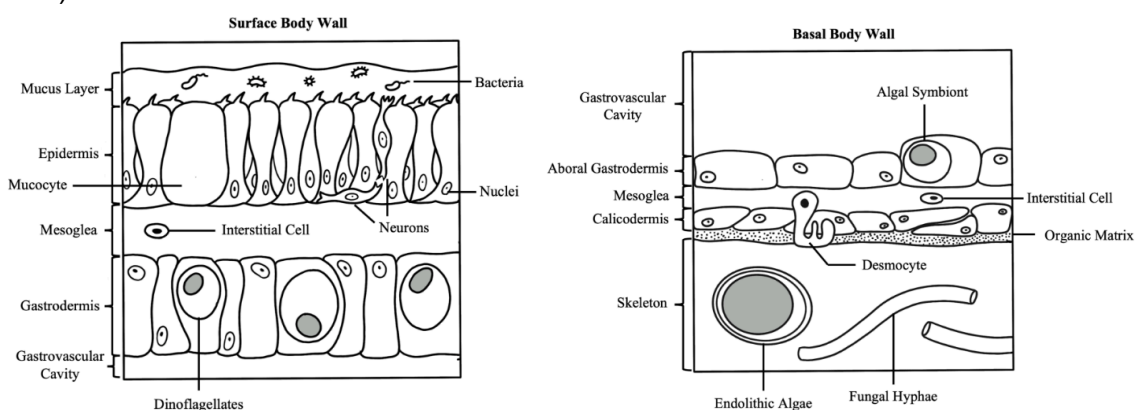


Figure 7 : Schéma des tissus épithéliaux de *Cladocora caespitosa*. Gauche : la paroi extérieure du polype. Droite : la paroi reliant le polype au squelette. Credit : Murphy McDonald, NOAA

L'épithélium sur la surface aborale, appelée calicoderme, diffère légèrement dans sa composition de l'épiderme car elle contient des cellules spécialisées dans la synthèse du squelette.

### 1.2.3. Cnidocytes

Comme tous les cnidaires, *C. caespitosa* possède des cnidocytes (Fig.8), cellules de défense et d'attaque. Chaque cnidocyte contient un organe subcellulaire appelé cnidocyste, ou plus précisément nématocyste — une capsule qui abrite un filament enroulé et imprégné de toxine, capable de délivrer une piqûre puissante lorsqu'il est éjecté de manière explosive (Fig.9). Il s'agit d'un des processus biologiques les plus rapides connus (environ 700 nanosecondes).

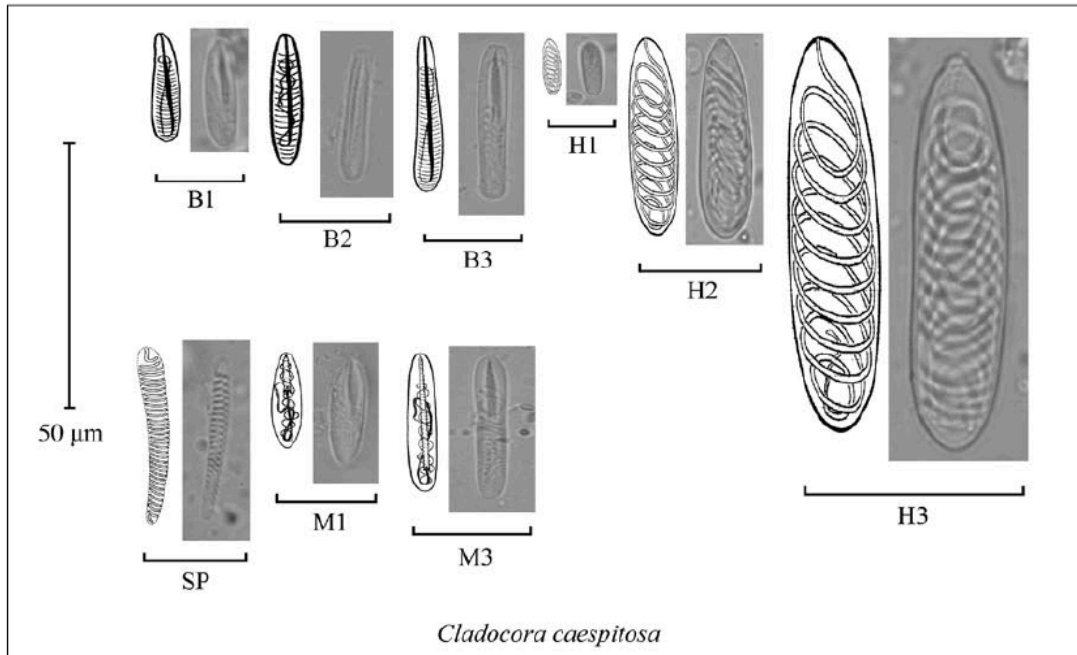


Figure 8 : Description des différents type de cnidocyste des *Cladocora caespitosa* (SP Spirocyste ; B – Basitriche ; H – Holotriche ; M – P-mastigophore microbasique) (Kružić, 2005).

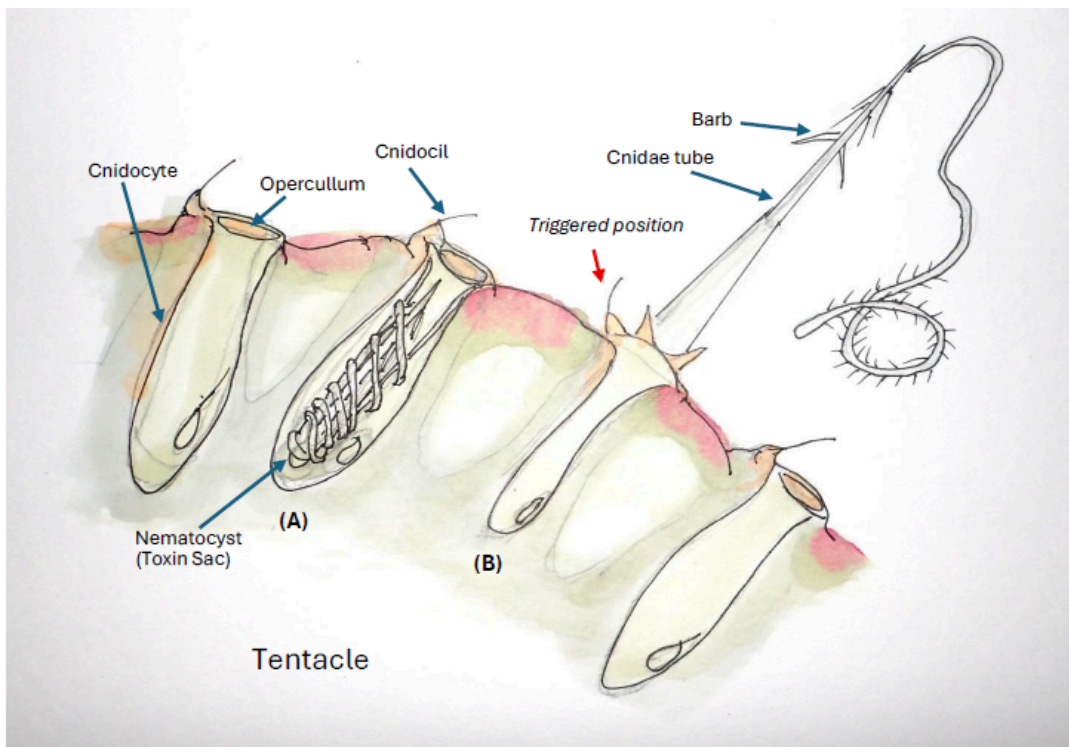


Figure 9 : Fonctionnement schématique d'un cnidocyte avec expulsion du filament de la nématocyste (Abdullah, pers. comm., 2025).

### 1.2.4. Zooxanthelles

Zooxanthelles est un terme générique du XIXème siècle pour désigner les microalgues unicellulaires qui vivent en symbiose dans certains invertébrés marins, dont les coraux durs. Pour *Cladocora caespitosa* il s'agit de dinoflagellés mutualistes de l'ordre des *Dinophyceae* qui leur donne cette couleur brun-vert pâle. Longtemps considérées comme une grande espèce unique (*Symbiodinium microadriaticum* Freudenthal, 1928) ces protistes photosynthétiques ont montré des divergences de clades phylogénétiques et sont maintenant classés dans de multiples genres de la famille des *Symbiodiniaceae* (Lajeunesse, 2020; Rowan & Powers, 1991).

Les symbiodiniacées vivant en symbiose avec *C. caespitosa* ont été déterminées (Fig.10) comme des *Philozoon* spp dans le golfe de Lyon, en France (Visram et al., 2006), en mer des Baléares, en Espagne (Casado-Amezúa, Machordom, et al., 2014), ainsi qu'en mer de Ligure (Arrigoni et al., 2026) et des *Breviolum psygmophilum* en mer Tyrrhénienne, en Italie (Hulver et al., 2024; Meron et al., 2012), ainsi qu'en mer du Levant, en Israël (Lajeunesse et al., 2012). Une colonie présentait même un mélange des deux sortes (Arrigoni et al., 2026). Il semblerait donc que les conditions environnementales locales pourraient influencer les assemblages endosymbiotiques de *C. caespitosa* (Arrigoni et al., 2026; Casado-Amezúa, Machordom, et al., 2014).

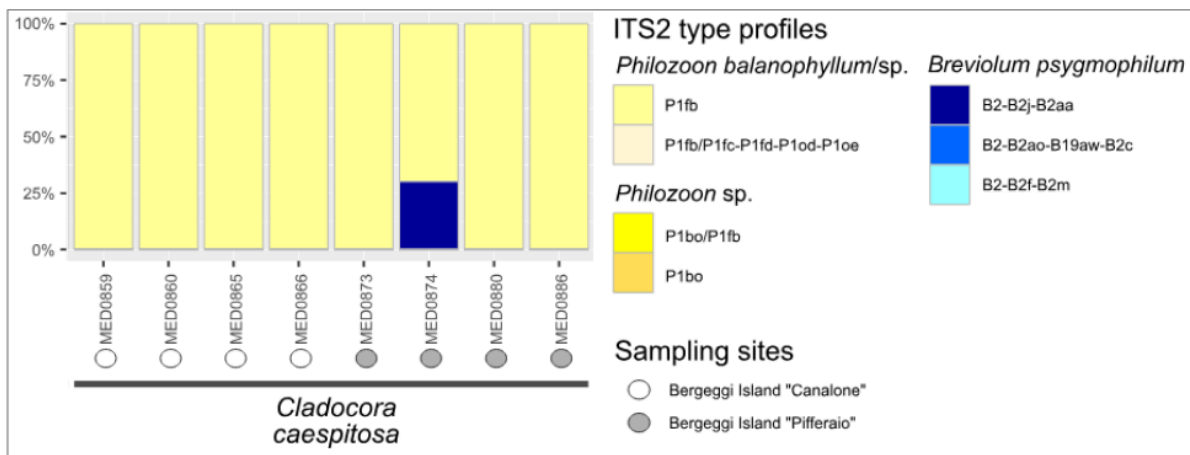


Figure 10 : Diversité génétique ITS2 des Symbiodiniaceae associées à *C. caespitosa*. Profils de type ITS2 prédits, déduits de la cooccurrence de variants de séquence ITS2. Chaque histogramme représente un échantillon de corail hôte (Arrigoni et al., 2026).

Certains polypes, pour autant, sont transparents sans pathologie particulière (Fig.11). Un polype coloré contient de 5 à 15x10<sup>6</sup> zooxanthelles, un polype transparent en contient 50 fois moins mais possède une capacité photosynthétique trois fois plus élevée (Schiller, 1993b).

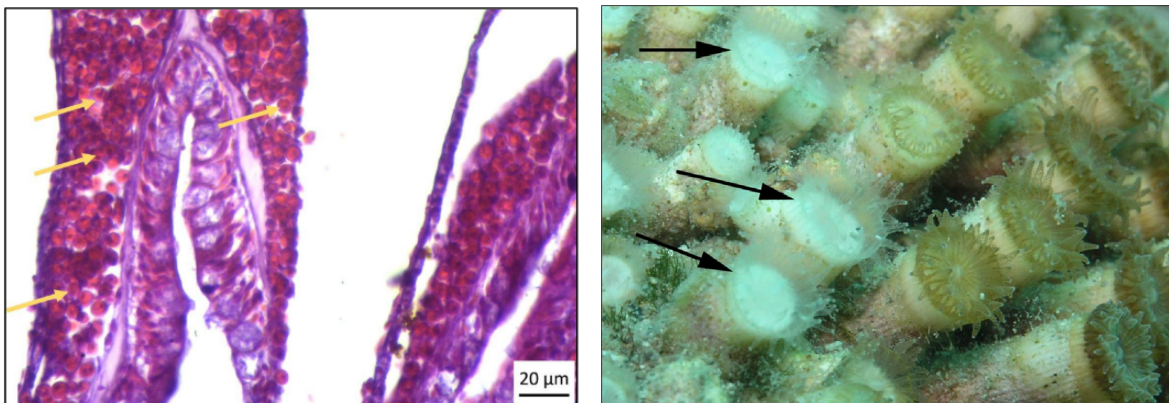


Figure 11 : Gauche : Vue de dinoflagellés symbiotiques sains dans le gastroderme (Krcivoj, 2024); Droite : Polypes transparents et sains (flèches noires) et colorés (Kružić, 2005).

L'association d'une alimentation et d'une basse température induit une augmentation de la densité des zooxanthelles et de la teneur en chlorophylle de *C. caespitosa* sans aucune augmentation de la concentration de chlorophylle par zooxanthelle. Étonnamment, l'alimentation à la température élevée de 23 °C, ou la température élevée seule, n'a eu aucun effet sur les symbiotes (Rodolfo-Metalpa et al., 2008).

La photosynthèse reste active en hiver malgré une luminosité réduite par la turbidité plus importante. La fluorescence naturelle des *C. caespitosa* est plus élevée en hiver qu'en été ou en profondeur, démontrant encore les capacités d'adaptation de ce corail (Peirano, 2007). Les polypes auraient donc la capacité de faire varier la quantité de zooxanthelles autour d'une valeur optimale (Hoogenboom, Beraud, et al., 2010) selon l'apport hétérotrophe disponible. Même plongés dans le noir de façon prolongée, la symbiose paraît atteindre un équilibre viable (Hoogenboom, Rodolfo-Metalpa, et al., 2010).

### 1.3. PROCESSUS BIOLOGIQUES ESSENTIELS

#### 1.3.1. Biocalcification

Malgré les efforts de recherche considérables déployés ces dernières années, les processus de la biocalcification des coraux (Fig.12) restent mal compris.

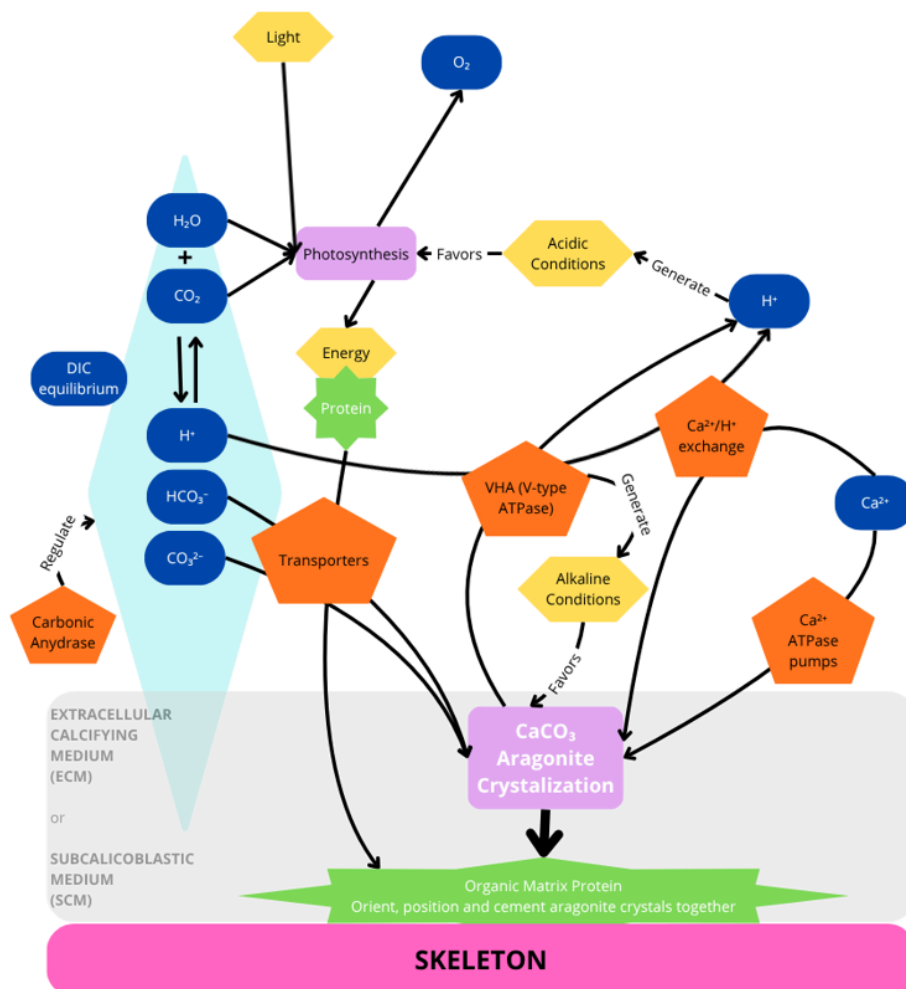


Figure 12 : Diagramme simplifié de certains processus impliqués dans la biocalcification - Cyril Micheau

On a mis notamment en évidence que tous les coraux n'ont pas développé les mêmes voies et mécanismes physiologiques pour contrôler la calcification, et une description complète de tous les processus impliqués dans la calcification chez *C. caespitosa* reste encore à établir.

Plusieurs processus physiologiques énergivores seraient impliqués dans la calcification des coraux :

- Les ions  $\text{Ca}^{2+}$  seraient fournis à la matrice extracellulaire (ECM) via une voie transcellulaire active impliquant des protéines de transport membranaire actives de type Ca-ATPase qui éliminent simultanément les protons de la matrice extracellulaire.
- Les protons  $\text{H}^+$  pourraient être éliminés de l'ECM par un mécanisme de pompes à protons indépendant, possiblement une H-ATPase du même type que celle utilisée pour acidifier le milieu où se trouvent les zooxanthelles.
- Le carbone pourrait atteindre l'ECM par le biais des transporteurs passifs d'anions bicarbonate (BAT) de la famille SLC4.
- Le transport de  $\text{HCO}_3^-$  par BAT pourrait être stimulé par le co-transport de sodium, ce dernier pouvant atteindre la matrice extracellulaire via une pompe Na/K-ATPase active.

L'énergie nécessaire est obtenue soit par l'alimentation hétérotrophe, soit par la photosynthèse des zooxanthelles. En 2018 un modèle reflétant les résultats des expériences de Rodolfo-Metalpa et al.(2010) a fourni des éléments de réponse (Galli & Solidoro, 2018). Ce modèle détermine que, pour les *Cladocora caespitosa*, le calcium et le carbone pénètrent tous deux dans l'ECM par l'intermédiaire de protéines de transport membranaire et que le principal facteur favorisant la calcification est le flux d'ATP, fourni par la photosynthèse et la respiration, qui stimule l'activité de transport transcellulaire actif. Les contributions abiotiques sont également présentes, mais sont environ dix fois plus faibles.

Le squelette des *Cladocora caespitosa* est formé à partir de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) sous la forme légèrement plus dure d'aragonite et non de calcite (Fig.13).

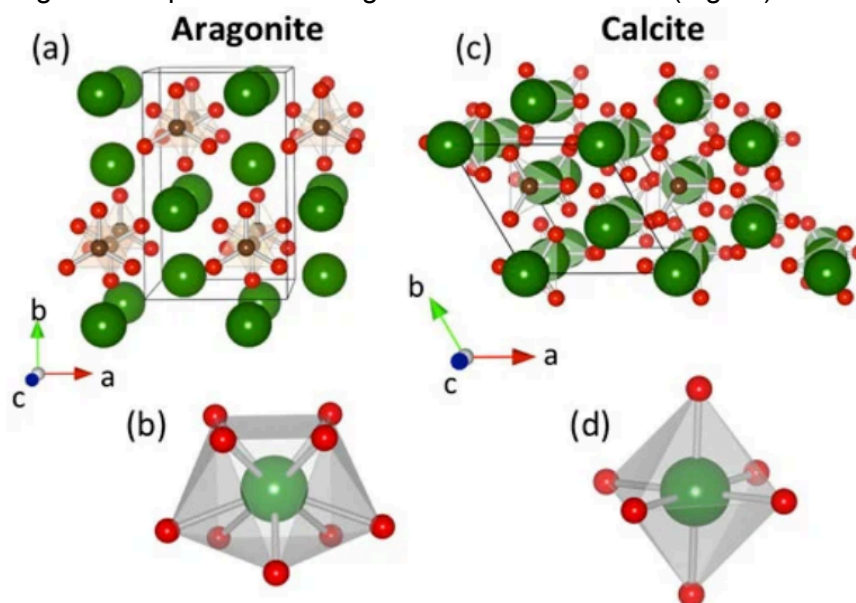


Figure 13 : Structure cristalline schématique des polymorphes de  $\text{CaCO}_3$ , l'aragonite et la calcite. L'aragonite (a) possède une structure cristalline orthorhombique (groupe d'espace  $Pnma$ ) où le site Ca (vert) est nonacoordonné par O, avec une symétrie de site m, comme illustré en (b). En revanche, la structure cristalline de la calcite (c) est trigonale, groupe d'espace  $R-3c$ . Dans ce cas, le calcium est coordonné octaédriquement par O, avec une symétrie de site  $3_2$  (d) (Soldati et al., 2016).

Le squelette est sécrété en deux étapes. Des zones de minéralisation précoce, situées à l'extrémité des structures en croissance, sont caractérisées par une minéralisation microgranulaire, avec des grains orientés aléatoirement (Fig. 14). La deuxième étape de la squelettogénèse est la phase d'épaississement, produite par la région ectodermique latérale. Ce processus cyclique, constamment stimulé par des sécrétions biochimiques, génère des fibres. La constance de l'orientation cristallographique des nanograins confère aux fibres leur aspect cristallin (Cuif & Dauphin, 2005).

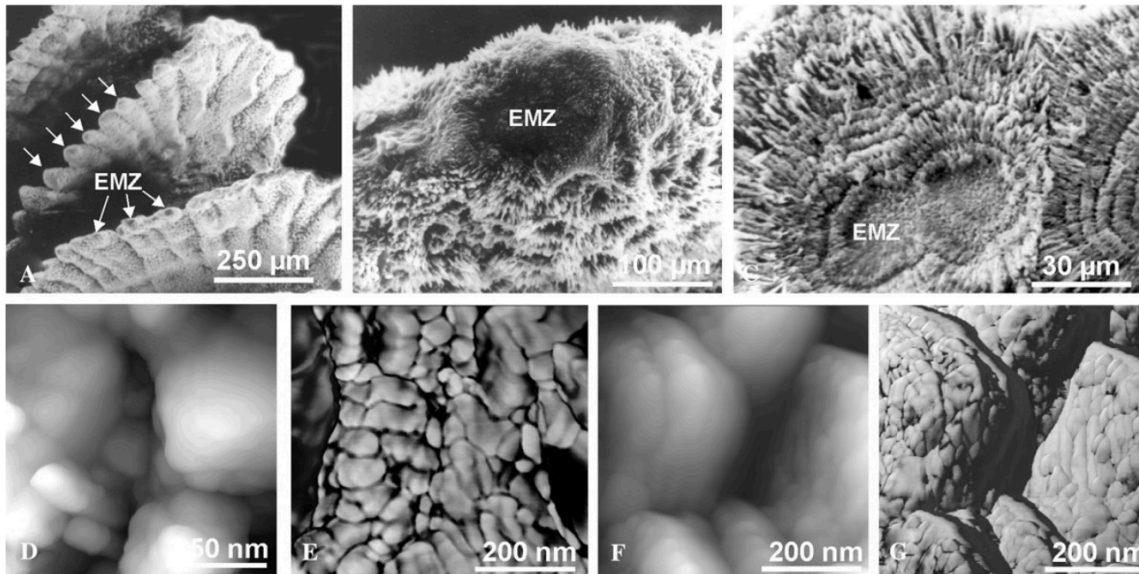


Figure 14 : (A) Les septa de *C. caespitosa* sont constitués d'une série linéaire de travées (flèches) présentant de larges « centres de calcification » (zone de minéralisation précoce). Échantillon non attaqué au MEB. (B) Détail de la ZMP au sommet des septa. MEB. (C) Chez *C. caespitosa*, les ZMP sont également bien visibles sur les surfaces polies et attaquées. MEB, acide formique 1 % + glutaraldéhyde 3 %, 45 s. (D) L'image de hauteur AFM montre que les granules calcaires bien développés de la ZMP sont constitués de nanograins densément compactés. *C. caespitosa*. Hypochlorite de sodium pendant 2 h. (E) Des structures similaires sont visibles dans la ZMP de *C. smithi*. AFM, image de hauteur. Surface polie et attaquée : NaOH 1 N pendant 2 h. (F et G) ZMP de *Montastrea*. Image de hauteur AFM (F) et image de phase (G). Surface polie et gravée : acide formique 1% + glutaraldéhyde 3 %, 15 s (Cuif & Dauphin, 2005).

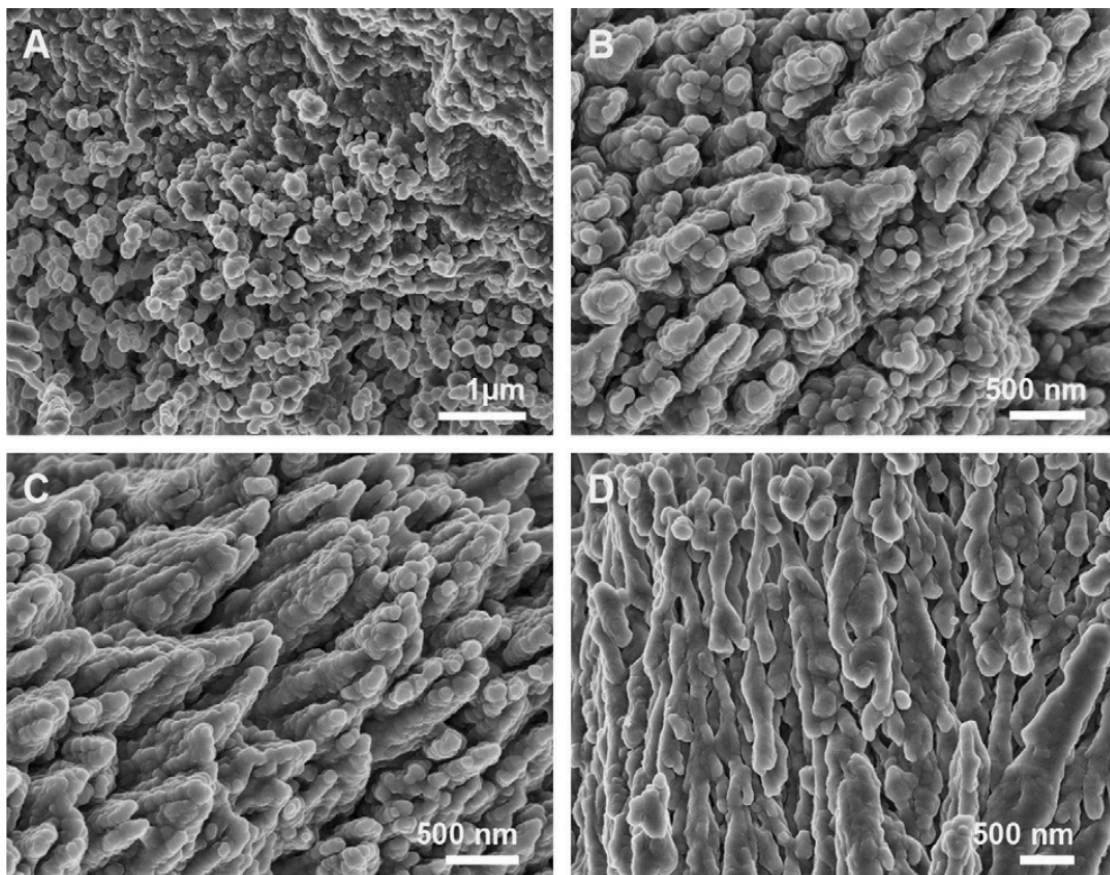


Figure 15 : Microphotographies FESEM de différents types de morphologie sur la surface native d'une unité septale dans le calice : cristallites presque sphériques de taille submicrométrique (A), formes transitionnelles de structures coniques allongées constituées de particules de taille submicrométrique (B et C) et fibres d'aragonite allongées (D) (Sondi et al., 2011).

Les caractérisations moléculaires et biochimiques de la matrice organique protéique, isolée d'un exosquelette corallien, indiquent la présence significative de protéines hydrolases acides. La nucléation induite par la matrice organique et les interactions nanograin-nanograin, se produisant par agrégation puis coalescence, constituent la principale stratégie de formation des fibres d'aragonite hiérarchisées et submicrométriques chez les scléractiniaires (Fig.15).

Les tendances saisonnières du  $\delta^{13}\text{C}$  dans le squelette révèlent une variation dans l'équilibre autotrophie-hétérotrophie du corail, tandis que les anomalies géochimiques dans les squelettes signalent des effets du stress thermique sur la biominéralisation (Kersting et al., 2025).

### 1.3.2. Reproduction

Comme beaucoup de coraux, la reproduction de *C. caespitosa* se produit de façon sexuée ou asexuée par bourgeonnement ou par fragmentation naturelle (Fig.16).

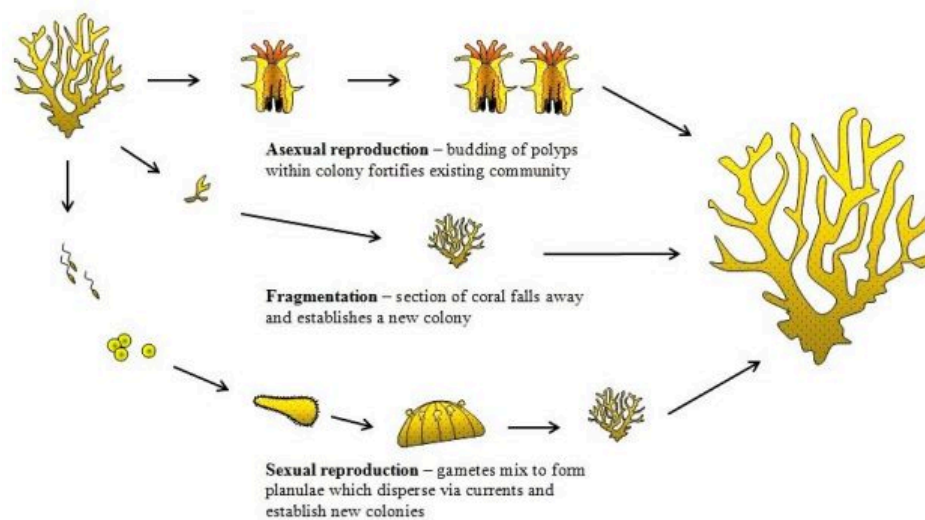


Figure 16 : Diagramme des modes de reproduction des coraux - NOAA.

Le bourgeonnement (Fig.17) est surtout extracalical, plus rarement intracalical; plusieurs calices peuvent alors résulter de la même division. Le plus souvent, les corallites latéraux, bourgeonnés non loin du bord calical (exosarque en général limité à la partie distale des branches), se recourbent immédiatement pour devenir subparallèles au corallite principal (Zibrowius, 1980).

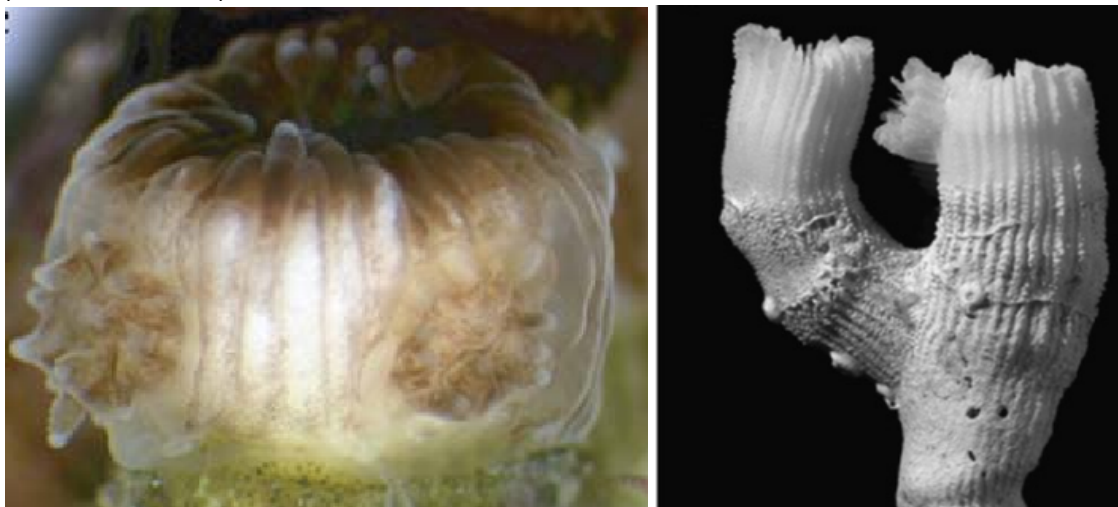


Figure 17 : Gauche : un bourgeon naissant (Rodolfo-Metalpa et al., 2008); Droite : un bourgeon recourbé (Montagna et al., 2007).

Les efforts de reproduction asexuée de *C. caespitosa* sont plus importants pendant une période favorable caractérisée par une température élevée et la disponibilité d'un apport hétérotrophe (Rodolfo-Metalpa et al., 2008).

Suite à des tempêtes ou à la bioérosion des organismes foreurs, les colonies peuvent se casser et les fragments sont déplacés par les courants. Certains d'entre eux seront capables de reformer de nouvelles colonies. Il est même possible que ce soit le mode de reproduction le plus significatif pour l'espèce (Schiller, 1993a).

Les gonades du polype corallien *C. caespitosa* sont situées sur les filaments mésentériques et apparaissent sous forme de plis au sommet des filaments. Les gonades femelles sont situées plus près de l'ouverture buccale, tandis que les gonades mâles sont situées à la base du polype. La reproduction sexuée est beaucoup moins étudiée et seules deux observations ont été reportées dans la littérature :

- (Schiller, 1993a) : La ponte de *Cladocora caespitosa* s'est produite "4 et 3 jours (22 et 23 juin 1987) avant la pleine lune (26 juin), et seuls certains polypes ont pondu (moins de 20 polypes ont été observés en train de pondre lors d'une plongée de 30 minutes)." [...] "Des amas jaunâtres d'œufs et de spermatozoïdes ont été libérés par l'ouverture buccale des polypes." [...] "Les paramètres déclenchant la reproduction sexuée restent inconnus. Puisque la reproduction sexuée n'explique manifestement pas de manière satisfaisante le grand nombre de petites colonies sur le site d'étude, les petits fragments issus de la bioérosion doivent être considérés comme un facteur majeur de la prolifération de *C. caespitosa*."
- (Kružić, 2005; Kružić et al., 2008a) : "La reproduction dans les colonies du corail *C. caespitosa* a été observée deux jours avant la pleine lune (20 juin 2005) sur une formation récifale dans le Grand Lac de l'île de Mljet, lors de plongées diurnes et nocturnes. La libération d'amas d'œufs jaune-orange et de sperme blanc a été observée sur plusieurs colonies de la formation récifale. Les colonies observées ont libéré soit uniquement des œufs, soit uniquement du sperme simultanément. Les colonies de polypes libérant des œufs ont sécrété une enveloppe gélatineuse qui maintenait les œufs ensemble. Les gamètes ont été libérés par l'ouverture buccale d'un petit nombre de polypes (50 à 100 polypes) sur les colonies" (Fig.18). "Les gamètes femelles ont un diamètre compris entre 300 et 500  $\mu\text{m}$  (# = 416  $\mu\text{m}$  ; SD = 73,12), et les gamètes mâles entre 100 et 200  $\mu\text{m}$  (# = 163  $\mu\text{m}$  ; SD = 47,08)" (Fig.19)

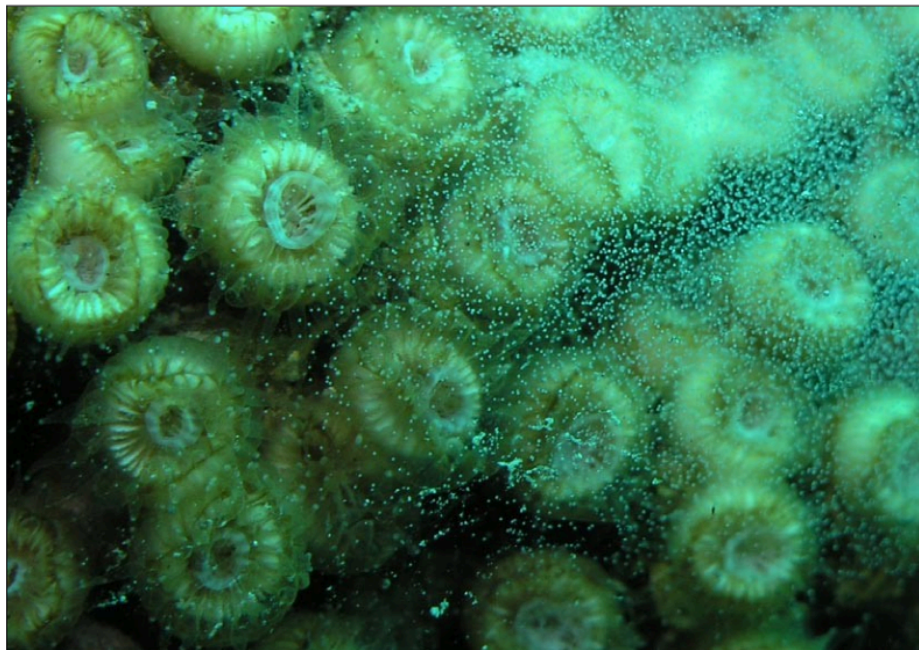


Figure 18 : Libération des gamètes mâles par l'ouverture buccale des polypes de *Cladocora caespitosa*, (Kružić, 2005).

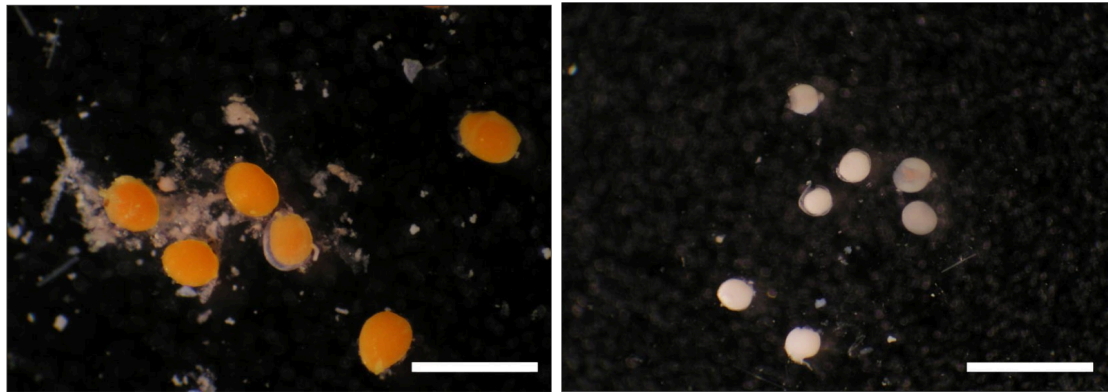


Figure 19 : Gauche : Gamètes femelles, Droite : Gamètes mâles (Kružić, 2005).

Kružić en conclut que l'espèce *C. caespitosa* est très probablement un hermaphrodite simultané à fécondation externe, dans lequel les polypes individuels ne libèrent pas simultanément les gamètes femelles et mâles, mais plutôt une partie des polypes de la colonie libère les œufs et une autre partie libère le sperme. La ponte serait liée à un réchauffement des eaux (Kružić, 2005; Kružić & Benković, 2008).

Une étude histologique (Fig.20) a montré que les coraux de Méditerranée occidentale sont gonochoriques dont la ponte, estimée avec la courbe de croissance des gamètes, coïnciderait plutôt avec un refroidissement des eaux (Kersting, 2013).

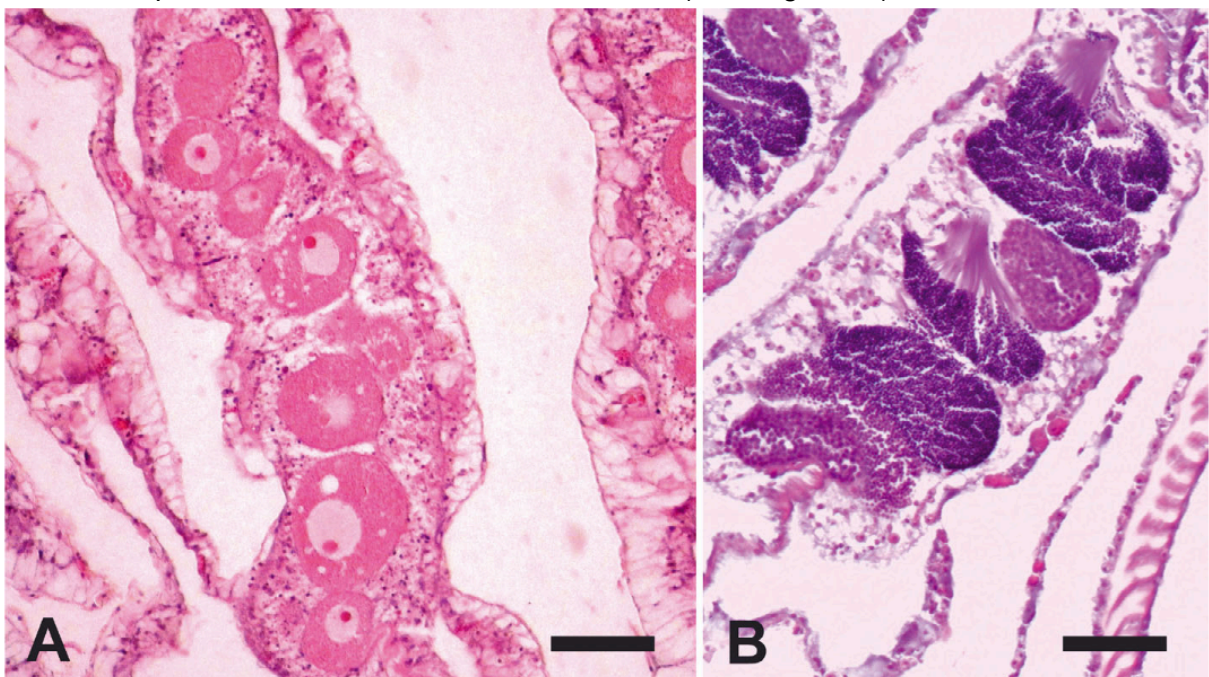


Figure 20 : Gonades de *Cladocora caespitosa*. (A) Septum femelle rempli d'ovocytes matures (juillet 2008) contenant un noyau ovale et un nucléole sphérique. (B) Mâle avec spermaires remplis de spermatozoïdes (août 2008). Échelle : 50  $\mu$ m (Kersting, 2013; Kersting, Casado, et al., 2013).

### 1.3.3. Nutrition

En Méditerranée, la lumière et la turbidité de l'eau montre de fortes variations d'une saison à l'autre ou selon la météo. *C. caespitosa* a développé une double stratégie énergétique cruciale : En effet, bien que la photosynthèse soit essentielle pour *C. caespitosa*, ce corail est également capable d'une alimentation hétérotrophe. Il capture du picoplancton, du nanoplancton et du microzooplancton en suspension dans l'eau, ce qui peut représenter plus

de la moitié de son apport quotidien en carbone (Tremblay et al., 2011). De plus, il peut absorber des particules de matière organique (POM) issues des sédiments environnants. Cette flexibilité nutritionnelle lui permet de s'adapter aux variations saisonnières de l'environnement (Hoogenboom, Rodolfo-Metalpa, et al., 2010).

En été, sous une luminosité maximale, les taux de production de carbone de *C. caespitosa* peuvent atteindre ceux mesurés chez les coraux symbiotiques tropicaux. À forte luminosité, la photoinhibition est réduite grâce à l'implication du cycle des xanthophylles. Les taux de production suivent rapidement (en quelques minutes) les variations de l'éclairement naturel, avec des taux de production journaliers estivaux variant d'un facteur 2 selon l'éclairement total reçu. Ces taux de production suffisent à couvrir les besoins respiratoires journaliers de la colonie, mais uniquement lorsque l'éclairement est maximal (Ferrier-Pagès et al., 2013).

En hiver, l'hétérotrophie augmente et fournit la majeure partie des besoins en carbone et azote alors qu'en été, l'autotrophie devient prédominante. Cette alternance n'affecte pas pour autant le nombre de zooxanthelles qui reste stable (Ferrier-Pagès et al., 2011).

Lorsque la photosynthèse diminue par manque de lumière, les polypes s'appuient sur l'hétérotrophie pour ses besoins en carbone. Si la lumière est suffisante, l'hétérotrophie n'est utilisée que lorsque la nourriture est suffisamment abondante (Hoogenboom, Rodolfo-Metalpa, et al., 2010).

Cette double stratégie énergétique est considérée comme un avantage compétitif vis-à-vis des algues et pourrait permettre aux *C. caespitosa* d'étendre son implantation (Peirano et al., 1994). Cette hétérotrophie est aussi possible grâce à la voracité des *C. caespitosa* (Fig.21) qui peuvent absorber 2 à 3 fois plus de pico, nano, et microplancton que les autres coraux (Tremblay et al., 2011).

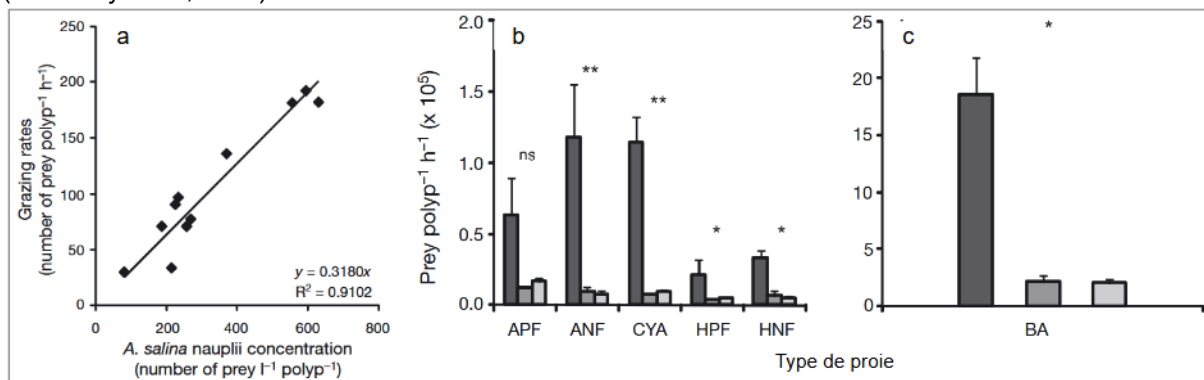


Figure 21 : Capacité de pâturage par polype par heure. a : quantité de proies absorbées en fonction de la concentration; b et c : selon le type de proies pour trois espèces de coraux : *Cladocora caespitosa* (gris foncé); *Oculina patagonica* (gris); *Turbinaria reniformis* (gris clair). APF = picoflagellates autotrophiques, ANF = nanoflagellate autotrophiques, CYA = cyanobactéries, HPF = picoflagellates hétérotrophiques, HNF = nanoflagellates hétérotrophiques, BA = bactéries.

Température et présence nutriments dans l'eau ont des effets interactifs sur les principaux paramètres physiologiques de *C. caespitosa*. L'alimentation hétérotrophe est particulièrement importante pour la croissance à basses températures (Rodolfo-Metalpa et al., 2008).

Il existe une relation complexe entre la disponibilité du fer et le métabolisme corallien. L'exposition de *C. caespitosa* à une concentration accrue de Fe(III) entraîne une absorption apparente significative de Fe(III) associée à une augmentation des activités respiratoires et photosynthétiques, ainsi qu'à une augmentation du rendement de fluorescence minimal et maximal du photosystème II (Dellisanti et al., 2024). La supplémentation en fer pourrait par ailleurs induire un stress en altérant la dynamique de l'oxygène et en restructurant les communautés microbiennes au sein de la cavité gastrovasculaire, sans pour autant apporter de bénéfices clairs à *C. caespitosa*. Ces résultats soulignent l'équilibre complexe entre les conditions environnementales, la physiologie corallienne et la disponibilité des micronutriments (Dellisanti et al., 2026).

### 1.3.4. Système immunitaire

*C. caespitosa* semble développer des réponses enzymatiques efficaces à court terme après des blessures dans des conditions hivernales (Fig. 22). Cependant, les températures estivales plus élevées induisent des modifications des activités immunitaires, avec une augmentation des valeurs enzymatiques constitutives et une suppression des réponses aux blessures.

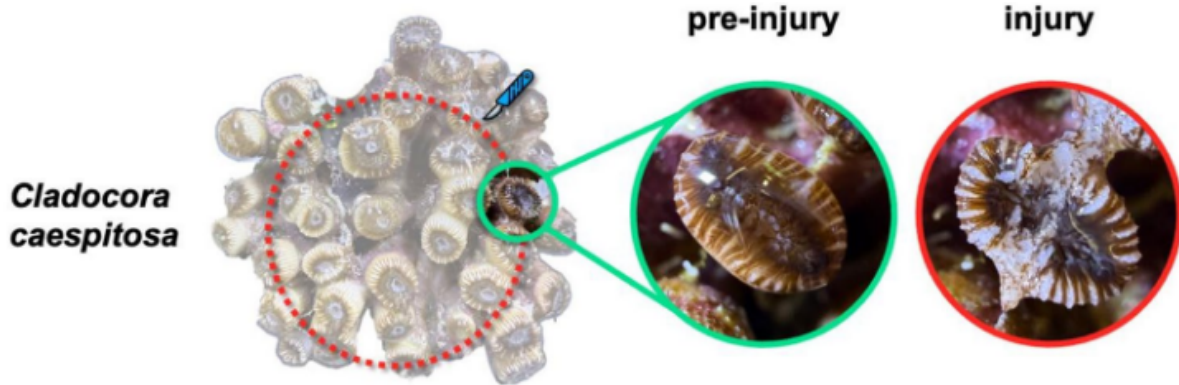


Figure 22 : Des lésions ont été infligées aux échantillons désignés, au niveau des tissus et du squelette, à l'aide de pinces à os, afin de créer une incision annulaire d'environ 2,5 mm de profondeur (à au moins 1 cm des bords de tous les fragments) (Bisanti et al., 2026).

Les communautés microbiennes ont varié selon les saisons, présentant des profils différents entre les colonies témoins et les colonies blessées, notamment en été, tandis qu'en hiver les communautés bactériennes sont restées relativement stables. Les changements observés (Fig. 23) concernaient principalement l'abondance des taxons pathogènes opportunistes ou des bactéries généralement associées au stress et aux maladies coralliennes (Bisanti et al., 2026).

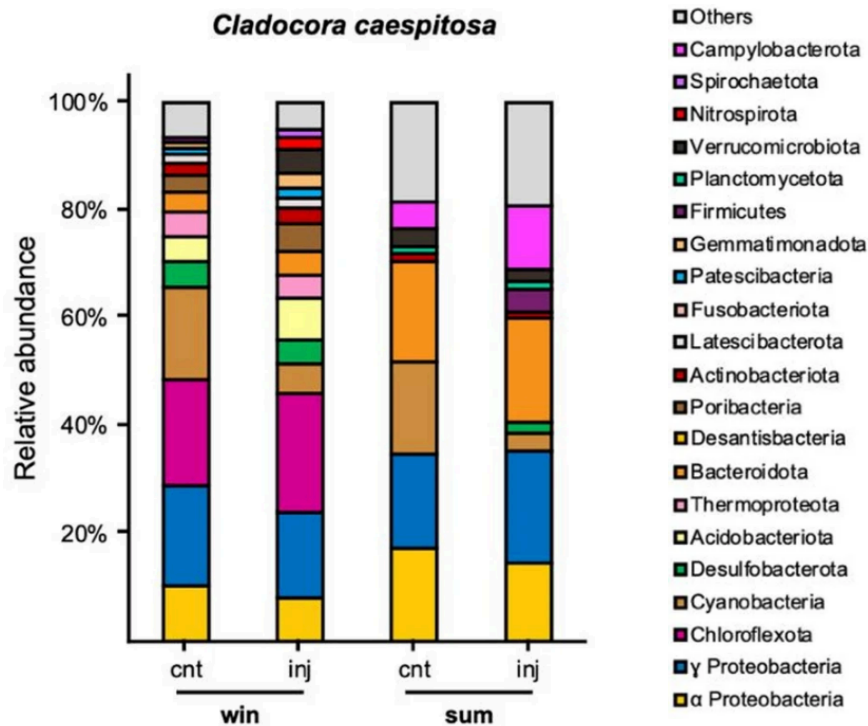


Figure 23 : Composition des communautés microbiennes associées à *C. caespitosa* au niveau du phylum en fonction de la saison (hiver vs été) et des lésions (lésions vs témoin). Seuls les taxons dont l'abondance relative est  $\geq 1\%$  sont représentés. Les autres taxons incluent les taxons non classés et les taxons identifiés dont l'abondance est  $< 1\%$  (Bisanti et al., 2026).

## 1.4. ESPÈCES RESSEMBLANTES

*Oulastrea crispata* (Fig. 24) et *Oculina patagonica* (Fig 25) ressemblent fortement à de jeunes colonies de *C. caespitosa*. Il est difficile de les distinguer in situ mais les deux espèces sont de forme placoïde avec des corallites reliés par un coesnesteum visible (Mariani et al., 2018).

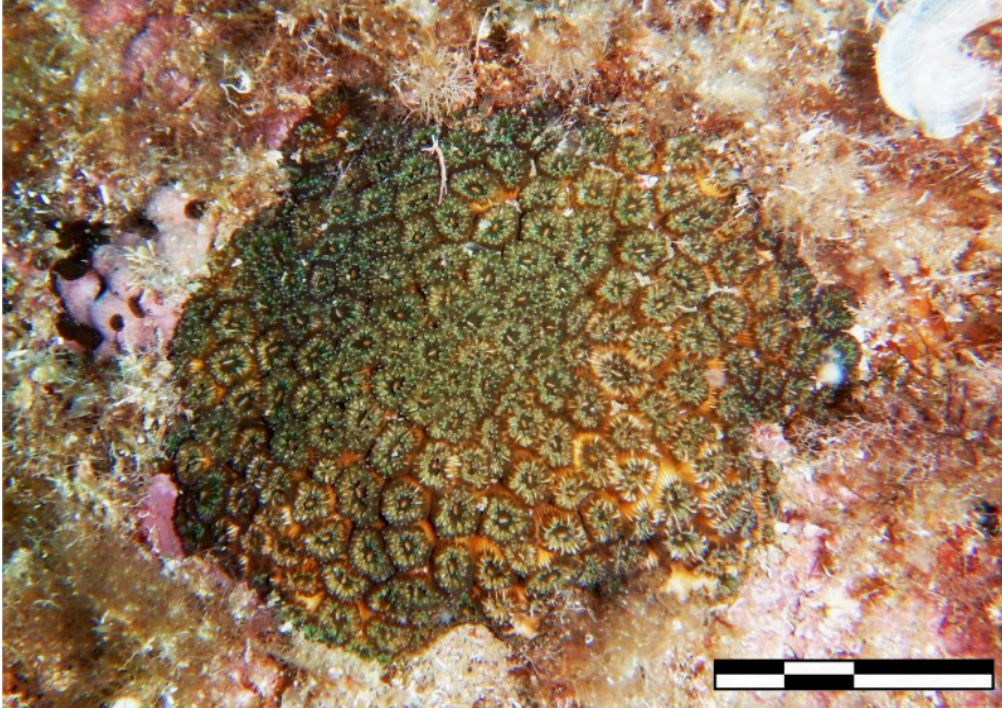


Figure 24 : Colonie de *Oulastrea crispata* à Tercer Ullastre. Echelle environ 2.5cm. (Mariani et al., 2018)

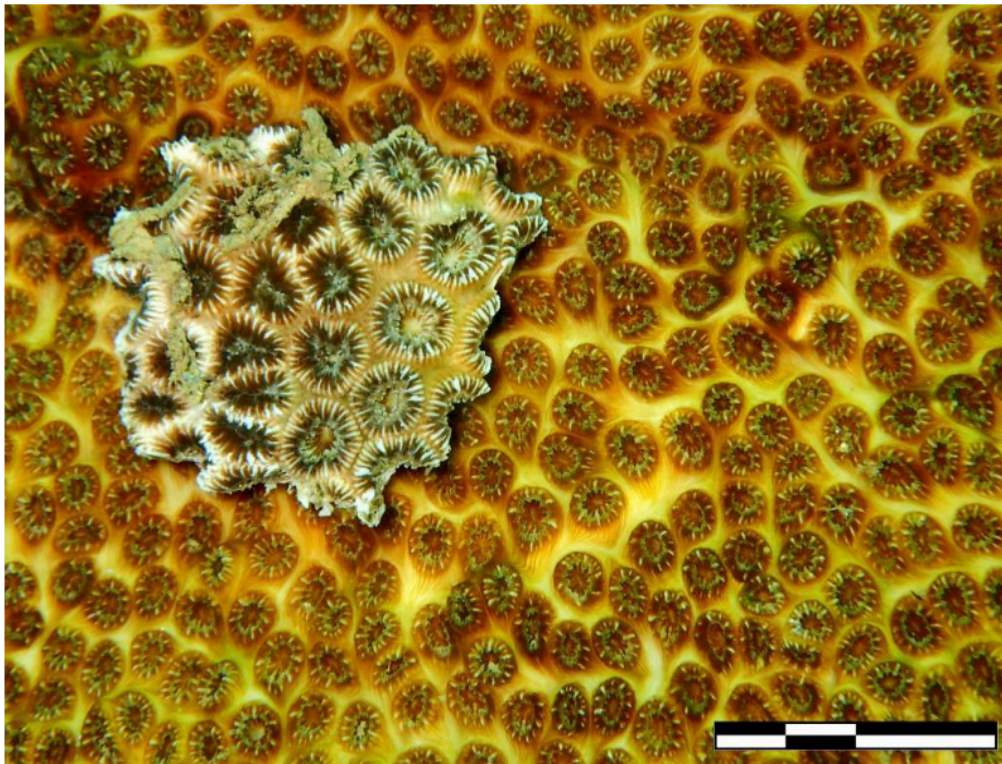


Figure 25 : Une partie d'une colonie d'*Oulastrea crispata* a été positionnée et photographiée sur une colonie d'*Oculina patagonica* du Port Olímpic de Barcelone à des fins de comparaison. L'échelle est d'environ 1 cm (Mariani et al., 2018).

## 2. ÉCOLOGIE

### 2.1. DES FOSSILES AU PRÉSENT

Les plus vieux fossiles de *Cladocora caespitosa* se trouvent dans le bassin de Almeria en Espagne et caractérisent le Pliocène récent il y a environ 2,5 millions d'années (Fig. 26). La couche mise à jour, constituée uniquement de *C. caespitosa*, s'étend sur environ 1km et atteint des épaisseurs de 4m (Aguirre & Jiménez, 1998; Aguirre Rodríguez, 1995).

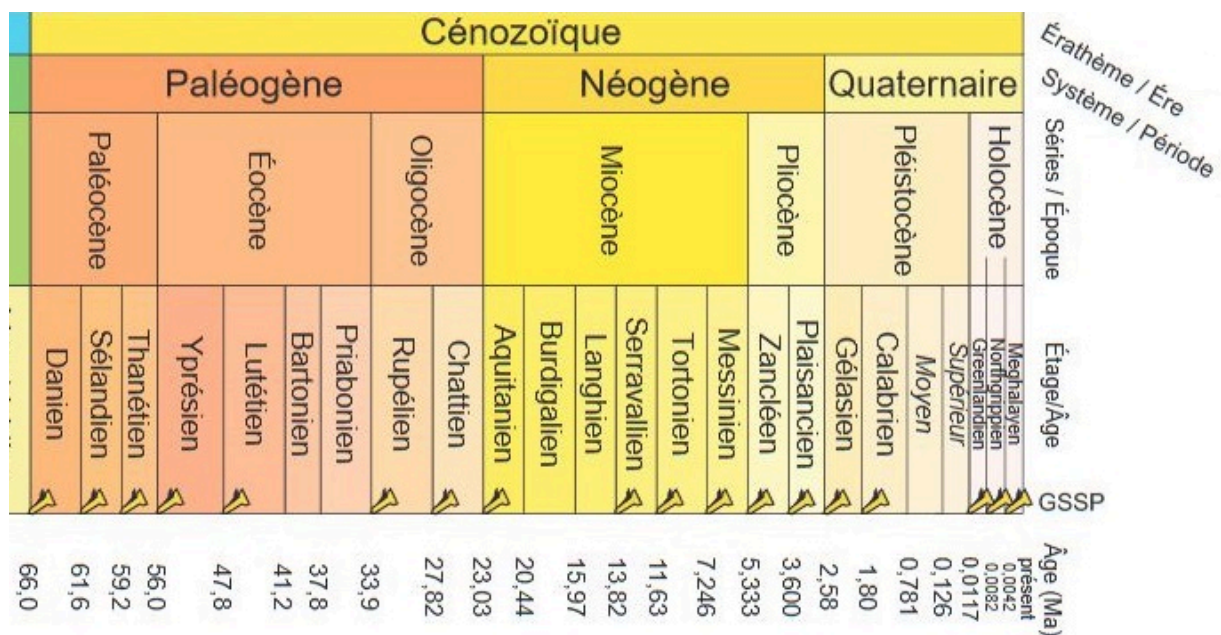


Figure 26 : Découpage des périodes géologiques du Cénozoïque <https://sciences-nature.fr/paleo/cenozoique/>

Dans la vallée de Crati un autre couche d'environ 200m de long pour 5m d'épaisseur et contenant de fortes concentrations de corallites de *C. caespitosa* présente une excellente exposition sur les murs de cavernes et tunnels creusés dans la couche (Fig.27). La couche de sédiment en question a été datée du début du Pléistocène. L'analyse montre une colonisation de *C. caespitosa* sur des sédiments pendant une période de faible intensité lumineuse et de faibles courants. Ces premiers coraux ont été recouverts par une sédimentation soudaine et intense. Puis le fond a pu être re-colonisé par *Cladocora caespitosa* sous un même morphotype (Bernasconi et al., 1997).

Les principaux "récifs" fossiles de *C. caespitosa* se sont développés dans des eaux côtières caractérisées par une saisonnalité marquée, avec des apports alluviaux de sédiments fins, une turbidité plus élevée et une température plus élevée qu'aujourd'hui (Peirano et al., 2004). Ces témoins du passé peuvent aider à reconstruire le climat paléolithique. En effet tout reste inscrit dans leurs corallites et, en mesurant les concentrations de certains éléments (Sr / Ca, Mg / Ca and  $\delta^{18}O$ , B / Ca), il est possible de déterminer les températures de surface de la mer, le niveau de sédimentation ou la salinité (Montagna et al., 2007; Silenzi et al., 2005). Cela confirme l'importance capitale du corail *Cladocora caespitosa* comme indicateur pour l'étude des climats passés (Peirano et al., 2009).

Des bioconstructions conséquentes ont également été retrouvées, enfouies dans la matre morte de *Posidonia oceanica*. L'analyse des squelettes permet de définir une séquence en trois points : l'établissement des colonies de *Cladocora caespitosa* (~4750-3930 cal yr BP), la coexistence du banc de *C. caespitosa* et de la prairie de *P. oceanica* (~3930-1410 ans cal

BP) et la disparition du banc lors du développement de l'herbier de *P. oceanica* seule (~1410 ans cal BP-présent) (Monnier et al., 2021).

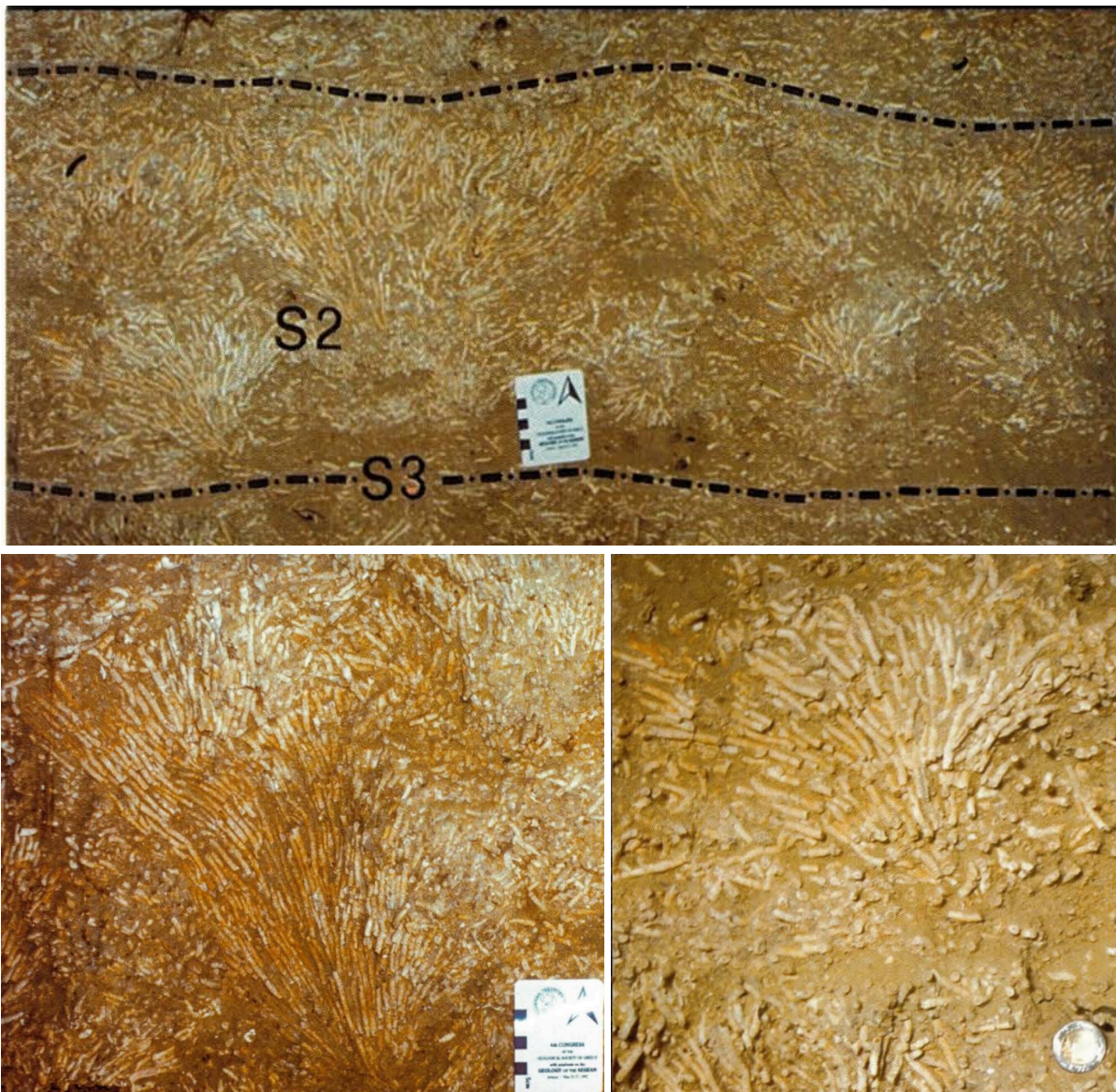


Figure 27 : En haut : Vue des colonies de corail disposées en couches superposées, comme indiqué par la ligne pointillée. Les étiquettes S2 et S3 indiquent les points d'échantillonnage pour les analyses granulométriques. Échelle : 5 cm; En bas à gauche : Exemple du morphotype prédominant des colonies de *Cladocora caespitosa*. Échelle : 5 cm; En bas à droite : Petites colonies sur la paroi de la grotte (Bernasconi et al., 1997).

## 2.2. HABITATS ET DISTRIBUTION

### 2.2.1. Bioconstructions

*C. caespitosa* est présent dans tout le bassin Méditerranéen (Zibrowius, 1980). Initialement considéré comme cavernicole (Abel, 1959), il fréquente des habitats aux caractéristiques variées : fonds meubles et solides et des profondeurs de 2 à 40 mètres (Tins, 1978) - certaines confusions l'ont fait annoncer jusqu'à 600 m (Wells, 1967) mais c'était probablement une erreur. Il peut également vivre dans des zones sans courant ou dans des endroits où le courant est très fort (Laborel, 1961). En effet, en cas de sédimentation excessive, cette espèce de corail peut nettoyer sa plaque orale (Schiller, 1993a), ce qui lui permet de vivre sur des substrats meubles.

Cette plasticité se traduit par des bioconstructions de tailles et de formes variées (Fig.28, 29 et 30). On le trouve sous forme de colonies encroûtantes à corallites courts, de nodules ou corallithes sphériques posés sur le fond ou de colonies hémisphériques (c'est la forme la plus courante) fixées sur un substrat rocheux.

Les différentes formes de colonies sont décrites abondamment dans la littérature (Arrigoni et al., 2025; Chimienti et al., 2025; Guresen et al., 2015; Kersting, 2013; Kersting et al., 2017, 2023; Kersting & Linares, 2012; Kružić, 2005; Kružić & Benković, 2008; Kružić & Požar-Domac, 2003; Laborel, 1961; Macic, Djordjevic, et al., 2019; Macic, Kranjc, et al., 2019; Mastrototaro et al., 2023; Morri et al., 1994; Özalp & Alparslan, 2011, 2016; Özalp & Casado-Amezua, 2024; Peirano et al., 1994; Quintano, Sini, et al., 2025; Sellié, 2025; Zunino et al., 2018).

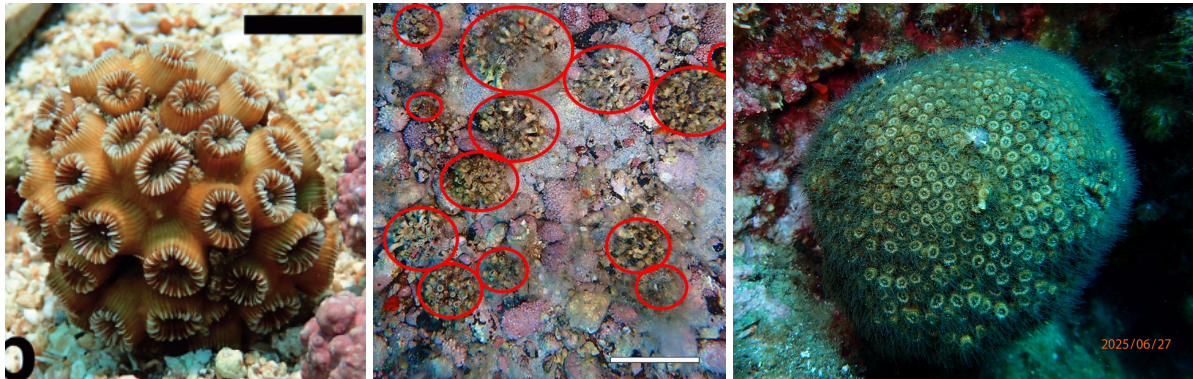


Figure 28 : Nodule posé sur fond meuble (Kersting et al., 2017), nodules sur lit de rhodolites, colonie hémisphérique sur substrat dur (Ocean Quest France, 2025).



Figure 39 : Lit de colonies espacées, parfois fusionnant.

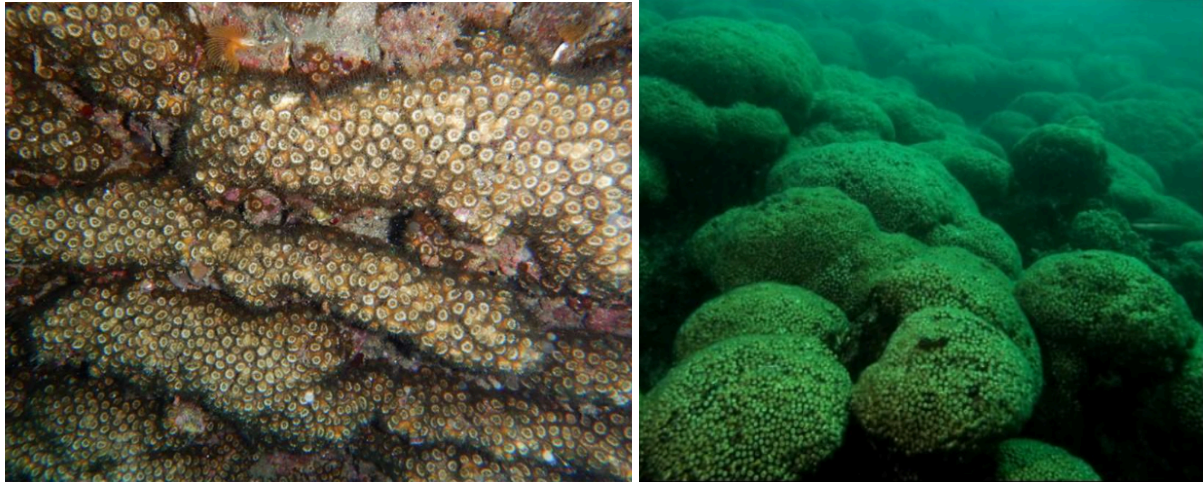


Figure 30 : Gauche : Banc sur paroi verticale (Arrigoni et al., 2025); droite : banc sur fond horizontal (Kružić & Benković, 2008).

Les colonies sont souvent éparses et réparties de façon aléatoire, mais peuvent être densément groupées sous forme de "lits". On distingue alors les lits de colonies hémisphériques fixées sur un substrat rocheux et les lits de corallithes sphériques posés sur un substrat meuble.

Lorsque les colonies fusionnent (Fig.31) pour former des structures quasi-récifales de plusieurs mètres carrés et de plusieurs décimètres d'épaisseur, elles forment ce qu'on appelle un "banc". Ces concrétions parfois massives ne sont pas pour autant considérées comme des récifs car elles n'atteignent pas la surface de l'eau, c'est pourquoi l'espèce est considérée comme constructrice ahermatypique (Schuhmacher & Zibrowius, 1985).

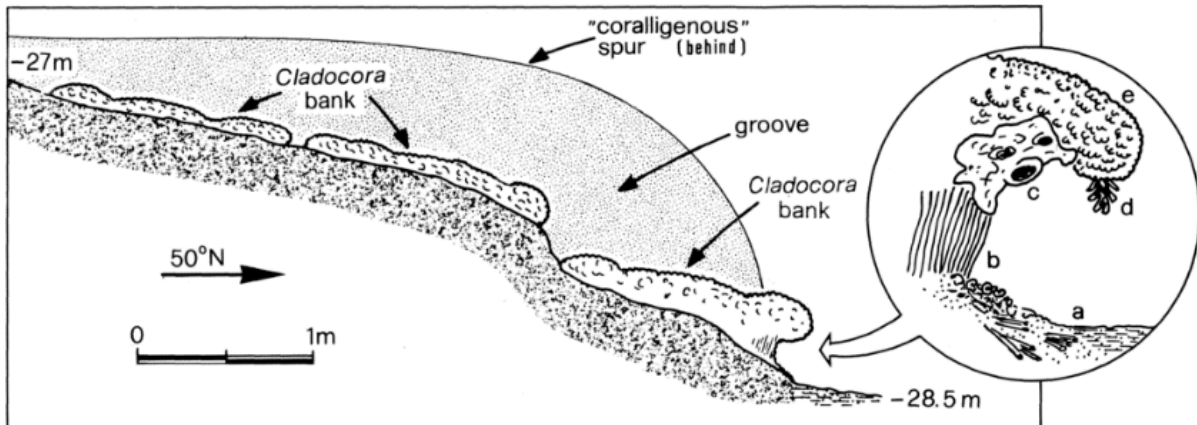


Figure 31 : Topographie et profil schématique du banc à *Cladocora caespitosa* de Bonassola. a : sédiments avec fragments de corallites ; b : corallites basaux ; c : éponge perforante, *Cliona viridis* (Schmidt) ; d : bryozoaire dressé, *Myriapora truncata* (Pallas) ; e : partie vivante du banc (Peirano et al., 1994)

Cette faculté de former des biohermes conséquents, fait des *C. caespitosa* un des stabilisateurs les plus importants de carbonate en Méditerranée avec une production évaluée à  $12.8 \text{ kg.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$  (Peirano et al., 2001).

La concentration de phosphate et la hauteur des vagues pourraient être des facteurs importants influençant à la fois la présence de cette espèce adaptable et la distribution de ses vastes bioconstructions en mer Méditerranée (Chefaoui et al., 2017).

## 2.2.2. Génétique des populations

Afin de mieux comprendre la génétique des populations de cette espèce, 13 marqueurs microsatellites hautement variables ont été développés à partir d'une colonie naturellement blanchie. Les amorces développées n'ont pas permis d'amplifier l'ADN de zooxanthelles isolé de *C. caespitosa*, confirmant ainsi que ces marqueurs étaient d'origine corallienne et non issus d'algues symbiotiques. Le degré de polymorphisme de ces loci a été testé sur des

échantillons de tissus provenant de 28 colonies. Le nombre d'allèles pour chaque locus variait de 2 à 13 ( $N_a$  moyen = 5,4), avec une hétérozygotie observée moyenne de 0,42 ( $H_e = 0,43$ ), et tous les loci étaient à l'équilibre de Hardy-Weinberg. Ces nouveaux marqueurs devraient s'avérer utiles pour les futures études de génétique de la conservation et contribueront à améliorer la résolution de l'identification individuelle au sein de cette espèce de corail. Des amorces ont également été testées chez *Oculina patagonica*, avec des amplifications réussies de plusieurs loci (Casado-Amezúa et al., 2011).

Le brassage génétique et la diversité génétique qui en découle sont des facteurs importants de la résistance, résilience ou adaptation d'une espèce face aux changements environnementaux. Les caractéristiques de reproduction des *C. caespitosa* semblent limiter la dispersion et favoriser l'auto-recrutement, de sorte que la dispersion à longue distance est sporadique et les taux de recrutement faibles. L'analyse de la distance inter-espèces montre que la distance géographique ne détermine pas les schémas de connectivité des sites avec des colonies de *C. caespitosa*. La configuration du littoral, la morphologie des fonds marins et les conditions hydrodynamiques locales (tourbillons, vagues et contre-courants, par exemple) sont des facteurs spécifiques à chaque localité qui pourraient entraver la connectivité. Les niveaux de différenciation génétique entre les populations sont élevés et significatifs, même entre deux populations séparées par seulement 11 km, mais aussi de fortes barrières, des limites écologiques dues aux impacts humains et de faibles taux de migration (López-Márquez et al., 2019, 2021). Les populations semblent se répartir en 3 catégories (Fig. 32) selon les sous-bassins Méditerranéens, oriental, central et occidental et le pourcentage de clones dans une même zone varie de 0 à 69% (Repullés et al., 2022).

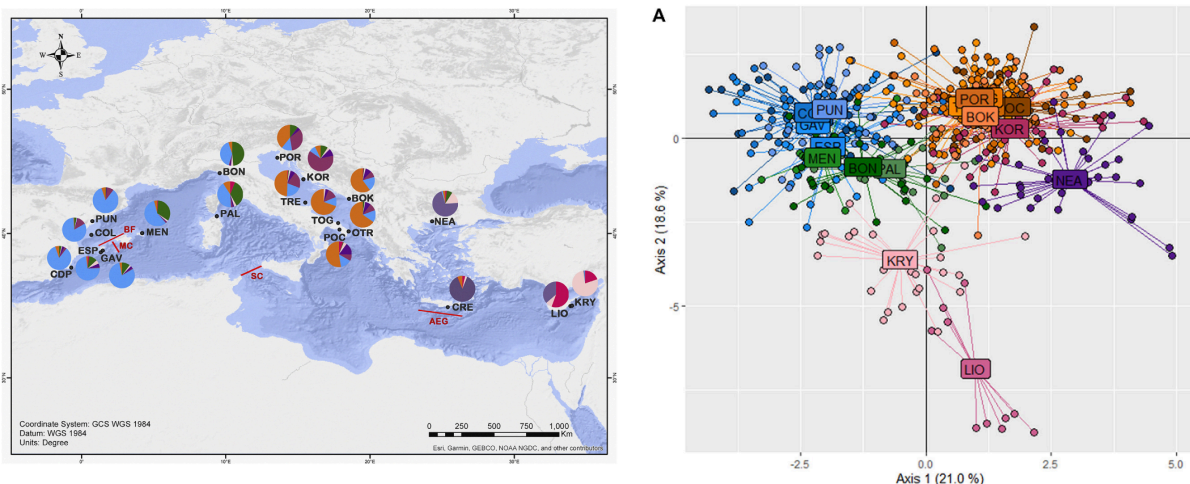


Figure 32 : Carte montrant la localisation des populations échantillonnées de *C. caespitosa* en mer Méditerranée. Les principales barrières identifiées dans nos analyses sont indiquées en rouge : MC, canal de Majorque ; BF, front des Baléares ; SC, canal de Sicile et AEG, front d'Aegean. Pour évaluer la structure et la différenciation de la population chez *C. caespitosa*, différentes méthodes ont été utilisées, notamment STRUCTURE (camemberts sur la carte pour  $K=7$ ) et l'analyse discriminante des composantes principales - DAPC- (graphe à droite).

## 2.3. CYCLE DE VIE DES COLONIES

### 2.3.1. Naissance de nouvelles colonies

Après une période pélagique courte, la larve va se poser sur sa face aborale et se fixer sur le substrat. A ma connaissance cette phase n'a jamais été observée in situ. Le plus petit recrutement observé à l'œil nu et reporté dans la littérature avait deux polypes (Fig.33). Comme toute espèce à longue durée de vie, le taux de



recrutement est assez bas ( $0.3$  recrutement  $m^{-2} an^{-1}$  mesuré sur la baie d'Illa Grossa des Iles Columbretes). L'établissement du juvénile s'effectue principalement sur des substrats horizontaux (Kersting et al., 2014). Si la reproduction est annuelle, comme l'indique l'évolution du nombre d'oocytes par polype (Kersting, Casado, et al., 2013), il est probable que le faible taux de recrutement découle d'une forte mortalité des juvéniles.

Figure 33 : Recrutement de *Cladocora caespitosa* (échelle 0.5cm) (Kersting et al., 2014).

### 2.3.2. Croissance

La croissance des juvéniles s'effectue principalement par bourgeonnement asexué et ce d'autant plus vite que les colonies sont petites (Fig.33). Le taux de bourgeonnement allant de  $0.33$  bourgeon  $polype^{-1} an^{-1}$  à  $1.14$  bourgeons  $polype^{-1} an^{-1}$  pour les juvéniles plus petits (Kersting et al., 2014).



Figure 33 : Colonie juvénile en 2010 (à gauche) et en 2011 (à droite) (échelle : 0,5 cm) (Kersting, 2013)

Pour mesurer la croissance des corallites, 2 méthodes sont utilisées. La teinture Alizarin Rouge (Fig. 34) et la méthode des bandes visibles aux rayons X (Fig. 35). La calcification est différente en hiver et en été, en hiver la croissance s'effectue avec de l'aragonite à haute densité. En été l'aragonite déposé est de faible densité, se reflétant par une couche plus claire.

En mer Adriatique la bande dense est sécrétée principalement en Novembre alors que la bande à moindre densité se forme en Avril (Kružić et al., 2012).



Figure 34 : Marques rouge d'alizarine dans les corallites de *Cladocora caespitosa* (Kersting & Linares, 2012)



Figure 35 : Image radiographique d'un corallite de *C. caespitosa* présentant des bandes annuelles de densité élevée et faible. Échelle : 0,5 cm (Kersting & Linares, 2012).

Avec ces méthodes les vitesses de croissance suivantes sont mesurées :

Teinture alizarine

- 2.9-5.2 mm an<sup>-1</sup> en Mer Adriatique nord (Schiller, 1993a)
- 2.55 mm an<sup>-1</sup> aux Iles Columbretes (Kersting & Linares, 2012)

Sclérochronologie

- 2.5 mm an<sup>-1</sup> en mer Ligure (Peirano et al., 1994)
- 1.36-4.42 mm an<sup>-1</sup> en mer Ligure (Peirano et al., 1999)
- 1.92-5.69 mm an<sup>-1</sup> en mer Adriatique (Kružić, 2005)
- 2.54 mm an<sup>-1</sup> aux îles Columbretes (Kersting & Linares, 2012)
- 1.92-4.19 mm an<sup>-1</sup> en mer Adriatique (Kružić et al., 2012)

La croissance varie mois par mois. Il semblerait que trois dissépiments soient formés chaque année : un en été-automne (septembre-octobre), un en automne-hiver (décembre-janvier) et un en été (juin-juillet). L'hiver est la période la plus importante pour l'alimentation et le développement des réserves de *C. caespitosa*. Avec l'amélioration du taux de translocation des zooxanthelles, cela permet de sécréter un squelette plus dense. L'été est une période de stress et de famine pour *C. caespitosa*. Au cours du mois d'août, caractérisé par des pics annuels d'irradiance, de température de l'eau de mer et de teneur en N-NH<sub>4</sub>, le polype construit des parois de calice plus longues et moins denses et un calice plus profond dans lequel il se rétracte (Peirano et al., 2005).

Les facteurs déterminants pour la croissance semblent être la sédimentation et les courants marins (Kružić & Benković, 2008). Mais l'effet de l'alimentation sur la croissance est dépendant de la température, avec une augmentation plus importante à 13 °C (-2,4) qu'à 23 °C (-1,4). Ainsi, à basses températures, *C. caespitosa* semble fortement dépendre d'un apport hétérotrophe pour favoriser sa croissance (Rodolfo-Metalpa et al., 2008).

La lumière n'a pas d'effet sur la croissance de *C. caespitosa* ce qui suggère que, pour cette espèce et pour la gamme de lumière (de 50 à 120 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) et de température (13 et 23°C) testée, il n'y a pas d'amélioration directe de la croissance par la lumière au-delà de 50 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup> (Rodolfo-Metalpa et al., 2008).

[NDLR : La quantification de lumière (intensité lumineuse, irradiance, rayonnement photosynthétique actif ou densité de flux photonique) est mesurée par les chercheurs en sciences végétales en micro-moles de photons par mètre carré et par seconde.]

### 2.3.3. Mortalité

Certains polypes sont parfois touchés par une nécrose. Celle-ci se caractérise par une dissociation du tissu et du squelette, reflet d'une déstructuration des parois cellulaires (Fig. 36)

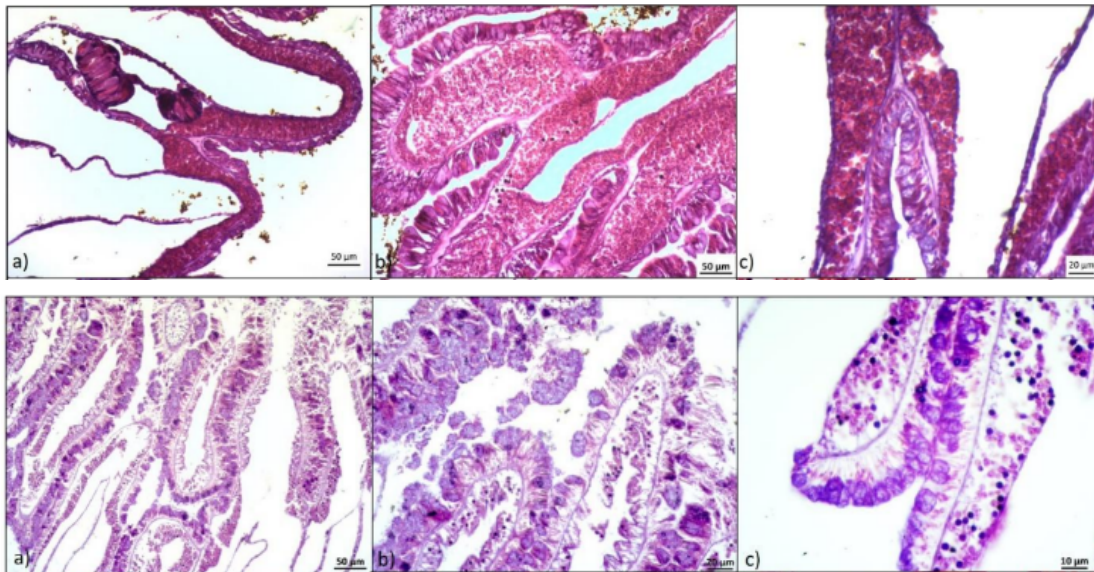


Figure 36 : Coupes histologiques de l'épiderme. Haut : polype sain; bas : polype nécrosés (Krcivoj, 2024)

La mortalité naturelle n'est pas évidente à mesurer à cause des événements de nécrose provoqués par les vagues de chaleur (Fig. 37). La mortalité naturelle principale semble être due aux organismes foreurs (Schiller, 1993a). Néanmoins un suivi pendant 6 ans sur 250 colonies adultes a permis d'évaluer la mortalité naturelle à 1% an<sup>-1</sup> (Kersting et al., 2014).



Figure 37 : Processus de nécrose des polypes de *Cladocora caespitosa* (Kersting, 2013)

Malgré tout, ce taux de mortalité naturel semble rester supérieur aux taux de recrutement et de bourgeonnement décrits ci-dessus. La pérennité de l'espèce est donc menacée.

On rappellera également que la nécrose d'un polype ne semble pas toujours liée au blanchiment du polype. Certains polypes de *C. caespitosa* peuvent avoir blanchi sans pour autant montrer de dégradation des tissus (Fig. 38); un phénomène dont les causes sont encore mal comprises. A l'inverse les polypes peuvent passer de l'état sain directement à l'état nécrosé sans passer par une étape de blanchiment comme cela est décrit pour les coraux tropicaux.

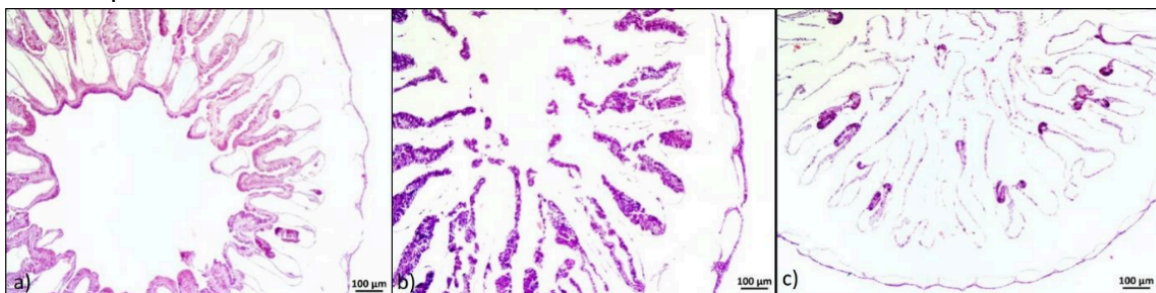


Figure 38 : Exemples représentatifs des trois états de santé : a) sain; b) nécrosé; c) sain blanchi (Krcivoj, 2024).

### 2.3.4. Rajeunissement

Après 16 années de suivi d'une population de *C. caespitosa*, Diego Kersting a mis en évidence une stratégie de survie particulière : le rajeunissement (Kersting & Linares, 2019). Le suivi de 243 colonies le long d'un transect permanent a déterminé que 38 % des colonies affectées par le réchauffement climatique ont montré des signes évidents de rétablissement, avec des polypes vivants recouvrant des colonies qui avaient péri lors d'épisodes de mortalité antérieurs. La première détection de ces signes de rétablissement est généralement survenue plusieurs années après le dernier épisode de mortalité majeur, le temps que les colonies rétablies couvrent une surface suffisamment grande pour être repérées. Un examen plus approfondi des colonies mortes a révélé la présence de polypes rajeunis, mise en évidence par la présence d'un petit calice à l'intérieur de la paroi externe d'origine (Fig. 39 et 40). Le processus de rajeunissement chez *C. caespitosa* a été caractérisé par une réduction drastique de la taille des polypes et leur retrait partiel des structures squelettiques calicinales internes et du bord calicinal, qui se trouvent à l'extérieur d'un calice et d'une paroi externe nouvellement formés.

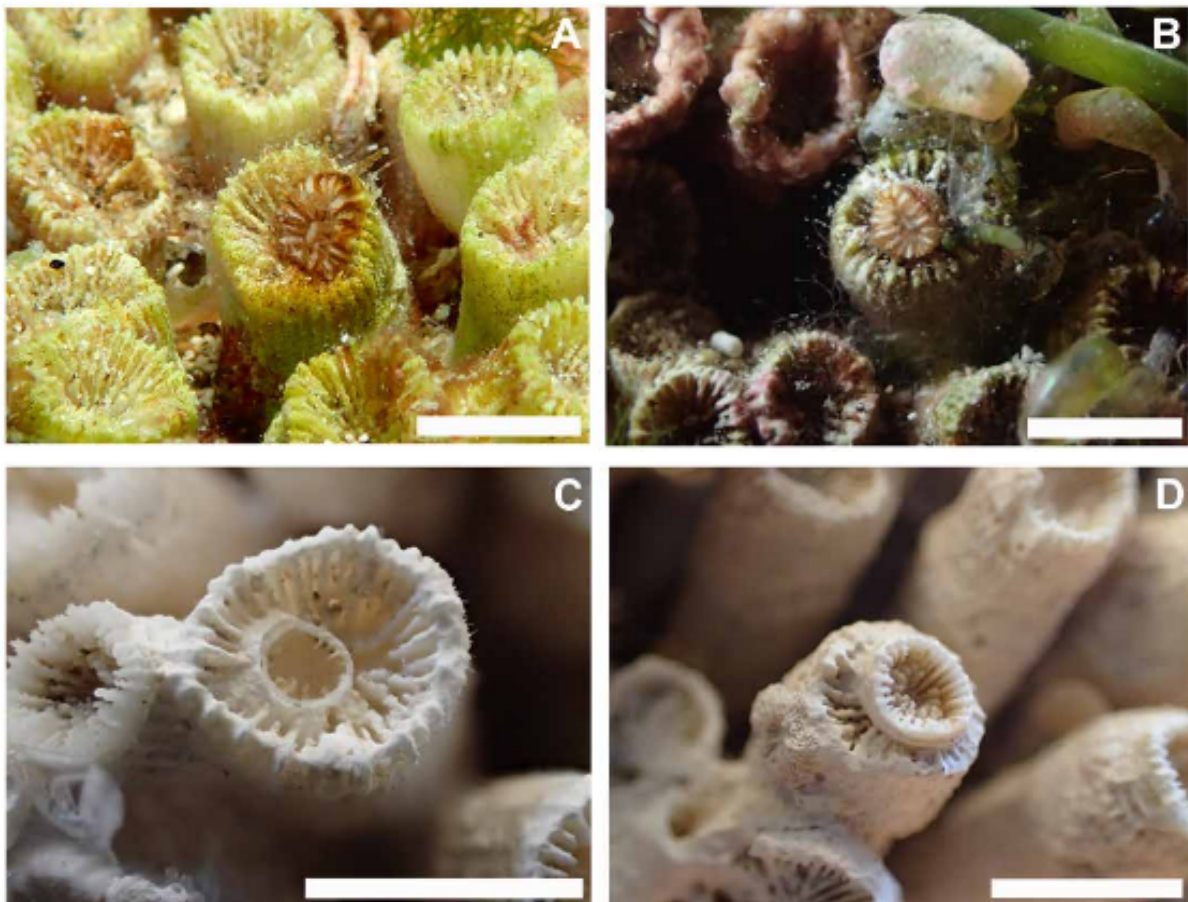


Figure 39 : Polypes rajeunis de *Cladocora caespitosa* et structures squelettiques associées. (A) Polype de *C. caespitosa* présentant une réduction de taille drastique peu après un épisode de nécrose. (B) Polype rajeuni régénérant son squelette à l'intérieur d'un calice partiellement abandonné. (C) Calice montrant les premiers stades de rajeunissement, le polype contracté se rétractant vers la partie centre-gauche du calice ; noter la continuité de certains septa à l'intérieur de la nouvelle paroi externe. (D) Calice rajeuni recouvrant le calice abandonné. Échelle : 0,5 cm (crédit photo : D. Kersting, Freie Universität Berlin).

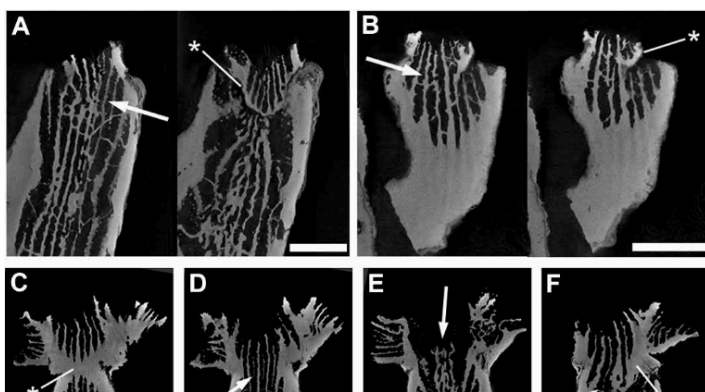


Figure 40 : Coupes tomodensitométriques 3D de calices de *C. caespitosa* montrant leur rajeunissement. Les septa et les columelles se connectent partiellement à travers les calices abandonnés et rajeunis [flèches dans (A) à (F)], tandis qu'une nouvelle paroi externe se forme [astérisques dans (A) à

(G)]. Le reste des structures squelettiques et une portion de la paroi externe d'origine restent à l'extérieur du calice rajeuni, marquant ainsi la structure interne du corallite. Le nouveau calice retrouve progressivement son diamètre initial et le polype commence à bourgeonner (C à H). Le calice partiellement abandonné, exposé à l'eau environnante, se remplit finalement de débris et de foraminifères [flèches dans (I), agrandissement du rectangle blanc dans (H)]. Échelle : 0,25 cm. Notez que les coupes appartiennent à trois corallites différents ; (A) et (B) montrent deux coupes de deux corallites différents, tandis que (C) à (I) appartiennent au même corallite (Kersting & Linares, 2019).

Les différents stades de rajeunissement et de post-rajeunissement des polypes trouvés sur les colonies ont montré qu'après avoir survécu aux épisodes de réchauffement sous leur forme rajeunie, les polypes de *C. caespitosa* finissent par retrouver leur taille initiale et se développent par bourgeonnement sur les anciennes zones de corail mort recouvertes d'épiphytes, surpassant clairement les macroalgues (Fig. 41).

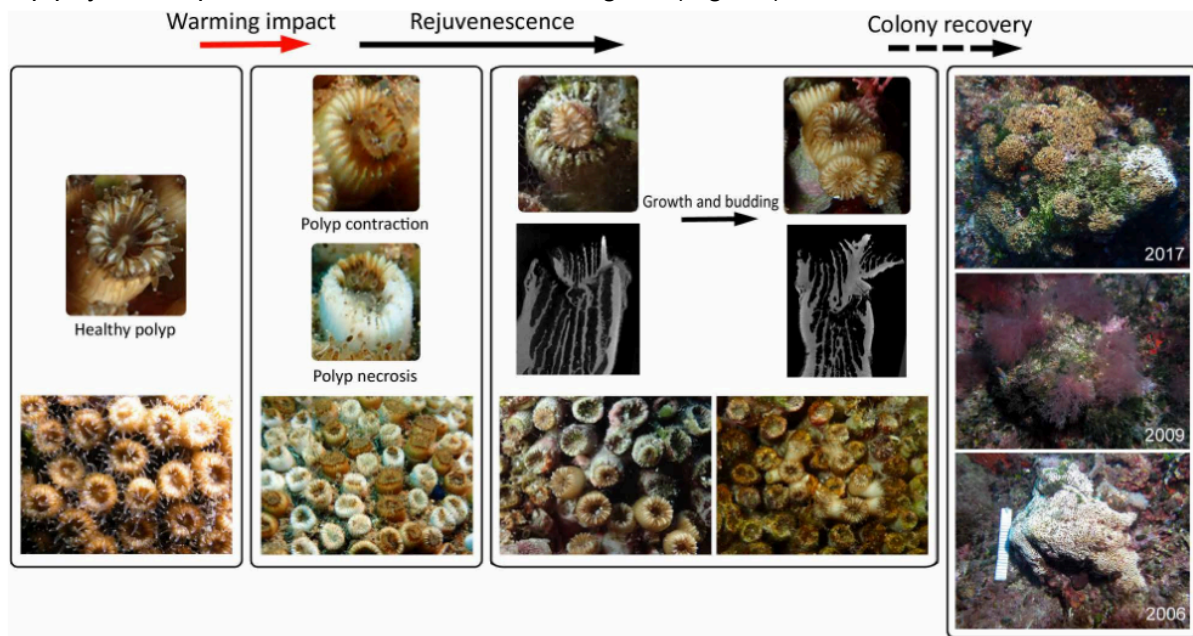


Figure 41 : Les vagues de chaleur estivales provoquent la contraction des polypes et la nécrose des tissus. La plupart des polypes affectés par le réchauffement meurent lors de ces nécroses, mais certains survivent par rajeunissement, caractérisé par une réduction drastique de leur taille et un retrait partiel de leurs structures squelettiques d'origine. Les polypes rajeunis se développent à nouveau et bourgeonnent, re-colonisant ainsi les zones mortes de la colonie. Le panneau de droite illustre la mort et la récupération d'une colonie affectée par le réchauffement en 2006 (la couleur blanche de la colonie est due au squelette corallien dénudé après la mort des polypes, et non à un blanchissement). Après la nécrose, les zones mortes sont progressivement recouvertes d'algues (2009). En 2017, la colonie présente une récupération d'environ 80 %, avec une zone récemment nécrosée visible à droite. Échelle en 2006 : 25 cm (crédit photo : D. K. Kersting, Freie Universität Berlin).

## 2.4. ÉCOSYSTÈME ET ESPÈCES ASSOCIÉES

### 2.4.1. Invertébrés associés

Il n'est pas clairement établi si les colonies coralliennes bénéficient ou souffrent de la présence de cryptofaune associée. Avec des colonies présentant une teneur élevée en protéines par rapport aux autres scléactiniaires, *C. caespitosa* semble constituer un milieu nutritif idéal pour les juvéniles détritivores et suspensivores. L'endofaune associée peut engendrer un certain stress chez le corail, tandis que d'autres organismes, tels que les polychètes et les bivalves, peuvent causer des dommages importants. Certains organismes associés au corail peuvent également entretenir des interactions mutualistes et commensales avec leur hôte corallien. Ces interactions peuvent être bénéfiques, allant de la prédation des larves d'animaux foreurs à l'élimination des débris et du mucus corallien, en passant par l'attaque des prédateurs potentiels des colonies. Même mortes, les colonies de

*C. caespitosa* sont connues pour abriter une riche communauté de macrofaune associée à l'intérieur de leur squelette (Barraud & Öztürk, 2022).

### 2.4.2. Macrofaune associée

La structure phacéloïde des *C. caespitosa* offre plein d'espace entre les corallites pour que des espèces benthiques variées s'y réfugient (Pitacco et al., 2013, 2014).

La composition quantitative et qualitative des assemblages associés aux *Cladocora caespitosa* diffèrent d'un lieu à l'autre du fait des différences physico-chimiques. Dans un site moins profond, les crustacés et les mollusques sont dominants alors que les polychètes sont majoritaires en plus grande profondeur (Koukouras, 1998).

L'ichtyofaune des récifs coralliens tropicaux est réputée riche et abondante. Les bioconstructions de *C. caespitosa* attirent également de nombreuses espèces de poissons (Lipej et al., 2024; Pitacco et al., 2019).

### 2.4.3. Les polychètes associés

87 espèces de polychètes ont été identifiées, vivant avec les *C. caespitosa*. Elles se regroupent en 9 guildes alimentaires (Chintiroglou, 1996). Les assemblages de polychètes associés diffèrent d'un endroit à l'autre (Fig. 42) mais les *Cladocora caespitosa* semblent être les coraux de Méditerranée qui en supportent le plus (Pitacco et al., 2021).

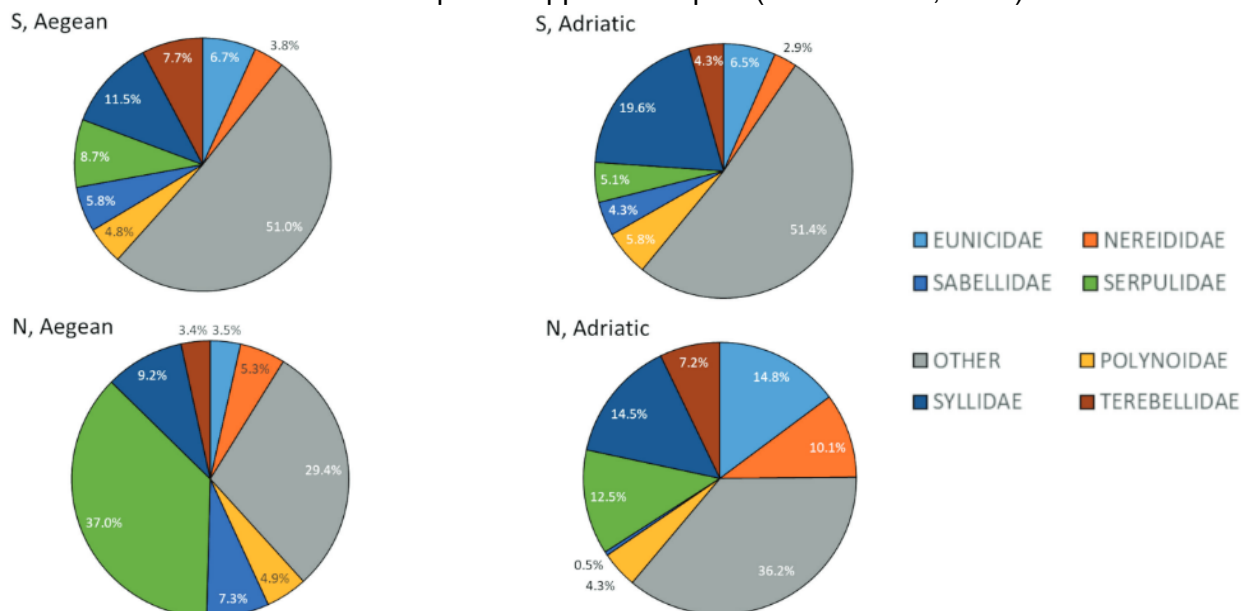


Figure 42 : Richesse spécifique cumulée (S) et abondance (N) des polychètes pour les familles de polychètes dominantes dans la mer Adriatique et la mer Égée (Pitacco et al., 2021).

### 2.4.4. Microbiome associé

Le microbiome associé aux *Cladocora caespitosa* dépend de la position géographique. Sa composition dépend également de l'état de santé de la colonie, les différences se gommant avec le niveau de nécrose. La communauté microbienne varie aussi dans le temps selon les conditions environnementales. Néanmoins un petit groupe de bactéries (*Vallitaela*, *Vibrio*, *Roseovarius* et *Ruegeria*) semble former un microbiome cœur, présent dans toutes les colonies quel que soit le site ou l'année. Par ailleurs, on constate dans les colonies nécrosées la présence d'un pathobiome entièrement constitué d'espèces bactériennes du genre *Vibrio*, y compris les bactéries pathogènes *V. coralliilyticus* et *V. mediterranei* (Rubio-Portillo et al., 2018).

### 2.4.5. Les Mollusques associés

Dans le golfe de Trieste, 62 espèces de mollusques associées aux *C. caespitosa* ont été répertoriées. Plus les colonies sont grandes, plus elles abritent d'espèces et notamment de juvéniles, confirmant leurs rôles de nurserie pour les espèces benthiques (Pitacco et al., 2017).

## 3. MÉTHODES D'ÉVALUATION DE L'ÉTAT DE SANTÉ DES COLONIES

Il n'y a évidemment pas d'indicateur unique pour évaluer l'état de santé d'un être vivant. La littérature contient de multiples méthodes de mesures de différents indicateurs. Certaines méthodes requièrent des protocoles complexes à effectuer en laboratoire, d'autres sont applicables *in situ* par des plongeurs en scaphandre autonome.

### 3.1. OBSERVATION, PHOTOGRAPHIE, PHOTOGRAMMÉTRIE

La méthode la plus largement utilisée et reconnue par de nombreux chercheurs est basée sur l'état visuel des polypes (Kersting, Kružić, pers. com.). Les catégories sont variables selon les chercheurs. L'état de santé de la colonie peut se mesurer en pourcentage de chaque catégorie.

Diego Kersting utilise les catégories suivantes : vivants colorés, vivants blanchis, nécrosés récents sans épibionte, nécrosés anciens avec épibionte, auxquelles il ajoute l'observation de rajeunissements éventuels.

Petar KRUŽIĆ utilise des taux de nécroses : (I) mineure, moins de 30%, (II) intermédiaire, entre 30 et 60%, (III) sévère de 61 à 90% et (IV) complète de 91 à 100% (Kružić et al., 2016).

La STARESO a défini des catégories différentes : H (Healthy), D (Dead), PL (Pale), BL (Bleached), NE (Necrosis), RE (Rejuvenescence), PR (Prédation), OTH (Other) mais aussi une échelle de nécrose (Fig. 43).

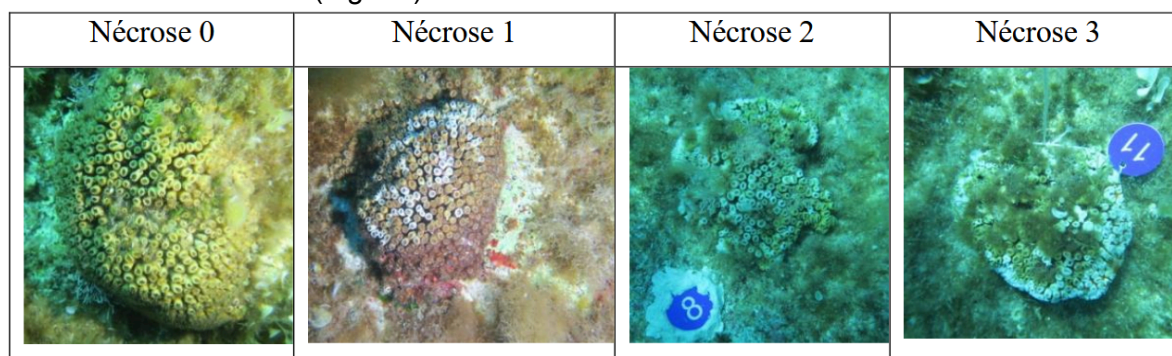


Figure 43 : 0 : absence de nécrose; 1 à 3 intensité croissante de nécrose (Sellié, 2025).

Certains (Antoniadou et al., 2023) préfèrent utiliser l'échelle "Global Protocol for Assessment and Monitoring of Coral Bleaching" (Marshall et al., 2004), recommandée pour suivre le blanchiment des récifs coralliens tropicaux par le Great Barrier Reef Marine Park Authority (Marshall & Schuttenberg, Heidi, 2006).

Il est possible de compléter l'évaluation visuelle en utilisant une charte colorimétrique - définie également pour les récifs tropicaux - avec laquelle on relèvera la couleur la plus claire et la plus foncée observée sur la colonie (Weterings, 2011).

Le suivi dans le temps peut aussi s'appuyer sur le nombre de nouveaux bourgeons ou le nombre de polypes pour une même colonie (Rodolfo-Metalpa et al., 2005). Les photographies permettent d'optimiser le temps d'observation passé sous l'eau et de n'analyser les photos qu'une fois à terre. On peut alors prendre le temps de compter en détail le nombre de polypes ou d'évaluer leur état. Par ailleurs, la photographie conserve

l'observation dans le temps et permet en comparant deux clichés de mesurer l'évolution des colonies (Fig. 44).

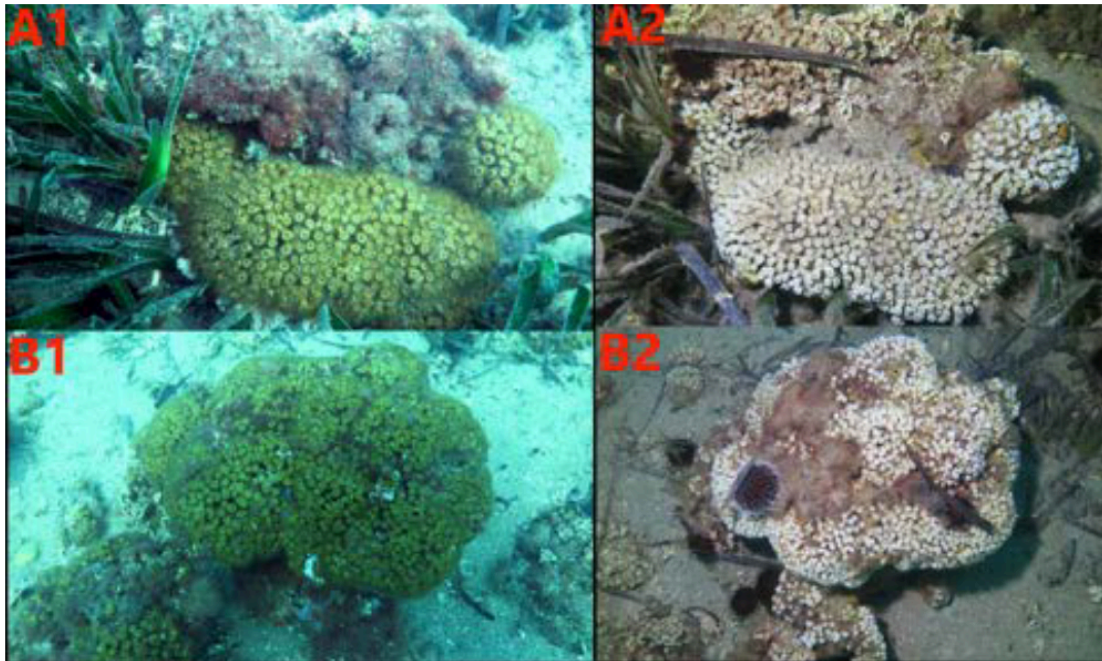


Figure 44 : Exemple de suivi photographique. A1-B1 : colonies vivantes en 2015; A2-B2 : colonies mortes en 2016 (Özalp & Casado-Amezua, 2024)

La photogrammétrie permet à partir de photos de créer des modèles 3D observables sur toutes les faces visibles ce qui peut faciliter les analyses (Fig. 45). Certains logiciels permettent également de comparer deux modèles d'une même colonie générés à différentes périodes et de mesurer les différences.



Figure 45 : Exemple de la modélisation 3D d'une colonie de *Cladocora caespitosa* Varoise obtenue par photogrammétrie et observée sous plusieurs angles (Cyril Micheau).

Dans le cadre d'une étude pour le Parc National Marin du Cap Corse et de l'Agriate, Andromède Océanologie a utilisé le pourcentage de surface nécrosée. La surface de chaque colonie était calculée sur base du modèle 3D photogrammétrique. Les polypes nécrosés étaient ensuite sélectionnés manuellement et leur surface était calculée par le logiciel (Fig. 46). L'état de santé de chaque colonie était évalué par le taux de nécrose.



Figure 46 : Le ratio de nécrose fournit un état de santé de la colonie. Modèle 3D de la colonie, Calcul de sa surface, sélection des parties nécrosées et calcul de leur surface, Ratio des deux surfaces.

Parfois il est nécessaire de rapporter les mesures par unité de surface. La première étape consiste à mesurer la morphologies des colonies en considérant qu'elles ont une forme principalement hémisphérique (Fig 47). La méthode diamètre maximal (D1), diamètre minimal (D2), hauteur (H) selon (Peirano et al., 2001) permet de calculer l'indice de sphéricité  $I_s = D1/H$  (Kružić & Benković, 2008; RIEDL, R., 1966) de chaque colonie.

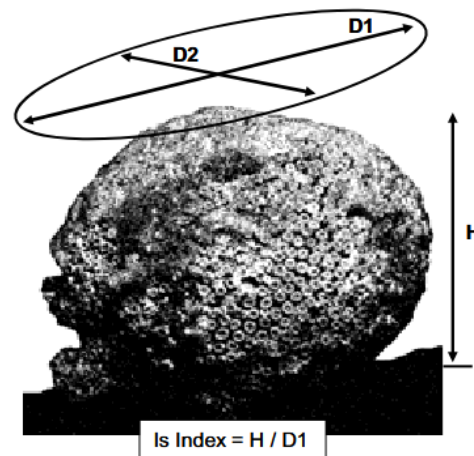


Figure 47 : Descripteurs de taille utilisés pour la biométrie des colonies de *Cladocora caespitosa* (Kersting, 2013)

Parfois D2 est mesurée perpendiculairement à D1 (Quintano, Sini, et al., 2025).

### 3.2. EFFICIENCE PHOTOSYNTHÉTIQUE ET RESPIRATION

Malgré sa plasticité auto/hétéro-trophique, la photosynthèse est une source importante d'énergie pour *C. caespitosa* et sa mesure peut donner des informations sur la santé des polypes. On peut mesurer la densité en Symbiodinaceae et leur productivité en chlorophylle a et c2 (Hoogenboom, Beraud, et al., 2010; Kružić, 2005; Rodolfo-Metalpa et al., 2008) ainsi que les flux d'oxygène (Hoogenboom, Rodolfo-Metalpa, et al., 2010; Schiller, 1993b). Néanmoins il est important de tenir compte des données environnementales (température de l'eau, luminosité et concentration en nutriments) car ces facteurs ont un impact important sur la photosynthèse de *C. caespitosa* (Rodolfo-Metalpa et al., 2008). Les dates d'observations jouent un rôle essentielles vu l'ampleur des variations saisonnières de ces paramètres en Méditerranée (température entre 13 et 26°C; irradiance entre <20 et >1000  $\mu\text{mol photons.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ ; faible/forte densité de plancton en hiver/été).

On peut également mesurer l'efficacité photosynthétique avec un fluorimètre (Rodolfo-Metalpa et al., 2006). La fluorescence naturelle de la chlorophylle a (Chl a) peut se mesurer *in vivo* avec un fluorimètre INF (Integrating Natural Fluorometer) développé pour mesurer la fluorescence du plancton. La fluorescence naturelle varie d'une saison à l'autre selon la profondeur et la turbidité de l'eau mais elle indique un système de photosynthèse en fonctionnement, signe d'un polype vivant (Peirano, 2007).

Une autre approche, utilisant un fluorimètre PAM (Pulse Amplitude Modulated, permet d'estimer rapidement la réponse photosynthétique des symbiodinacées à différentes intensités lumineuses, en conditions naturelles. Les échantillons sont soumis à une série d'éclaircements d'intensités croissantes (Rapid Light Curve) et on mesure la réponse en fluorescence des colonies.

La mesure de la respiration *in situ* nécessite la mise sous cloche de la colonie (Fig. 48) et cette méthode n'a été déployée, à ma connaissance, que deux fois sur les *Cladocora caespitosa* (Ferrier-Pagès et al., 2013; Schiller, 1993b).



Figure 48 : Chambre d'incubation en surface et sous l'eau (Ferrier-Pagès et al., 2013)

Dans ce dispositif, un capteur mesure optiquement la concentration d'oxygène dissout dans la chambre toutes les 10 secondes. Les mesures ( $\mu\text{mol O}_2\text{L}^{-1}$ ) sont transformées en production nette (jour) ou consommation nette (nuit) (Fig. 49). Il n'existe néanmoins pas d'échelle reliant ces mesures avec un niveau d'état de santé des polypes ou colonies. Il faut donc pouvoir comparer les résultats dans les mêmes conditions pour en tirer des conclusions.

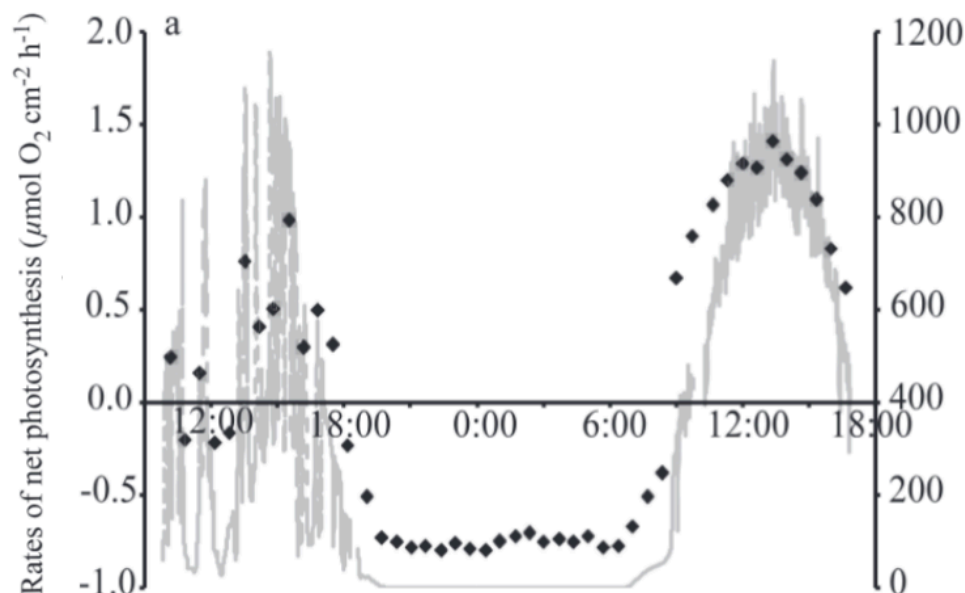


Figure 49 : Variations de la photosynthèse nette (losanges; en  $\mu\text{mol O}_2\text{ cm}^{-2}\text{ h}^{-1}$ ) et du rayonnement photosynthétiquement actif (ligne grise;  $\mu\text{mol photons m}^{-2}\text{ s}^{-1}$ ) pendant un cycle de deux jours représentés par les heures réelles sur l'axe des absyesses .(Ferrier-Pagès et al., 2013)

### 3.3. COMBINAISON DE LA PHOTOGRAMMÉTRIE ET DE L'IMAGERIE PAR FLUORESCENCE

Bien que cette méthode ait été mise au point en laboratoire, son objectif est de pouvoir utiliser cette méthode en plongée en scaphandre autonome sans avoir à prélever des échantillons (Castagnetti et al., 2024).

Cette nouvelle méthode combine la photogrammétrie et l'imagerie par fluorescence (Fig. 48). Pour la démonstration les échantillons étaient soumis à un stress mécanique (chute d'une ancre) et une immersion dans un bain à ultrason (nécrose). Si la photogrammétrie permet de mesurer les changements physiques et le déplacement de corralites par l'impact de l'ancre (Fig. 50), la fluorescence permet de mesurer la variation de l'état de santé suite aux ultrasons (Fig. 51).

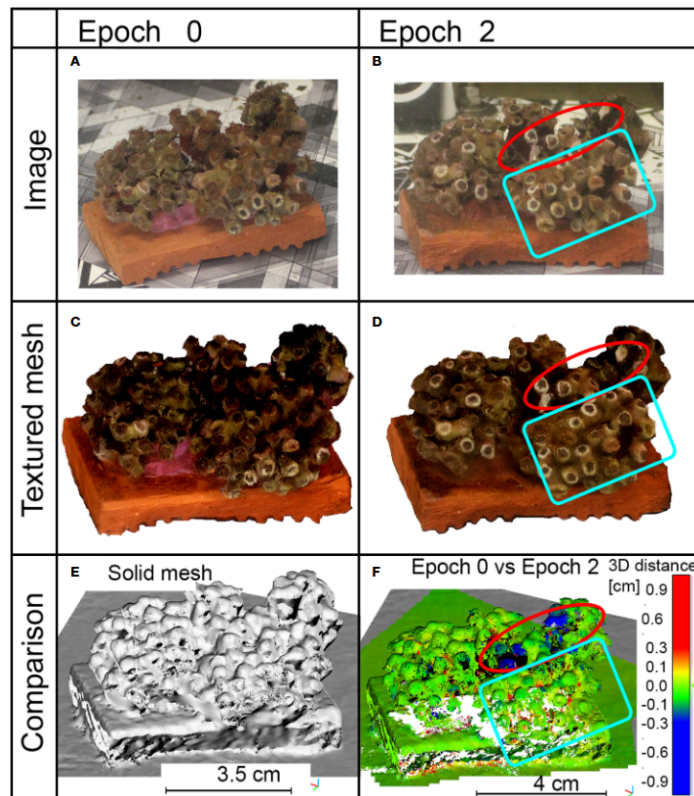


Figure 50 : Résultats de l'échantillon au cours des différentes phases d'analyse. (A, B) Images acquises pour le traitement photogramétrique ; (C, D) Vue de dessus du maillage texturé 3D généré aux différentes phases ; (E) Vue 3D du maillage généré ; (F) Comparaison des nuages de points entre la phase 0 et la phase 2. Les mesures sont en centimètres, le bleu indique une perte de matière, le rouge une croissance. Les cercles rouges indiquent l'impact de l'ancre ; les rectangles bleus délimitent les zones affectées par le bain à ultrasons (Castagnetti et al., 2024)

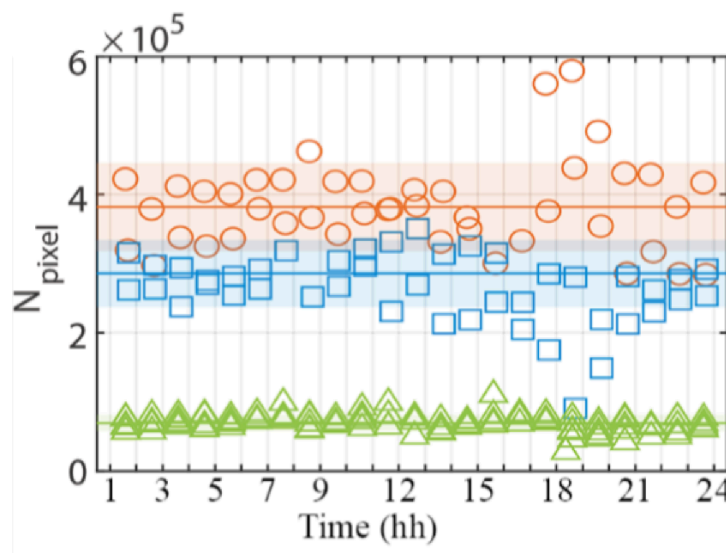


Figure 51 : Évolution du nombre de pixels (N Pixel) au dessus de la limite aux trois époques. Cercles oranges = époque 1; Carrés bleus = époque 2; triangle verts = époque 3 (Castagnetti et al., 2024).

La légère baisse du N Pixel entre époque 1 et époque 2 reflète le stress de la chute de l'ancre et une réduction partielle de la surface de la colonie. Par contre, la chute drastique du N Pixel entre époque 2 et époque 3 démontre les dommages des ultrasons sur les polypes.

### 3.4. STRESS OXYDANT

Dans certaines conditions de stress, *C. caespitosa* produit un surplus de dérivés réactifs d'oxygène (ROS=reactive Oxygen Species) et d'azote (RNS=Reactive Nitrogen Species) entraînant un stress oxydatif et des troubles métaboliques qui déclenchent le blanchiment des coraux. Les cellules réagissent en produisant des enzymes antioxydantes telles que superoxide dismutase (SOD), phenoloxidase (PO), catalase (CAT), glutathion peroxydase (GPx). Les tests antioxydants et les biomarqueurs des dommages oxydatifs sont donc largement utilisés comme indicateurs de stress (Bisanti et al., 2026; Dellisanti et al., 2026; Montalbetti et al., 2026; Sellié, 2025). Ces mesures demandent néanmoins du matériel conséquent (spectrophotomètre, lecteur de microplaques par exemple). On notera que la réponse enzymatique des polypes suite à un choc (blessures par exemple) n'a pas le même effet sur l'état de santé du polype impacté. En hiver la suractivité enzymatique sera utilisée pour réparer les tissus endommagés. L'été, avec une température de l'eau plus élevée, la réponse enzymatique sert principalement à protéger le polype blessé des attaques microbiennes opportunistes. Si un suivi de la réponse enzymatique aux blessures peut nous informer sur les effets du réchauffement climatique (la chaleur réduisant la capacité de guérison du polype), cela ne paraît guère adapté au suivi de l'état de santé des coraux.

### 3.5. SECTION HISTOLOGIQUE

L'intégrité des tissus cellulaires est également un indicateur de bonne santé (Fig 52). Bien que difficilement quantifiables, ces examens histologiques fournissent des informations qualitatives intéressantes (Ankon et al., 2025).

**Table 1** Percentage of the lesion area within analysed histological sections in *C. caespitosa* samples at 10°C (environmental baseline condition samples;  $N=6$ ) and after experimentally

induced constantly elevated temperature of 20°C ( $N=10$ ) and 30°C ( $N=10$ ) for 14 days. NA-not applicable

| Observed histopathological lesions in <i>C. caespitosa</i> tissue sections | Extent of damage |                  |                  |
|--|------------------|------------------|------------------|
|  | Temperature 10°C | Temperature 20°C | Temperature 30°C |
| Basal body wall epidermis—loss of integrity                                | Absent           | Absent           | Severe           |
| Surface body wall epidermis—loss of integrity                              | Absent           | Moderate         | Severe           |
| Surface body wall epidermis—decreased production of mucocytes              | Absent           | Moderate         | Severe           |
| Surface body wall epidermis—epidermal hypertrophy                          | Absent           | Moderate         | NA               |
| Mesoglea—swelling and nude   | Absent           | Mild             | Severe           |
| Gastroderm—vacuolated cytoplasm  | Absent           | Absent           | Severe           |
| Gastroderm irregular border  | Absent           | Absent           | Severe           |
| Gastrodermal disruption  | Absent           | Absent           | Severe           |
| Necrotic zones in gastroderm   | Absent           | Absent           | Severe           |
| Endosymbionts dark and shrunken  | Absent           | Absent           | Severe           |
| Reduction of mesenterial filaments   | Absent           | Mild/moderate    | Severe           |
| Reduction of ova/sperm cells   | Absent           | Absent           | Severe           |

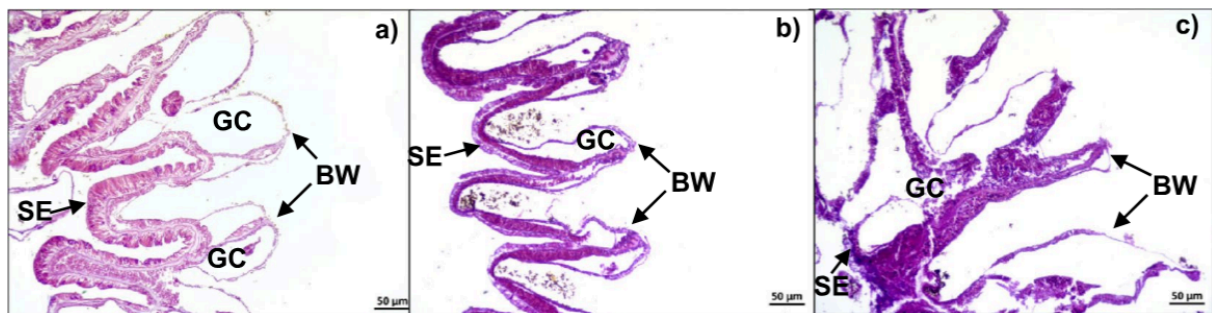


Figure 52 : Coupes histologiques du corail dur *C. caespitosa*. Les polypes élevés à 10 °C (a) et 20 °C (b) présentent une architecture cellulaire caractéristique, tandis que ceux élevés à 30 °C (c) montrent des signes de dégradation et des couches cellulaires endommagées. SE : épithélium de surface ; GC : cavité gastrodermique ; BW : paroi basale du corps. Coloration à l'hématoxyline et à l'éosine (échelle : 50 µm) (Ankon et al., 2025).

## 4. ÉVOLUTION DE L'ÉTAT DE SANTÉ D'UNE POPULATION

Si l'évaluation visuelle donne des informations sur l'état de santé du corail, la dynamique de population se base sur la distribution des tailles de colonies, leur croissance et l'évolution du taux de couverture.

La distribution des tailles (Fig. 53) peut s'effectuer sur base du seul diamètre maximal D1 (Fig. 47).

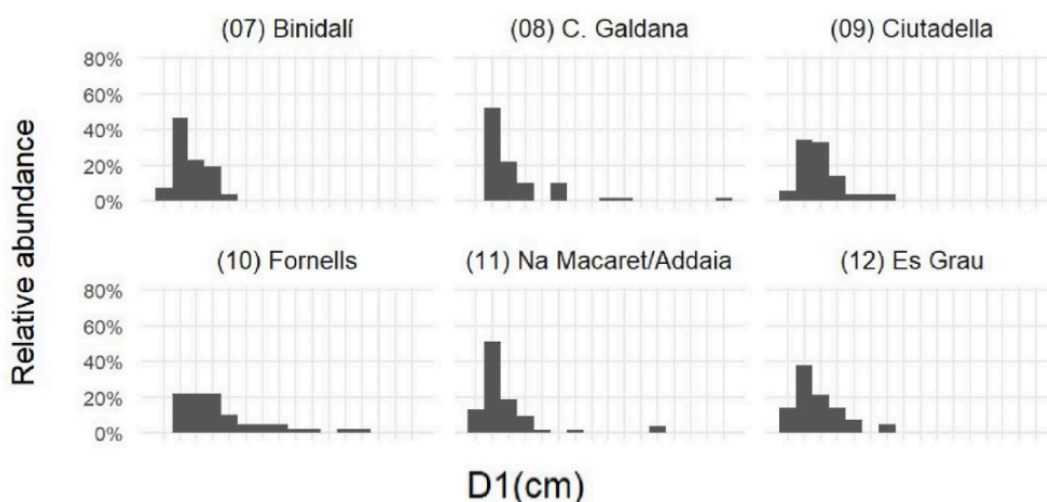


Figure 53 : Distribution des fréquences de tailles de populations étudiées (Kersting et al., 2023) (Kersting et al., 2023)

Pour évaluer la croissance des colonies on peut utiliser les méthodes de la teinture Alizarin ou la technique des bandes de densité révélées aux rayons-X (voir plus haut). On notera que même en Méditerranée où les températures varient de façon significative entre l'été et l'hiver, il n'est pas toujours facile de distinguer les bandes de forte densité des bandes de faible densité, rendant la mesure de la croissance plus difficile. On notera que ces mesures sont effectuées sur des squelettes nettoyés et donc sont destructives pour les polypes étudiés.

Dans les zones de fortes concentrations de colonies (lits ou bancs) on peut mesurer une densité (nombre de colonies par surface) ou le taux de couverture (surface couverte par des colonies par rapport à la surface totale étudiée). La surface couverte peut être approximée à partir des mesures biométriques relevées en considérant les colonies sphériques ou elliptiques (Kersting & Linares, 2012). Si les surfaces considérées il est possible de faire des interpolations à partir de mesures prises le long de transects ou sur un maillage (longueur et largeur des transects et taille de maille pouvant varier selon les auteurs).

La méthode d'interception linéaire consiste à mesurer la surface corallienne située exactement sous le ruban de mesure (largeur : 1 cm) en continu le long de transects de longueur déterminée (50m dans cette expérience), puis normalisée par rapport à la surface totale enregistrée (Kersting et al., 2023).

La dynamique de la population s'appuie aussi sur l'efficacité de la reproduction. Le recrutement correspond au nombre de nouveaux individus qui se sont installés et ont survécu suffisamment longtemps pour être enregistrés. Les relevés se font lorsque la couverture algale est la plus faible (mars, c'est-à-dire la fin de l'hiver – le début du printemps), maximisant ainsi la détection des nouvelles recrues. On compte également le nombre de nouveaux bourgeons dans les colonies existantes (Kersting et al., 2014).

## 5. PRÉSERVATION

### 5.1. PROTECTION – LÉGISLATION

*Cladocora caespitosa* est une espèce de corail à longue durée de vie. Établi en Méditerranée depuis la haut Pliocène cette espèce est la rémanence des grands récifs coralliens de l'ère quaternaire (cf §2.1 ci-dessus). L'espèce a traversé plusieurs périodes de glaciation ainsi que l'extinction des grands mammifères prouvant sa grande capacité d'adaptation. Néanmoins l'espèce est en net recul, les grands bancs se faisant de plus en plus rares. Dès les années 80, les chercheurs s'accordent à dire que les biohermes de *Cladocora caespitosa* tendent à se réduire par rapport à la distribution de leurs fossiles (Laborel, 1987) ou de la disparition des bancs décrits par le passé, comme celui de la baie de Marseille cité au XIX<sup>ème</sup>

siècle (Zibrowius, 1980). En 1982, Augier inclus *C. caespitosa* dans la liste des espèces marines en danger dans un rapport pour le Conseil de l'Europe (Augier, 1982).

Le corail *Cladocora caespitosa* a été inscrit dans la liste rouge des espèces en danger de l'IUCN en 2008 avec la mention "Données insuffisantes". En 2014 une revue plus complète permet de classer l'espèce "en danger" (Bo et al., 2017; Casado-Amezúa, Kersting, et al., 2014). En 2022 une mise à jour évalue l'espèce "En Danger A4bc" (Kersting et al., 2022).

En France, l'arrêté du 8 Juillet 2025 (JOE 20250709, 2025), fixant la liste des invertébrés de la faune marine protégés sur l'ensemble du territoire national et les modalités de leur protection, inclut l'espèce *Cladocora caespitosa*.

"sont interdits :

- I. - La destruction, la capture ou l'enlèvement, la perturbation intentionnelle d'individus ou d'œufs de ces espèces.
- II. - Qu'ils soient vivants ou morts, le transport, le colportage, la naturalisation, la mise en vente, la vente ou l'achat.
- III. - La destruction, l'altération ou la dégradation des sites de reproduction et d'habitat de ces espèces."

Une étude indique que les AMP méditerranéennes englobent 8 des 10 bancs et 16 des 21 lits de *Cladocora caespitosa* répertoriés. La préservation de la clarté de l'eau par la limitation des rejets de phosphates pourrait améliorer la protection de cette espèce emblématique (Chefaoui et al., 2017).

## 5.2. MENACES

### 5.2.1. Vagues de chaleur marine

Si certains pensent que le réchauffement climatique devrait favoriser les *Cladocora caespitosa* puisqu'ils sont florissant dans des eaux plus chaudes, d'autres études montrent des effets inverses. Plus que les températures de référence locales qui peuvent varier d'un site à l'autre, leur capacité d'adaptation est probablement plus liée à la vitesse et la magnitude des variations.

- Les coraux exposés pendant 14 jours à des températures de 10 à 20°C présentent une architecture cellulaire préservée. Au bout de deux semaines exposés à 30°C, des lésions apparaissent sur tous leurs tissus (Ankon et al., 2025).
- En Italie, un site a été revisité en 2019, 25 ans après une première étude de la population de *C. caespitosa*, soit après 5 épisodes de mortalité liés à des températures de surface élevées. Il en résulte un changement de la structure de la population avec une proportion moindre de grandes colonies au profit de petites colonies; les classes de taille supérieure à 20 cm ayant disparues (Azzola et al., 2022).
- Des chercheurs ont testé pendant 5 mois, la résistance et la résilience de *C. caespitosa* à différents scénarii de température simulant le réchauffement climatique ou des vagues de chaleur. Les échantillons ont présenté des blanchiments suite à la réduction de densité des algues symbiotiques. L'étude montre aussi que les coraux ont des capacités de récupération après les pics de chaleur (Carbonne, 2021; Carbonne et al., 2024).
- Des mortalités massives de cette espèce liées au réchauffement de l'eau de mer et aux vagues de chaleur estivales ont été signalées dans plusieurs localités méditerranéennes (Antoniadou et al., 2023; Garrabou et al., 2009; Jiménez et al., 2016; Kersting, 2009; Kersting, Bensoussan, et al., 2013; Kružić et al., 2012, 2014, 2016; Metalpa et al., 2000; Perez et al., 2000; Rodolfo-Metalpa et al., 2005)).  
Lors de ces événements les tissus sont nécrosés et se détachent du squelette sans passer par une phase de blanchiment (Metalpa et al., 2000). La gravité de la mortalité

dépend de l'intensité (température la plus élevée) et de la durée continue de l'exposition (Fig. 54).

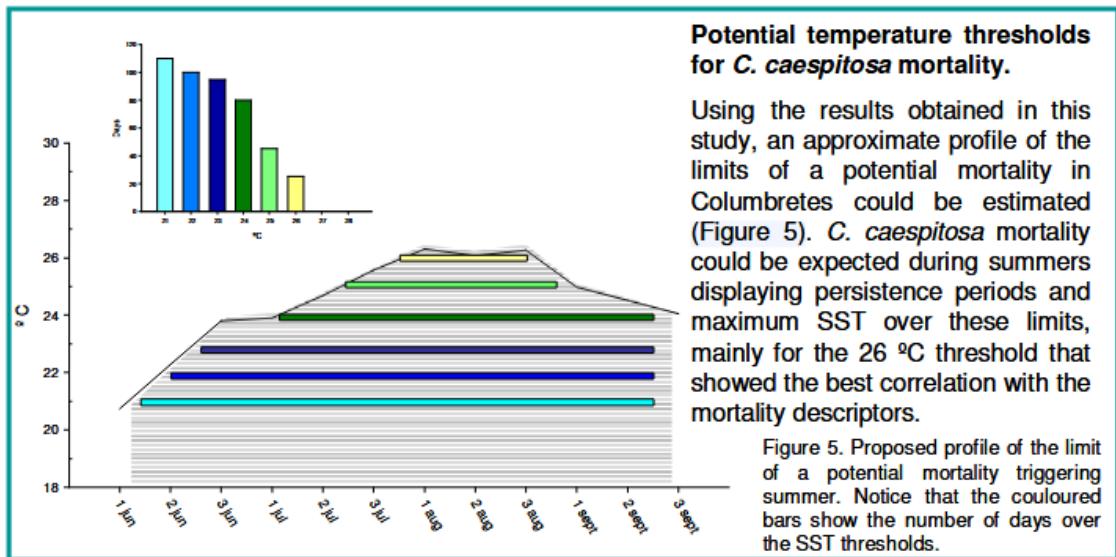


Figure 54 : Potentiels seuils de mortalité de *C. caespitosa* (Kersting, 2009)

- *Cladocora caespitosa* exposé à une température de 32°C mais seulement 48h résiste plutôt bien, sans réduction de protéine, sans perte de zooxanthelles, ou d'efficacité photosynthétique mais seulement avec un léger blanchiment dû à une perte de chlorophylle a et c2. Revenus à une température normale, les coraux reprennent leurs niveaux physiologiques normaux (Rodolfo-Metalpa et al., 2006).
- Au bout de 9 jours dans une eau à 30°C, les polypes sont d'abord expulsés, puis meurent 3 jours plus tard (Kružić, 2007b, 2007a).
- Les colonies vivantes dans un environnement riche en nutriments (10-20 µM azote, 0.4 µM phosphore) résistent mieux à une augmentation de température (Hadjioannou et al., 2019). Cette expérience en laboratoire se vérifie également avec des suivis à long terme in situ (Quintano, Linares, et al., 2025).
- 20 ans de suivi d'un banc de *C. caespitosa* dans le lac Veliko Jezero, sur l'île de Mljet, au sein du parc national de Mljet, l'une des plus anciennes aires marines protégées de Méditerranée sont présentés dans (Kružić et al., 2025). Cette étude indique que les nécroses sont probablement déclenchées par des hausses de température de longue durée, alors que le blanchiment succéderait plutôt à de brusques hausses sévères de la température de l'eau. Les colonies nécrosées suite à des vagues de chaleur sont mortes et n'ont pas démontré de reprise.

Sans être nécessairement mortelle, les vagues de chaleur sont des stress physiologiques qui laissent des anomalies de croissance sur les corallites (Fig. 55).



Figure 55 : Images radiographiques positives de corallites de *Cladocora caespitosa* montrant une variété d'anomalies de croissance avec leur année correspondante. (Vergotti et al., 2025).

Kersting propose deux équations pour reconstruire les températures de l'eau à partir des valeurs de  $\delta^{18}\text{O}$  dans les corallites (Fig. 56). Les équations d'étalonnage température- $\delta^{18}\text{O}$  ainsi établies font des squelettes de *C. caespitosa* des archives essentielles pour la reconstitution du réchauffement anthropique et de ses effets écologiques en Méditerranée (Kersting et al., 2025).

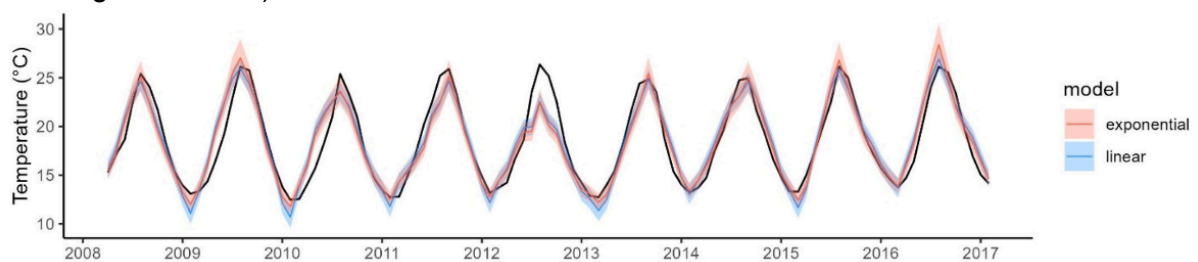


Figure 56 : Températures reconstituées à partir des équations d'étalonnage linéaire et exponentielle de cette étude (Éqs. 1 et 2) pour l'enregistrement composite  $\delta^{18}\text{O}$  du corail. La température de l'eau *in situ* à 15 m est représentée par la ligne noire, tandis que les modèles exponentiel et linéaire sont représentés respectivement en rouge et en bleu. Les zones ombrées indiquent les intervalles de confiance à 95 % du test t de Student (Kersting et al., 2025).

### 5.2.2. Acidification de l'Océan

L'océan absorbe environ  $\frac{1}{4}$  du  $\text{CO}_2$  émis dans l'atmosphère terrestre. Lorsque l'océan absorbe du  $\text{CO}_2$ , cela perturbe l'équilibre des carbonates par la production d'ions hydrogène et bicarbonate, associée à une diminution des ions carbonate et de l'état de saturation de l'aragonite. Les organismes calcifiants tels que les coraux peuvent être fortement affectés par l'acidification des océans en raison de leur dépendance au carbonate pour leur squelette aragonitique et de la demande énergétique accrue liée à la calcification à faible pH. On a toutefois découvert des colonies de *C. caespitosa* vivant près de cheminées volcaniques

sous-marins rejetant du CO<sub>2</sub> (Ischia, Italy). Leur croissance malgré un pH plus bas (7.91 vs 8.07) montre une capacité d'adaptation. Des échantillons de ces colonies ont été étudiés en laboratoire avec une eau à un pH de 7.70. Les *C. caespitosa* n'ont présenté aucune modification de leurs taux nets de calcification, de respiration et de photosynthèse, quel que soit leur historique environnemental et de leur stratégie trophique. Cela indique que *C. caespitosa* pourrait tolérer l'acidification future des océans pendant au moins six mois (Carbonne, 2021; Carbonne et al., 2021).

Une étude a démontré que ces coraux étaient capables de maintenir leur capacité hétérotrophe en réponse à un pH faible (7.72). Le maintien de l'hétérotrophie a probablement contribué à des réserves énergétiques similaires dans les conditions actuelles et à faible pH, car jusqu'à 40 % des lipides chez les coraux sains sont synthétisés à partir de carbone d'origine hétérotrophe. *C. caespitosa*, prélevé au niveau des événements de CO<sub>2</sub>, a également augmenté sa photosynthèse à faible pH, très probablement en raison de l'enrichissement en CO<sub>2</sub> pour la photosynthèse, fournissant ainsi du carbone fixé supplémentaire aux coraux, qui aurait pu être alloué à la synthèse des lipides, à l'accumulation de biomasse et/ou à la calcification (Hulver et al., 2024).

Le taux de calcification de *C. caespitosa* plongés dans un pH de 7.83 pendant 3 mois chute d'environ 35% sans impact visuel sur la structure squelettique (Fig. 57 et 58)(Movilla et al., 2012).

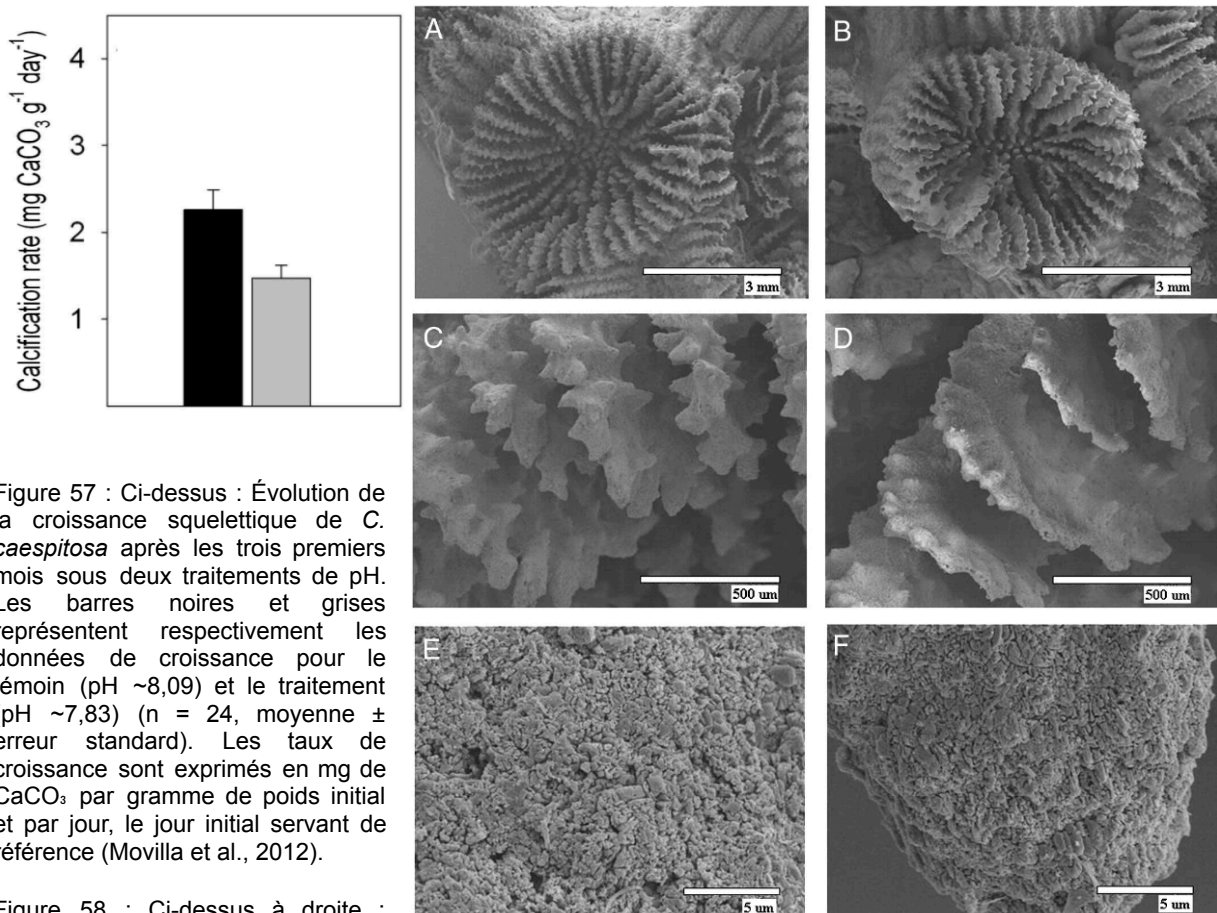


Figure 57 : Ci-dessus : Évolution de la croissance squelettique de *C. caespitosa* après les trois premiers mois sous deux traitements de pH. Les barres noires et grises représentent respectivement les données de croissance pour le témoin (pH ~8,09) et le traitement (pH ~7,83) (n = 24, moyenne ± erreur standard). Les taux de croissance sont exprimés en mg de CaCO<sub>3</sub> par gramme de poids initial et par jour, le jour initial servant de référence (Movilla et al., 2012).

Figure 58 : Ci-dessus à droite : Exemples d'images de microscopie électronique à balayage (MEB) de polypes de *C. caespitosa* à la fin de l'expérience, exposés à des conditions témoins (A, C, E) et acidifiées (B, D, F). Vue distale du polype (A, B, échelle : 3 mm) ; morphologie du bord septal distal (C, D, échelle : 500 μm) et épine du flanc septal (E, F, échelle : 5 μm) (Movilla et al., 2012).

Le pH a très probablement un impact relativement faible sur l'écologie microbienne et la photophysologie des coraux (Fig. 59). Une concentration protéique plus élevée par polype a été observée pour un pH plus bas.

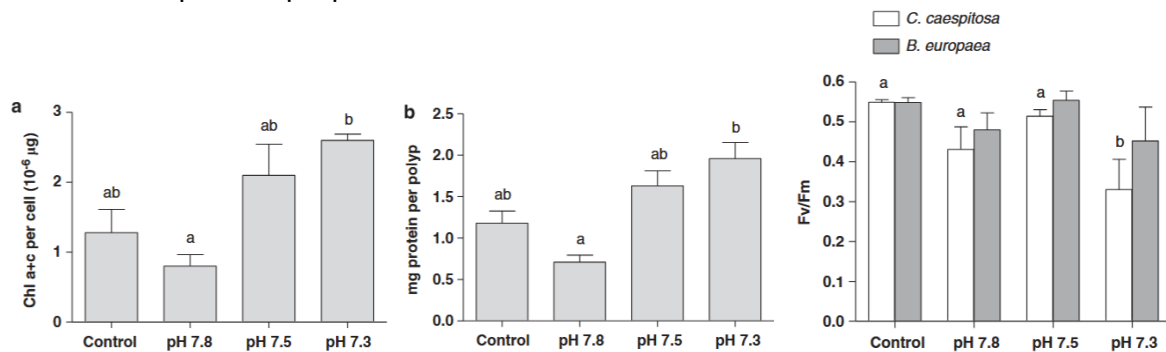


Figure 59 : Gauche : Teneurs en chlorophylle (a) et concentrations protéiques (b) chez *C. caespitosa* exposée à un gradient de pH naturel. La concentration protéique a été calculée par polype, tandis que la concentration en chlorophylle a été calculée par cellule de symbiodinium; Droite : Valeurs maximales Fv/Fm adaptées à l'obscurité pour *C. caespitosa* (blanc) et *B. europaea* (gris) exposées à un gradient de pH naturel. Des lettres différentes indiquent des différences significatives ( $p < 0,05$ ). À noter que seule une différence significative a été observée chez *C. caespitosa* (Meron et al., 2012).

Cela peut indiquer un tissu plus épais, qui peut servir de barrière entre les environnements externe et interne, permettant la calcification malgré des conditions d'eau plus acides et protégeant les dinoflagellés symbiotiques dans le gastroderme. (Meron et al., 2012).

Contrairement aux attentes, *C. caespitosa* est capable d'ajuster son pH interne sur une large plage, mais de façon proportionnelle aux variations de pH externes. De plus, contrairement aux foraminifères calcitiques, sa composition en bore et calcium est principalement déterminée par la température ambiante plutôt que par le pH de l'eau de mer (Trotter et al., 2011).

Soumis à une pression partielle élevée en CO<sub>2</sub>, les *Cladocora caespitosa* ne présentent pas de changements importants au niveau des paramètres physiologiques tels que la photosynthèse, l'efficacité photosynthétique et la calcification (Rodolfo-Metalpa et al., 2010).

### 5.2.3. Compétition avec les algues?

Une étude expérimentale a montré que la présence d'algues invasives gazonnantes (*Womersleyella setacea*) pouvait agir en synergie avec le réchauffement climatique et accroître le taux de mortalité de cette espèce (Kersting et al., 2015).

La présence de l'algue invasive *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* a été signalée dans le parc national de Mjlet (Kružić et al., 2008b, 2012), aux îles Columbretes (Kersting, Ballesteros, et al., 2013) et dans la région de Dardanos (B. Özalp, communication personnelle, 2013). La propagation de cette algue invasive sur les populations coralliennes les plus importantes est préoccupante. Dans le cas de la population des îles Columbretes, une autre espèce d'algue invasive, *Lophocladia lallemandii*, a également été observée (Fig. 60).

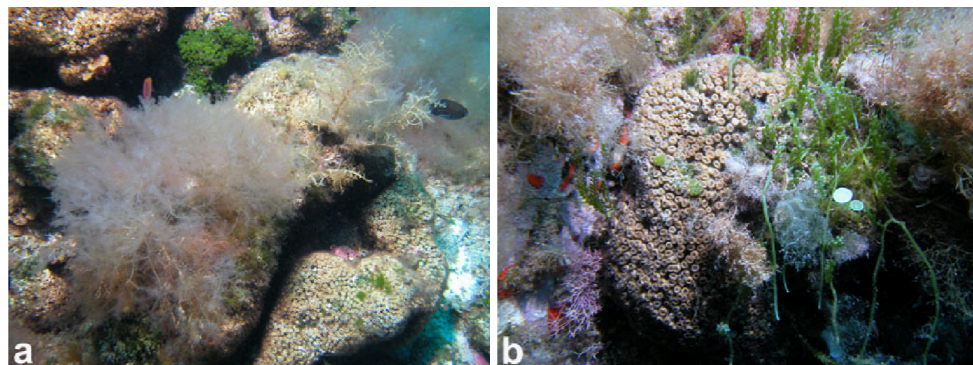


Figure 60 : Présence de *Lophocladia lallemandii* (a) et *Caulerpa racemosa* var. *cylindracea* (b) sur des colonies de *Cladocora caespitosa* (Kersting, Ballesteros, et al., 2013).

Aucun effet létal des invasions de *C. cylindracea* et *L. lallemandi* n'a été détecté dans la population de cette espèce des îles Columbretes, les colonies adultes parvenant à concurrencer efficacement les algues. Cependant, des effets sublétaux de l'invasion algale sur d'autres stades du cycle de vie de cette espèce, tels que le recrutement et la survie des juvéniles, ne peuvent être négligés (Kersting et al., 2014).

L'algue invasive *C. cylindracea* est également présente dans certaines zones de la région de *C. caespitosa*, où les populations ont été fortement impactées. Cette algue se rencontre à des profondeurs faibles, jusqu'à 18 m. Dans cette zone, il arrive que des colonies précédemment affectées par la nécrose induite par le réchauffement soient entièrement recouvertes d'algues. Une étude plus approfondie est menée sur ce site afin de distinguer les dommages potentiels causés par l'augmentation de la température de l'eau de mer de ceux causés par la couverture algale des colonies (B. Özalp, comm. pers., 2013). Les efflorescences d'agrégats mucilagineux benthiques, composés de différentes espèces d'algues et de matière organique, provoquent une nécrose et une réduction de la densité et du recouvrement des colonies chez cette espèce, et pourraient constituer une menace supplémentaire sérieuse (De Biasi et al., 2021).

A l'inverse *Cladocora caespitosa* semble ne pas souffrir voire même bénéficier de son association avec certaines algues. Une étude décrit un assemblage entre *C. caespitosa* espèces de *Cystoseira s.l.* comme un nouvel habitat où les colonies de *C. caespitosa* atteindraient une couverture de 34% alors que les densités de *Cystoseira* seraient jusqu'à dix fois supérieures à d'autres sites, avec 206 individus m<sup>-2</sup> (Pons-Fita et al., 2020, 2021). Ce nouvel habitat rassemblant deux espèces vulnérables et faisant partie de la liste rouge de l'IUCN mériterait un suivi particulier.

Dans la zone Natura 2000 de Punta de la Mona (Andalousie), la couverture de la communauté d'épibiontes étudiée entre 2018 et 2021 sur la population de *C. caespitosa* pouvait atteindre jusqu'à 50%. Néanmoins les colonies de *Cladocora caespitosa* semblent s'en accommoder et ont continué leur croissance. La présence, même significative, d'individus tels que *Halopteris scoparia*, *Asparagopsis taxiformis*, *Valonia macrophysa*, *Dictyota dichotoma*, *Lithophyllum spp.* n'ont pas l'air d'avoir d'effet néfaste sur cette population (Salas et al., 2024).

#### 5.2.4. Pêche et aquaculture

Le chalutage et le dragage sont probablement des activités qui affectent significativement les organismes bioconstructeurs marins, y compris *C. caespitosa*, entraînant des dommages physiques aux colonies de coraux et la destruction de leur habitat (Del Mar Otero et al., 2017). La pêche loisir à la ligne, comme dans le détroit des Dardanelles, provoque des impacts localisés du fait des ancres des bateaux et des lignes abandonnées.

Des pêches expérimentales, au filet maillant, sur deux saisons ont démontré la présence de colonies de *C. caespitosa* dans 60% des remontées de filets (Ganias et al., 2023, 2025).

Les nutriments provenant d'aquaculture de thon augmentent la densité de phytoplancton, ce qui réduit la luminosité. Par ailleurs, cela favorise la prolifération d'algues qui peuvent recouvrir les colonies de *C. caespitosa* provoquant leur blanchiment puis leur mort (Kružić & Požar-Domac, 2007).

#### 5.2.5. Pollution

Les roches phosphatées sont traitées à l'acide sulfurique pour produire de l'acide phosphorique. Cette réaction génère une grande quantité de phosphogypse. Ce déchet rejeté dans la mer à proximité de l'usine de traitement du phosphate de Gabès contient plusieurs polluants, notamment des métaux lourds, du phosphore, du fluor, des hydrocarbures et des matières organiques. En datant les squelettes de coraux morts, il apparaît très probable que cette pollution ait provoqué l'extinction de *C. caespitosa* dans un rayon d'environ 20 km autour de la zone de rejet des déchets (El Kateb et al., 2016).

Parmi les polluants déversés dans l’océan on trouve bien évidemment les plastiques ainsi que leurs additifs, les esters de l’acide phtalique (PAE) et une catégorie émergente, les ingrédients pharmaceutiques actifs (IPA). PAE et IPA se diffusent dans l’eau mais leurs effets sur les milieux marins sont peu étudiés. Lors d’une étude sur ces polluants, tous les échantillons de *C. caespitosa* analysés se sont révélés contaminés par des PAE, des IPA ou, dans la plupart des cas, par les deux. Les données disponibles suggèrent qu’une exposition prolongée à de faibles concentrations de substances actives peut entraîner des effets sublétaux sur les organismes marins, des éponges les plus simples aux vertébrés les plus complexes, se traduisant par des modifications du comportement, de la reproduction, une féminisation, une réduction de l’alimentation et du poids corporel. Les PAE pourraient nuire aux processus énergétiques, à la croissance et à la santé des colonies de *C. caespitosa*, entraînant des modifications de leurs performances photosynthétiques, de leur symbiose avec les zooxanthelles, un blanchiment des tissus et une nécrose (Gobbato et al., 2024).

### 5.2.6. Incendies de forêt

Les résultats d’une étude concernant l’activité des enzymes antioxydantes suggèrent que l’augmentation des concentrations de cendres d’incendies de forêt pourrait induire un stress oxydatif accru que les mécanismes antioxydants cellulaires de *C. caespitosa* ne peuvent pas gérer efficacement (Montalbetti et al., 2026).

### 5.2.7. Le gastéropode *Coralliophila meyendorffii*

Le gastéropode *Coralliophila meyendorffii* est un prédateur bien connu du corail *Cladocora caespitosa*, en particulier dans l’est de la mer Adriatique, où les proliférations de populations peuvent réduire considérablement la couverture corallienne. Les spécimens de *C. meyendorffii* se nourrissent exclusivement de tissus coralliens vivants, les dépouillant de leur squelette de carbonate de calcium (Kružić et al., 2013).

## 5.3. RESTAURATION

### 5.3.1. Micro Fragmentation et nurserie

Les techniques de culture ont été largement développées sur des coraux tropicaux. Les *Cladocora caespitosa* semblent tellement similaires à ses cousins tropicaux qu’il est possible de bénéficier de ces expériences (Fig. 61).

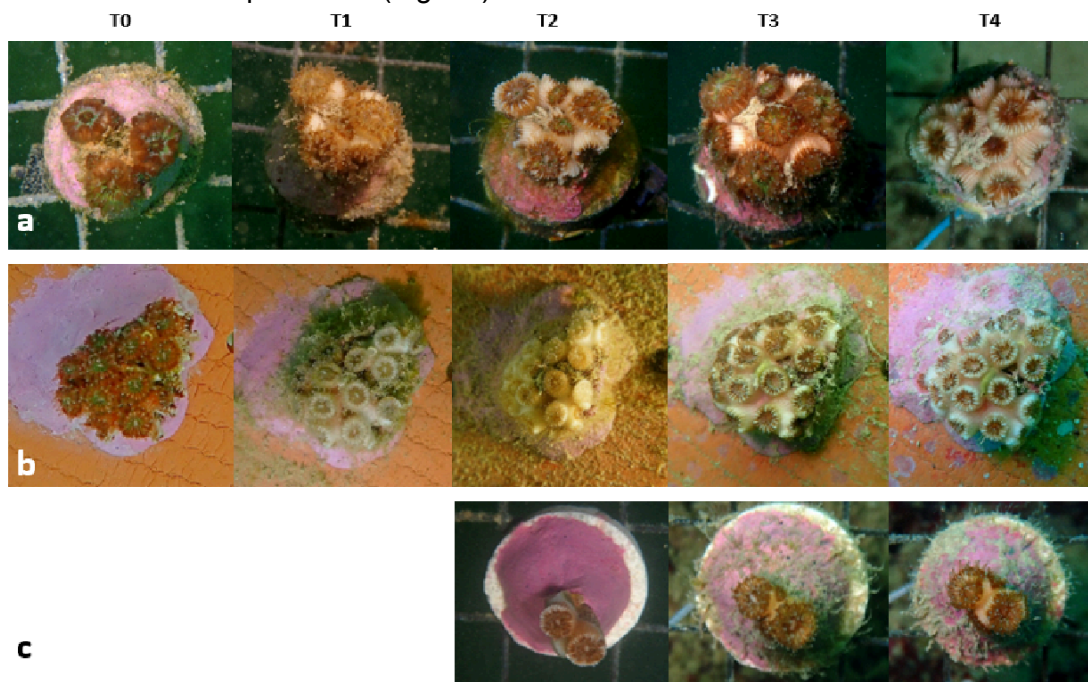


Figure 61 : Analyse chronologique illustrant la croissance des microfragments de *C. caespitosa* issus des colonies des rangées a) « Tremiti 1 », b) « Conero » et c) « Tremiti 2 » durant toute la durée de l'expérimentation. Remarque : les images ont été acquises après stimulation de la rétraction des polypes afin de permettre un examen optimal (Cardinale & Danovaro, 2024).

Les manipulations dues au “bouturage” n’ont causé aucune perte. Seule une vague de chaleur après la ré-introduction en milieu naturel des séries “Tremiti 1” et “Conero” a déclenché un blanchiment massif des fragments de la série “Conero”, ceux de la série “Tremiti” provenant d’eaux plus chaudes n’étant pas impactés. 20% des colonies affectées n’ont pas survécu.

La micro-fragmentation a également un effet sur la reproduction asexuée avec une émergence de bourgeons immédiatement après la fragmentation. Les fréquences de bourgeonnement des micro-fragments de plus petite taille (classe 1, 1 à 2 polypes) se sont avérées significativement plus élevées que celles de la classe de plus grande taille (classe 3, 5 à 9 polypes) (Cardinale & Danovaro, 2024, 2025).

### 5.3.2. Adaptation

La mémoire du stress constitue une réponse écologique et évolutive essentielle pour les organismes sessiles face aux changements environnementaux, mais l’ubiquité de ce phénomène chez les coraux et dans leurs habitats reste inconnue. Des colonies du corail méditerranéen *Cladocora caespitosa* ont été exposées à deux profils thermiques de courte durée (Fig. 62) et le niveau de méthylation de l’ADN à l’échelle du génome a été quantifié avant un test de stress réalisé 75 jours plus tard.

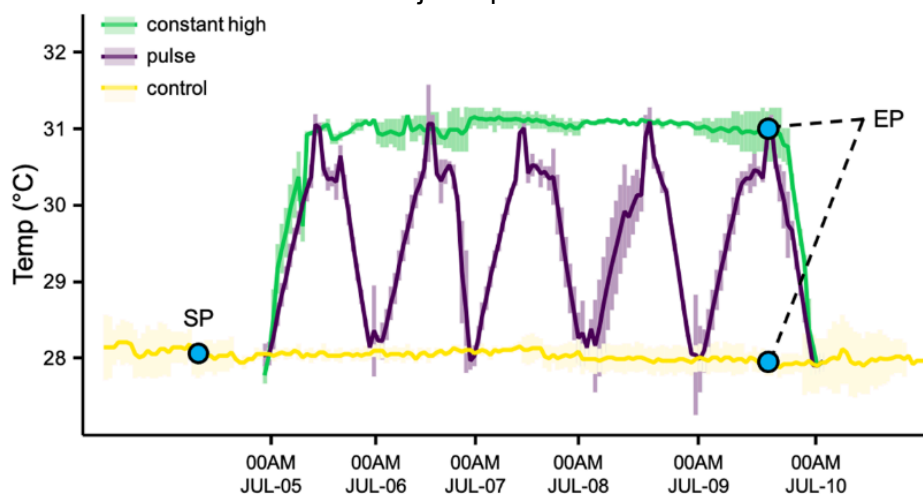


Figure 62 : Profils thermiques à court terme sur cinq jours, comprenant un profil témoin à température ambiante et deux profils à haute température présentant des caractéristiques différentes, chaleur pulsée et chaleur constante (Bisanti et al., 2025).

Les résultats montrent qu’un effet protecteur peut être induit par les profils thermiques de courte durée, améliorant significativement la tolérance immunitaire et la résistance au blanchiment. Nous avons observé une corrélation significative entre les niveaux de méthylation génomique et le stress thermique cumulé chez les coraux, suggérant une dynamique de régulation épigénétique de la tolérance des coraux tempérés en réponse au changement climatique. Ces résultats apportent un nouvel éclairage sur les mécanismes de la mémoire du stress chez les coraux méditerranéens et confirment le rôle de la méthylation de l’ADN dans la complexité sous-jacente des mécanismes de plasticité (Bisanti et al., 2025). Même s’il paraît logistiquement difficile à mettre en place et éthiquement questionnable, le

pré-conditionnement thermique pourrait-il permettre aux colonies de supporter des vagues de chaleur particulièrement rudes annoncées au préalable?

### 5.3.3. Transplantation de colonies

34 colonies ont été transplantées et suivies enfant 4 ans. Si le taux de survie était de 82.4% au bout de 19 mois, il chute à 55.9% au bout des 4 ans, peut-être à cause des très hautes températures (~29°C!) enregistrées l'été 2022. En parallèle, des fragments de différentes tailles ont été placés dans différents environnements pour étudier l'effet de la lumière et de la température sur leur croissance (Fig. 63) (Roveta et al., 2023). Cette étude confirme la possibilité de faire croître des fragments par bourgeonnement en aquarium.

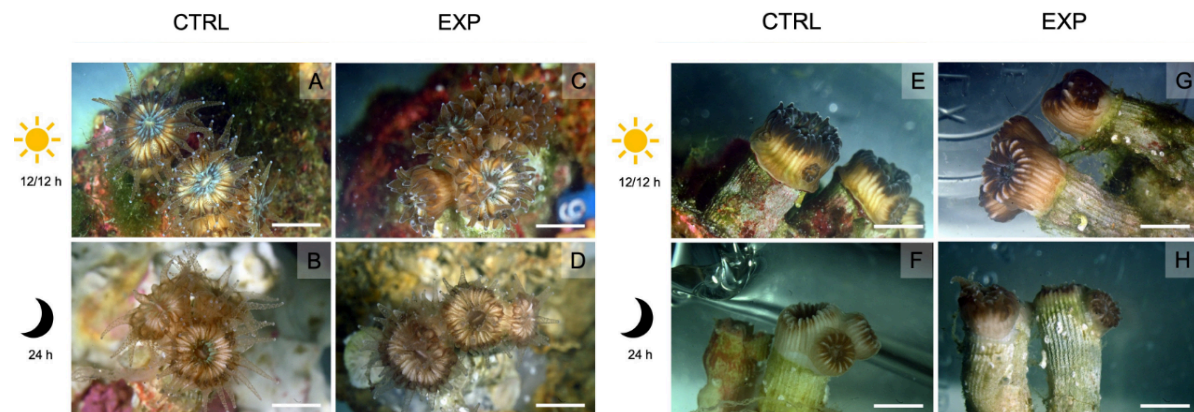


Figure 63 : Photographies de fragments de *Cladocora caespitosa* exposés à une température témoin (CTRL, 18°C) et à un stress thermique (EXP, 28,5°C). Vue de dessus de corallites témoins maintenus à la lumière (A) et à l'obscurité (B), présentant des polypes et des tentacules développés ; et de corallites expérimentaux maintenus à la lumière (C) et à l'obscurité (D), avec des tentacules plus courts et des polypes moins développés. Vue latérale de corallites témoins maintenus à la lumière (E) et à l'obscurité (F), montrant respectivement des tissus intacts et rétractés ; et de corallites expérimentaux maintenus à la lumière (G) et à l'obscurité (H), présentant une nette réduction de la couverture tissulaire. Une coloration pâle caractérise tous les fragments maintenus à l'obscurité. Échelle : 2 cm (Roveta et al., 2023).

## 6. CONCLUSION

Endémique de Méditerranée, colonial et abritant des zooxanthelles symbiotiques, *Cladocora caespitosa* est le seul corail constructeur de biohermes importants de la région. C'est également un habitat pour bon nombre d'organismes. Sa plasticité physiologique permet à l'espèce de s'installer et de vivre dans diverses conditions environnementales (profondeur, luminosité, température de l'eau, pH, courant, turbidité) et sous des formes variées (encroûtant, nodule libre, hémisphérique, lits de colonies ou bancs étendus). *C. caespitosa* reste néanmoins sensible aux variations, notamment aux vagues de chaleur lorsqu'elles sont brusques, extrêmes ou de longues durée. Sa reproduction sexuée est assez mal connue et peu observée même dans les zones de grande concentration. La reproduction asexuée par bourgeonnement ou par fragmentation naturelle reste son mode d'expansion principal mais peine à compenser la mortalité causée par un fréquence accrue des événements climatiques extrêmes. Cela explique son classement dans la liste rouge de l'IUCN ainsi que son statut d'espèce protégée en France. Pour sa préservation il nous faut:

- acquérir des connaissances sur ses processus biologiques à plusieurs niveaux (polype, colonie, bancs, espèces associées, écosystème)
- répertorier les colonies existantes et étudier la connectivité entre les colonies éparses.
- contrôler les activités dans les zones où il est présent pour assurer son intégrité
- étudier les mesures de protection contre les pressions qui le menacent et les mesures de restauration dans les zones où son état s'est dégradé

## 7. RÉFÉRENCES

- Abel, E. F. (1959). Zur Kenntnis der marinen Höhlenfauna unter besonderer Berücksichtigung der Anthozoen. *Pubblicazioni della Stazione Zoologica di Napoli*, 30, 1-94.
- Addamo, A., Modrell, M., Taviani, M., & Machordom, A. (2024). Unravelling the relationships among *Madrepora* Linnaeus, 1758, *Oculina* Lamark, 1816 and *Cladocora* Ehrenberg, 1834 (Cnidaria : Anthozoa : Scleractinia). *Invertebrate Systematics*, 38(Journal Article). <https://doi.org/10.1071/is23027>
- Aguirre, J., & Jiménez, A. P. (1998). Fossil analogues of present-day *Cladocora caespitosa* coral banks: Sedimentary setting, dwelling community, and taphonomy (Late Pliocene, W Mediterranean). *Coral Reefs*, 17(3), 203-213. <https://doi.org/10.1007/s003380050119>
- Aguirre Rodríguez, J. (1995). *TAPHONOMIE ET ÉVOLUTION SÉDIMENTAIRE DU PLIOCÈNE MARIN SUR LA CÔTE SUD DE L'ESPAGNE, ENTRE CADIX ET ALMERIA* [Granada]. <http://hdl.handle.net/10481/28779>
- Ankon, P., Burić, V., Đikić, D., Gračan, R., Landeka Jurčević, I., Beljan, S., & Kružić, P. (2025). Effects of heat stress on Mediterranean endemic and endangered reef-building coral *Cladocora caespitosa*: Study on physiological and histological markers. *Hydrobiologia*, 852(17), 4279-4296. <https://doi.org/10.1007/s10750-025-05806-4>
- Antoniadou, C., Pantelidou, M., Skoularikou, M., & Chintiroglou, C. C. (2023). Mass Mortality of Shallow-Water Temperate Corals in Marine Protected Areas of the North Aegean Sea (Eastern Mediterranean). *Hydrobiologia*, 2(2), 311-325. <https://doi.org/10.3390/hydrobiology2020020>
- Arrêté du 8 juillet 2025 fixant la liste des invertébrés de la faune marine protégés sur l'ensemble du territoire national et les modalités de leur protection (2025).
- Arrigoni, R., Desiderà, E., Bava, S., Morri, C., Bianchi, C. N., & Guidetti, P. (2025). A peculiar coral formation in the Mediterranean Sea, and its associated biota. *Ecology*, 106(6), e70097. <https://doi.org/10.1002/ecy.70097>
- Arrigoni, R., Terraneo, T. I., Bava, S., Barreca, F., Bocanegra-Castaño, C., Ghigliotti, L., Montano, S., Gandolfi, I., Ghizzi, I., & Benzoni, F. (2026). Molecular diversity of Symbiodiniaceae in

- temperate scleractinian corals from the Ligurian Sea (NW Mediterranean Sea). *Symbiosis*.  
<https://doi.org/10.1007/s13199-026-01121-1>
- Augier, H. (1982). *Inventory and classification of marine benthic biocenoses of the Mediterranean*. Council of Europe; Manhattan Pub. Co., distributor].  
<https://catalog.hathitrust.org/Record/101901352>
- Azzola, A., Bianchi, C. N., Morri, C., Oprandi, A., Peirano, A., & Montefalcone, M. (2022). Population structure change in a temperate reef coral after a quarter of century. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 270, 107851. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107851>
- Barraud, T., & Öztürk, B. (2022). Macroinfaunal invertebrates associated to *Cladocora caespitosa* (Cnidaria: Anthozoa) in Gökçeada (northern Aegean Sea). *J. Black Sea/Mediterranean Environment*, 28(1), 17-62.
- Bernasconi, M. P., Corselli, C., & Carobene, L. (1997). *A bank of the scleractinian coral Cladocora caespitosa in the Pleistocene of the Crati valley (Calabria, Southern Italy): Growth versus environmental conditions*.
- Bisanti, L., Cammarata, M., Corte, C. L., Bertini, F., Staropoli, M., Marcianò, L. T., Calabrisotto, L. S., Parrinello, D., Parisi, M. G., Catania, V., Chemello, R., & Dara, M. (2026). In-situ response to injury shows the short-term impacts of elevated temperatures on two mediterranean corals, *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767) and *Balanophyllia Europaea* (Risso, 1827). *Marine Biology*, 173(1), 4. <https://doi.org/10.1007/s00227-025-04754-w>
- Bisanti, L., La Corte, C., Dara, M., Bertini, F., Rizzuto, G., Valenti, R., Naselli, F., Parrinello, D., Parisi, M. G., Tomasello, A., Caradonna, F., Chemello, R., & Cammarata, M. (2025). Stress memory and epigenome variations: Insights into the thermal tolerance potential of *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767), a Mediterranean hermatypic coral. *Frontiers in Marine Science*, 12, 1579913. <https://doi.org/10.3389/fmars.2025.1579913>
- Bo, M., Numa, C., Del Mar Otero, M., Orejas, C., Garrabou, J., Cerrano, C., Kružić, P., Antoniadou, C., Aguilar, R., Kipson, S., Linares, C., Terrón-Sigler, A., Brossard, J., Kersting, D., Casado-Amezúa, P., García, S., Goffredo, S., Ocaña, O., Caroselli, E., ... Özalp, B. (2017). *Overview of the conservation status of Mediterranean anthozoa*. IUCN International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.RA.2.en>

- Carbonne, C. (2021). *Role of environmental variability on the response of Mediterranean corals to global change*. Sorbonne Université.
- Carbonne, C., Comeau, S., Plichon, K., Schaub, S., Gattuso, J.-P., & Teixidó, N. (2024). Response of two temperate scleractinian corals to projected ocean warming and marine heatwaves. *Royal Society Open Science*, *11*(3), 231683. <https://doi.org/10.1098/rsos.231683>
- Carbonne, C., Teixidó, N., Moore, B., Mirasole, A., Gutierrez, T., Gattuso, J.-P., & Comeau, S. (2021). Two temperate corals are tolerant to low pH regardless of previous exposure to natural CO<sub>2</sub> vents. *Limnology and Oceanography*, *66*(11), 4046-4061. <https://doi.org/10.1002/lno.11942>
- Cardinale, P., & Danovaro, R. (2024). *Restoration of the endemic hermatypic coral Cladocora caespitosa in the Mediterranean Sea: Coral gardening based on micro-fragmentation*. <https://doi.org/10.21203/rs.3.rs-4436472/v1>
- Cardinale, P., & Danovaro, R. (2025). Restoration of the endemic hermatypic coral *Cladocora caespitosa* in the Mediterranean Sea: Micro-fragmentation and nursery rearing. *Frontiers in Environmental Science*, *13*, 1605099. <https://doi.org/10.3389/fenvs.2025.1605099>
- Casado-Amezúa, P., García-Jiménez, R., Kersting, D. K., Templado, J., Coffroth, M. A., Merino, P., Acevedo, I., & Machordom, A. (2011). Development of Microsatellite Markers as a Molecular Tool for Conservation Studies of the Mediterranean Reef Builder Coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia). *Journal of Heredity*, *102*(5), 622-626. <https://doi.org/10.1093/jhered/esr070>
- Casado-Amezúa, P., Kersting, D. K., Linares, C., Bo, M., Caroselli, E., Garrabou, J., Cerrano, C., Özalp, B., & Terrón-Sigler, A. (2014). IUCN Red List of Threatened Species: *Cladocora caespitosa*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Casado-Amezúa, P., Machordom, A., Bernardo, J., & González-Wangüemert, M. (2014). New insights into the genetic diversity of zooxanthellae in Mediterranean anthozoans. *Symbiosis*, *63*(1), 41-46. <https://doi.org/10.1007/s13199-014-0286-y>
- Castagnetti, C., Rossi, P., Righi, S., Cattini, S., Simonini, R., Rovati, L., & Capra, A. (2024). Potentialities of the combined use of underwater fluorescence imagery and photogrammetry for the detection of fine-scale changes in marine bioconstructors. *Frontiers in Marine Science*, *10*. <https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1305807>

- Chefaoui, R. M., Casado-Amezúa, P., & Templado, J. (2017). Environmental drivers of distribution and reef development of the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*. *Coral Reefs*, *36*(4), 1195-1209. <https://doi.org/10.1007/s00338-017-1611-8>
- Chimienti, G., Tursi, A., Logrieco, A., Notarangelo, S., & Mastrototaro, F. (2025). Corallith bed of the endangered coral *Cladocora caespitosa* in the South Adriatic Sea. *Scientific Reports*, *15*(1), 16690. <https://doi.org/10.1038/s41598-025-01554-6>
- Chintiroglou, C. C. (1996). Feeding Guilds of Polychaetes Associated with *Cladocora Caespitosa* (l.) (anthozoa, Cnidaria) in the North Aegean Sea. *Israel Journal of Zoology*, *42*(3), 261-274. <https://doi.org/10.1080/00212210.1996.10688847>
- Cuif, J.-P., & Dauphin, Y. (2005). The two-step mode of growth in the scleractinian coral skeletons from the micrometre to the overall scale. *Journal of Structural Biology*, *150*(3), 319-331. <https://doi.org/10.1016/j.jsb.2005.03.004>
- Cuif, J.-P., Lecointre, G., Perrin, C., Tillier, A., & Tillier, S. (2003). Patterns of septal biomineralization in Scleractinia compared with their 28S rRNA phylogeny : A dual approach for a new taxonomic framework. *Zoologica Scripta*, *32*(5), 459-473. <https://doi.org/10.1046/j.1463-6409.2003.00133.x>
- Del Mar Otero, M., Numa, C., Bo, M., Orejas, C., Garrabou, J., Cerrano, C., Kružić, P., Antoniadou, C., Aguilar, R., Kipson, S., Linares, C., Terrón-Sigler, A., Brossard, J., Kersting, D., Casado-Amezúa, P., García, S., Goffredo, S., Ocaña, O., Caroselli, E., ... Özalp, B. (2017). *Overview of the conservation status of Mediterranean anthozoa*. IUCN International Union for Conservation of Nature. <https://doi.org/10.2305/IUCN.CH.2017.RA.2.en>
- Dellisanti, W., Zhang, Q., Bollati, E., Seveso, D., Ferrier-Pagès, C., Younis, C., Camp, E. F., & Kühl, M. (2026). Interactive effects of warming and iron supplementation on O<sub>2</sub> dynamics, trace metal content, and microbial diversity within different compartments of two Mediterranean corals. *Biology Open*, *15*(1), bio062357. <https://doi.org/10.1242/bio.062357>
- Dellisanti, W., Zhang, Q., Ferrier-Pagès, C., & Kühl, M. (2024). *Contrasting effects of increasing dissolved iron on photosynthesis and O<sub>2</sub> availability in the gastric cavity of two Mediterranean corals*. <https://doi.org/10.7717/peerj.17259>

- El Kateb, A., Stalder, C., Neururer, C., Pisapia, C., & Spezzaferri, S. (2016). Correlation between pollution and decline of Scleractinian *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1758) in the Gulf of Gabes. *Heliyon*, 2(11), e00195. <https://doi.org/10.1016/j.heliyon.2016.e00195>
- Ferrier-Pagès, C., Gevaert, F., Reynaud, S., Beraud, E., Menu, D., Janquin, M.-A., Cocito, S., & Peirano, A. (2013). In situ assessment of the daily primary production of the temperate symbiotic coral *Cladocora caespitosa*. *Limnology and Oceanography*, 58(4), 1409-1418. <https://doi.org/10.4319/lo.2013.58.4.1409>
- Ferrier-Pagès, C., Peirano, A., Abbate, M., Cocito, S., Negri, A., Rottier, C., Riera, P., Rodolfo-Metalpa, R., & Reynaud, S. (2011). Summer autotrophy and winter heterotrophy in the temperate symbiotic coral *Cladocora caespitosa*. *Limnology and Oceanography*, 56(4), 1429-1438. <https://doi.org/10.4319/lo.2011.56.4.1429>
- Fowler, G. H. (1885). The Anatomy of the Madreporaria : I. *Journal of Cell Science*, S2-25(100), 577-597. <https://doi.org/10.1242/jcs.s2-25.100.577>
- Galli, G., & Solidoro, C. (2018). ATP Supply May Contribute to Light-Enhanced Calcification in Corals More Than Abiotic Mechanisms. *Frontiers in Marine Science*, 5, 68. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00068>
- Ganias, K., Tachoula, A., Papandreou, S., & Antoniadou, C. (2025). Do static nets pose a threat to the seafloor? Comparing the effects of gillnets and trammel nets on a pillow coral *Cladocora caespitosa* bed. *Marine Biology Research*, 21(4-5), 176-182. <https://doi.org/10.1080/17451000.2025.2510926>
- Ganias, K., Zafeiriadou, A., Garagouni, M., & Antoniadou, C. (2023). High bycatch rate of the coral *Cladocora caespitosa* offsets the low discards ratio in Thermaikos Gulf gillnet fishery. *Mediterranean Marine Science*, 24(2), 203-210. <https://doi.org/10.12681/mms.31197>
- Garrabou, J., Coma, R., Bensoussan, N., Bally, M., Chevaldonné, P., Cigliano, M., Diaz, D., Harmelin, J. G., Gambi, M. C., Kersting, D. K., Ledoux, J. B., Lejeusne, C., Linares, C., Marschal, C., Pérez, T., Ribes, M., Romano, J. C., Serrano, E., Teixido, N., ... Cerrano, C. (2009). Mass mortality in Northwestern Mediterranean rocky benthic communities : Effects of the 2003 heat wave. *Global Change Biology*, 15(5), 1090-1103. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2008.01823.x>

- Gobbato, J., Becchi, A., Bises, C., Siena, F., Lasagni, M., Saliu, F., Galli, P., & Montano, S. (2024). Occurrence of phthalic acid esters (PAEs) and active pharmaceutical ingredients (APIs) in key species of anthozoans in Mediterranean Sea. *Marine Pollution Bulletin*, *200*, 116078. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2024.116078>
- Guresen, S. O., Topcu, N. E., & Ozturk, B. (2015). Distribution and mortality of the Mediterranean Stony Coral (*Cladocora caespitosa* Linnaeus, 1767) around Gokceada Island (Northern Aegean Sea). *CAHIERS DE BIOLOGIE MARINE*, *56*(3), 283-288.
- Hadjioannou, L., Jimenez, C., Rottier, C., Sfenthourakis, S., & Ferrier-Pagès, C. (2019). Response of the temperate scleractinian coral *Cladocora caespitosa* to high temperature and long-term nutrient enrichment. *Scientific Reports*, *9*(1), 14229. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-50716-w>
- Hoeksema, B., & Cairns, S. D. (2023). *WoRMS - World Register of Marine Species—Cladocoridae Milne Edwards & Haime, 1857*. *WoRMS*. <https://www.marinespecies.org/aphia.php?p=taxdetails&id=1579839>
- Hoogenboom, M., Beraud, E., & Ferrier-Pagès, C. (2010). Relationship between symbiont density and photosynthetic carbon acquisition in the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Coral Reefs*, *29*(1), 21-29. <https://doi.org/10.1007/s00338-009-0558-9>
- Hoogenboom, M., Rodolfo-Metalpa, R., & Ferrier-Pagès, C. (2010). Co-variation between autotrophy and heterotrophy in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*. *Journal of Experimental Biology*, *213*(14), 2399-2409. <https://doi.org/10.1242/jeb.040147>
- Hulver, A. M., Carbonne, C., Teixidó, N., Comeau, S., Kemp, D. W., Keister, E. F., Gattuso, J.-P., & Grottoli, A. G. (2024). Elevated heterotrophic capacity as a strategy for Mediterranean corals to cope with low pH at CO<sub>2</sub> vents. *PLOS ONE*, *19*(7), e0306725. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0306725>
- Jiménez, C., Hadjioannou, L., Petrou, A., Nikolaidis, A., Evriviadou, M., & Lange, M. A. (2016). Mortality of the scleractinian coral *Cladocora caespitosa* during a warming event in the Levantine Sea (Cyprus). *Regional Environmental Change*, *16*(7), 1963-1973. <https://doi.org/10.1007/s10113-014-0729-2>

- Kersting. (2009). *Mass mortalities of Cladocora caespitosa in relation to water temperature in the Columbretes Islands (NW Mediterranean)* [ASLO Aquatic Sciences Meeting].
- Kersting. (2013). *Ecology and conservation of the Mediterranean endemic coral Cladocora caespitosa* [These de doctorat]. Universitat de Barcelona.
- Kersting, Ballesteros, E., De Caralt, S., & Linares, C. (2013). Invasive macrophytes in a marine reserve (Columbretes Islands, NW Mediterranean): Spread dynamics and interactions with the endemic scleractinian coral *Cladocora caespitosa*. *Biological Invasions*. <https://doi.org/10.1007/s10530-013-0594-9>
- Kersting, Bensoussan, N., & Linares, C. (2013). Long-Term Responses of the Endemic Reef-Builder *Cladocora caespitosa* to Mediterranean Warming. *PLoS ONE*, 8(8), e70820. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0070820>
- Kersting, Brachert, T. C., D'Olivo, J. P., Linares, C., Reuning, L., Riera, J. L., Spreter, P., Struck, U., Vergotti, M. J., & Zinke, J. (2025). High-resolution coral oxygen and carbon isotope records reveal temperature and autotrophy dynamics in a Mediterranean climate change hotspot. *Limnology and Oceanography*, 70(11), 3261-3276. <https://doi.org/10.1002/lno.70208>
- Kersting, Casado-Amezua, P., & Goffredo, S. (2022). IUCN Red List of Threatened Species : *Cladocora caespitosa*. *IUCN Red List of Threatened Species*. <https://www.iucnredlist.org/en>
- Kersting, Cebrian, E., Casado, C., Teixidó, N., Garrabou, J., & Linares, C. (2015). Experimental evidence of the synergistic effects of warming and invasive algae on a temperate reef-builder coral. *Scientific Reports*, 5(1), 18635. <https://doi.org/10.1038/srep18635>
- Kersting, Cebrian, E., Verdura, J., & Ballesteros, E. (2017). A new *Cladocora caespitosa* population with unique ecological traits. *Mediterranean Marine Science*, 18(1), 38. <https://doi.org/10.12681/mms.1955>
- Kersting, Cefali, M. E., Movilla, J., Vergotti, M. J., & Linares, C. (2023). The endangered coral *Cladocora caespitosa* in the Menorca Biosphere Reserve: Distribution, demographic traits and threats. *Ocean & Coastal Management*, 240, 106626. <https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2023.106626>

- Kersting, D., Casado, C., López-Legentil, S., & Linares, C. (2013). Unexpected patterns in the sexual reproduction of the Mediterranean scleractinian coral *Cladocora caespitosa*. *Marine Ecology Progress Series*, 486, 165-171. <https://doi.org/10.3354/meps10356>
- Kersting, & Linares, C. (2012). *Cladocora caespitosa* bioconstructions in the Columbretes Islands Marine Reserve (Spain, NW Mediterranean): Distribution, size structure and growth. *Marine Ecology*, 33(4), 427-436. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2011.00508.x>
- Kersting, & Linares, C. (2019). Living evidence of a fossil survival strategy raises hope for warming-affected corals. *Science Advances*, 5(10), eaax2950. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aax2950>
- Kersting, Teixidó, N., & Linares, C. (2014). Recruitment and mortality of the temperate coral *Cladocora caespitosa*: Implications for the recovery of endangered populations. *Coral Reefs*, 33(2), 403-407. <https://doi.org/10.1007/s00338-014-1144-3>
- Koukouras, A. (1998). The Macrofaunal Assemblage associated with scleractinian coral *Cladocora caespitosa* in the Aegean sea. *Annales de l'Institut Océanographique*, 74(2), 97-114.
- Krcivoj, S. (2024). *Histomorfometrija i histopatologija kamenog koralja Cladocora caespitosa u Jadranskom moru*. University of Zagreb.
- Kružić, P. (2005). *Ecology of the coral Cladocora caespitosa (Linnaeus, 1767) and its banks in the Adriatic Sea*. University of Zagreb.
- Kružić, P. (2007a). (ANTHOZOA, SCLERACTINIA) IN EXTREME SEA TEMPERATURE CONDITIONS.
- Kružić, P. (2007b). Polyp expulsion of the coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in extreme sea temperature conditions. *Natura Croatia*, 16(3), 211-214.
- Kružić, P., & Benković, L. (2008). Bioconstructional features of the coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in the Adriatic Sea (Croatia). *Marine Ecology*, 29(1), 125-139. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2008.00220.x>
- Kružić, P., Guić, R., Lipej, L., Mavrič, B., Gračan, R., & Ankon, P. (2025). A *Cladocora caespitosa* bank (National Park Mljet, Adriatic Sea) under climate and anthropogenic impacts: A 20-year survey. *Mediterranean Marine Science*, 26(1), 156-174. <https://doi.org/10.12681/mms.37029>

- Kružić, P., Lipej, L., Mavrič, B., & Rodić, P. (2014). Impact of bleaching on the coral *Cladocora caespitosa* in the eastern Adriatic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 509, 193-202. <https://doi.org/10.3354/meps10962>
- Kružić, P., & Požar-Domac, A. (2003). Banks of the coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in the Adriatic Sea. *Coral Reefs*, 22(4), 536-536. <https://doi.org/10.1007/s00338-003-0345-y>
- Kružić, P., & Požar-Domac, A. (2007). Impact of tuna farming on the banks of the coral *Cladocora caespitosa* in the Adriatic Sea. *Coral Reefs*, 26(3), 665-665. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0237-7>
- Kružić, P., Rodić, P., Popijač, A., & Sertić, M. (2016). Impacts of temperature anomalies on mortality of benthic organisms in the Adriatic Sea. *Marine Ecology*, 37(6), 1190-1209. <https://doi.org/10.1111/maec.12293>
- Kružić, P., Sršen, P., & Benković, L. (2012). The impact of seawater temperature on coral growth parameters of the colonial coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in the eastern Adriatic Sea. *Facies*, 58(4), 477-491. <https://doi.org/10.1007/s10347-012-0306-4>
- Kružić, P., Sršen, P., Cetinić, K., & Zavodnik, D. (2013). Coral tissue mortality of the coral *Cladocora caespitosa* caused by gastropod *Coralliophila meyendorffi* in the Mljet National Park (eastern Adriatic Sea). *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 93(8), 2101-2108. <https://doi.org/10.1017/S0025315413000878>
- Kružić, P., Žuljević, A., & Nikolić, V. (2008a). Spawning of the colonial coral *Cladocora caespitosa* (Anthozoa, Scleractinia) in the Southern Adriatic Sea. *Coral Reefs*, 27(2), 337-341. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0334-7>
- Kružić, P., Žuljević, A., & Nikolić, V. (2008b). The highly invasive alga *Caulerpa racemosa* var. *Cylindracea* poses a new threat to the banks of the coral *Cladocora caespitosa* in the Adriatic Sea. *Coral Reefs*, 27(2), 441-441. <https://doi.org/10.1007/s00338-008-0358-7>
- Laborel, J. (1961). *Sur un cas particulier de concrétionnement animal* (Communication Interne Mer Méditerranée 16 (2); p. 429-432). Station Marine d'Endoume. [http://paleopolis.rediris.es/benthos/TaP/Laborel\\_1961.pdf](http://paleopolis.rediris.es/benthos/TaP/Laborel_1961.pdf)

- Laborel, J. (1987). Marine biogenic construction in the Mediterranean. *Report Port-Cros National Park, Marseille*.
- LaJeunesse, T. C. (2020). Zooxanthellae. *Current Biology*, 30(19), R1110-R1113. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.03.058>
- Lajeunesse, T. C., Parkinson, J. E., & Reimer, J. D. (2012). A genetics-based description of *Symbiodinium minutum* sp. Nov. And *S. psugmophilum* sp. Nov. (Dinophyceae), two dinoflagellates symbiotic with cnidaria. *Journal of Phycology*, 48(6), 1380-1391. <https://doi.org/10.1111/j.1529-8817.2012.01217.x>
- Linné, C. von, & Linné, C. von. (1767). *Systema naturae per regna tria naturae: Secundum classes, ordines, genera, species, cum characteribus, differentiis, synonymis, locis: T. 1, part. 2* (Editio decima tertia, ad editionem duodecimam reformatam Holmiensem., p. 1-842). Typis Ioannis Thomae. <https://doi.org/10.5962/bhl.title.37256>
- Lipej, L., Ivajnšič, D., Pitacco, V., Mavrič, B., Trkov, D., & Kružić, P. (2024). The coastal ichthyofauna of the Mediterranean coral reef: The case of Mljet National Park (Croatia, southern Adriatic Sea). *Frontiers in Marine Science*, 11. <https://doi.org/10.3389/fmars.2024.1367382>
- López-Márquez, V., Cushman, S. A., Templado, J., Wan, H. Y., Bothwell, H. M., Kruschel, C., Mačić, V., & Machordom, A. (2019). Seascape genetics and connectivity modelling for an endangered Mediterranean coral in the northern Ionian and Adriatic seas. *Landscape Ecology*, 34(11), 2649-2668. <https://doi.org/10.1007/s10980-019-00911-x>
- López-Márquez, V., Lozano-Martín, C., Hadjioannou, L., Acevedo, I., Templado, J., Jimenez, C., Taviani, M., & Machordom, A. (2021). Asexual reproduction in bad times? The case of *Cladocora caespitosa* in the eastern Mediterranean Sea. *Coral Reefs*, 40(2), 663-677. <https://doi.org/10.1007/s00338-020-02040-3>
- Macic, V., Djordjevic, N., & Petovic, S. (2019). *First monitoring of Cladocora caespitosa (Anthozoa, Scleractinia) in the Boka Kotorska Bay (Montenegro)*. <https://doi.org/10.5281/ZENODO.3274529>
- Macic, V., Kranjc, J., & Kružić, P. (2019). *REEF-LIKE STRUCTURE OF THE CORAL CLADOCORA CAESPITOSA (LINNAEUS, 1767)(ANTHOZOA, SCLERACTINIA) IN THE SOUTH ADRIATIC SEA (MONTENEGRO, CAPE JAZ)*.

- Mariani, S., Ocaña Vicente, O., López-Sendino, P., García, M., Ricart, A. M., Garrabou, J., & Ballesteros, E. (2018). The zooxanthellate scleractinian coral *Oulastrea crispata* (Lamarck, 1816), an overlooked newcomer in the Mediterranean Sea? *Mediterranean Marine Science*, 19(3), 589. <https://doi.org/10.12681/mms.16986>
- Marshall, O., Jamie, Setiasih, N., & Hansen, L. (2004). *A global protocol for assessment and monitoring of coral bleaching*. World Wildlife Fund.
- Marshall, P. & Schuttenberg, Heidi. (2006). *A reef manager's guide to coral bleaching* [Language material, Electronic resource, Computer, Online resource]. [object Object]. [http://catalog.gpo.gov/F/?func=direct&doc\\_number=000673023&format=999](http://catalog.gpo.gov/F/?func=direct&doc_number=000673023&format=999)
- Mastrototaro, F., Tursi, A., Logrieco, A., & Chimienti, G. (2023). Preliminary assessment of *Cladocora caespitosa* population at Tremiti Islands Marine Protected Area (Southern Adriatic Sea). *2023 IEEE International Workshop on Metrology for the Sea; Learning to Measure Sea Health Parameters (MetroSea)*, 88-93. <https://doi.org/10.1109/MetroSea58055.2023.10317151>
- Meron, D., Rodolfo-Metalpa, R., Cunning, R., Baker, A. C., Fine, M., & Banin, E. (2012). Changes in coral microbial communities in response to a natural pH gradient. *The ISME Journal*, 6(9), 1775-1785. <https://doi.org/10.1038/ismej.2012.19>
- Metalpa, R. R., Bianchi, C. N., Peirano, A., & Morri, C. (2000). Coral mortality in NW Mediterranean. *Coral Reefs*, 19(1), 24-24. <https://doi.org/10.1007/s003380050221>
- Monnier, B., Lehmann, L., Sartoretto, S., Pergent-Martini, C., Mateo, M. Á., & Pergent, G. (2021). Long-term dynamics of a *Cladocora caespitosa* bank as recorded by a *Posidonia oceanica* millenary archive. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 256, 107378. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107378>
- Montagna, P., McCulloch, M., Mazzoli, C., Silenzi, S., & Odorico, R. (2007). The non-tropical coral *Cladocora caespitosa* as the new climate archive for the Mediterranean: High-resolution (~weekly) trace element systematics. *Quaternary Science Reviews*, 26(3-4), 441-462. <https://doi.org/10.1016/j.quascirev.2006.09.008>
- Montalbetti, E., Seveso, D., Farina, S., Bava, S., Carta, E., Castellano, L., Galli, P., Isa, V., Louis, Y. D., Marzaioli, R., Moccia, D., Papa, S., Rutigliano, F. A., Tamburello, L., & Arrigoni, R. (2026). Wildfire ash undermines the physiology of the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*.

<https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2025.107817>

- Morri, C., Peirano, A., Bianchi, C. N., & Sassarini. (1994). Present-day bioconstructions of the hard coral *Cladocora caespitosa* in the Eastern Ligurian sea. *Biologia Marina Mediterranea*, 1(1), 371-372.
- Movilla, J., Calvo, E., Pelejero, C., Coma, R., Serrano, E., Fernández-Vallejo, P., & Ribes, M. (2012). Calcification reduction and recovery in native and non-native Mediterranean corals in response to ocean acidification. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 438, 144-153. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.09.014>
- Okubo, N. (2016). Restructuring the Traditional Suborders in the Order Scleractinia Based on Embryogenetic Morphological Characteristics. *Zoological Science*, 33(1), 116-123. <https://doi.org/10.2108/zs150094>
- Okubo, N., Mezaki, T., Nozawa, Y., Nakano, Y., Lien, Y.-T., Fukami, H., Hayward, D. C., & Ball, E. E. (2013). Comparative Embryology of Eleven Species of Stony Corals (Scleractinia). *PLOS ONE*, 8(12), e84115. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0084115>
- Özalp, H. B., & Alparslan, M. (2011). The first record of *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767) (Anthozoa, Scleractinia) from the Marmara Sea. *Turkish Journal of Zoology*. <https://doi.org/10.3906/zoo-0907-80>
- Özalp, H. B., & Alparslan, M. (2016). Scleractinian diversity in the Dardanelles and Marmara Sea (Turkey): Morphology, ecology and distributional patterns. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 45(2), 259-285. <https://doi.org/10.1515/ohs-2016-0023>
- Özalp, H. B., & Casado-Amezua, P. (2024). *Cladocora caespitosa* Coral Marine Reserve in the Çanakkale Strait-Dardanelles, Türkiye. *Reserva Marina de Cladocora caespitosa del Estrecho de Çanakkale-Dardanelos, Turquía*.
- Peirano, A. (2007). In vivo measurements of the seasonal photosynthetic fluorescence of the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa* (L.). *Scientia Marina*, 71(4), 629-635. <https://doi.org/10.3989/scimar.2007.71n4629>
- Peirano, A., Abbate, M., Cerrati, G., Difesca, V., Peroni, C., & Rodolfo-Metalpa, R. (2005). Monthly variations in calix growth, polyp tissue, and density banding of the Mediterranean scleractinian

- Cladocora caespitosa (L.). *Coral Reefs*, 24(3), 404-409.  
<https://doi.org/10.1007/s00338-005-0020-6>
- Peirano, A., Kružić, P., & Mastronuzzi, G. (2009). Growth of Mediterranean reef of *Cladocora caespitosa* (L.) in the Late Quaternary and climate inferences. *Facies*, 55(3), 325-333.  
<https://doi.org/10.1007/s10347-008-0177-x>
- Peirano, A., Morri, C., & Bianchi, C. N. (1999). Skeleton growth and density pattern of the temperate, zooxanthellate scleractinian *Cladocora caespitosa* from the Ligurian Sea (NW Mediterranean). *MARINE ECOLOGY PROGRESS SERIES*, 185, 195-201.
- Peirano, A., Morri, C., Bianchi, C. N., Aguirre, J., Antonioli, F., Calzetta, G., Carobene, L., Mastronuzzi, G., & Orrù, P. (2004). The Mediterranean coral *Cladocora caespitosa*: A proxy for past climate fluctuations? *Global and Planetary Change, Global Climate Changes during the Late Quaternary*, 40(1), 195-200. [https://doi.org/10.1016/S0921-8181\(03\)00110-3](https://doi.org/10.1016/S0921-8181(03)00110-3)
- Peirano, A., Morri, C., Bianchi, C. N., & Rodolfo-Metalpa, R. (2001). Biomass, carbonate standing stock and production of the mediterranean coral *Cladocora caespitosa* (L.). *Facies*, 44(1), 75-80. <https://doi.org/10.1007/BF02668168>
- Peirano, A., Morri, C., Mastronuzzi, G., & Bianchi, C. N. (1994). THE CORAL CLADOCORA CAESPITOSA (ANTHOZOA, SCLERACTINIA) AS A BIOHERM BUILDER IN THE MEDITERRANEAN SEA. *MEMORIE DESCRITTIVE CARTA GEOLOGICA D'ITALIA*, LII, 59-74.
- Perez, T., Garrabou, J., Sartoretto, S., Harmelin, J.-G., Francour, P., & Vacelet, J. (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), 853-865. [https://doi.org/10.1016/S0764-4469\(00\)01237-3](https://doi.org/10.1016/S0764-4469(00)01237-3)
- Pitacco, V., Chatzigeorgiou, G., Mikac, B., & Lipej, L. (2021). Ecological patterns of polychaete assemblages associated with the Mediterranean stony coral *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767): A comparison of sites in two biogeographic zones (Adriatic and Aegean Sea). *Mediterranean Marine Science*, 22(3), 532. <https://doi.org/10.12681/mms.26136>

- Pitacco, V., Crocetta, F., Orlando-Bonaca, M., Mavrič, B., & Lipej, L. (2017). The Mediterranean stony coral *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767) as habitat provider for molluscs: Colony size effect. *Journal of Sea Research*, 129, 1-11. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.08.001>
- Pitacco, V., Mistri, M., & Lipej, L. (2019). Species-Area Relationship (SAR) models as tools for estimating faunal biodiversity associated with habitat builder species in sensitive areas: The case of the Mediterranean stony coral (*Cladocora caespitosa*). *Marine Environmental Research*, 149, 27-39. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2019.05.016>
- Pitacco, V., Orlando-Bonaca, M., Mavric, B., & Lipej, L. (2013). *MACROFAUNA ASSOCIATED WITH A BANK OF CLADOCORA CAESPITOSA (L.) IN THE GULF OF TRIESTE (NORTH ADRIATIC)*.
- Pitacco, V., Orlando-Bonaca, M., Mavrič, B., & Lipej, L. (2014). *MACROFAUNA ASSOCIATED WITH A BANK OF CLADOCORA CAESPITOSA (ANTHOZOA, SCLERACTINIA) IN THE GULF OF TRIESTE (NORTHERN ADRIATIC)*.
- Pons-Fita, A., Kersting, D. K., & Ballesteros, E. (2021). Co-occurrence of a reef-building coral and canopy-forming macroalgae in the Mediterranean Sea. *Mediterranean Marine Science*, 22(3), Article 3. <https://doi.org/10.12681/mms.26967>
- Pons-Fita, A., Verdura, J., Santamaría, J., Kersting, D. K., & Ballesteros, E. (2020). Coexistence of the reef-building coral *Cladocora caespitosa* and the canopy-forming alga *Treptacantha ballesterosii*: Description of a new Mediterranean habitat. *Scientia Marina*, 84(3), 263-271. <https://doi.org/10.3989/scimar.05018.11B>
- Quintano, N., Linares, C., Ramon-Cortés, A., & Kersting, D.-K. (2025). Nutrient regimes shape mortality patterns in warming-impacted *Cladocora caespitosa* populations. *Coral Reefs*. <https://doi.org/10.1007/s00338-025-02711-z>
- Quintano, N., Sini, M., Topouzelis, K., Tsirintanis, K., & Katsanevakis, S. (2025). First record of a remarkable *Cladocora caespitosa* bank in Aristotle's Lagoon (N Aegean Sea): Structure and health status. *Mediterranean Marine Science*, 26(4), 903-920. <https://doi.org/10.12681/mms.40108>
- Repullés, M., López-Márquez, V., Templado, J., Taviani, M., & Machordom, A. (2022). Genetic Structure of the Endangered Coral *Cladocora caespitosa* Matches the Main Bioregions of the

- Mediterranean Sea. *Frontiers in Genetics*, 13, 889672.  
<https://doi.org/10.3389/fgene.2022.889672>
- RIEDL, R. (1966). *Biologie der Meereshöhlen* (Paul Parey).
- Rodolfo-Metalpa, R., Bianchi, C. N., Peirano, A., & Morri, C. (2005). Tissue necrosis and mortality of the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Italian Journal of Zoology*, 72(4), 271-276.  
<https://doi.org/10.1080/11250000509356685>
- Rodolfo-Metalpa, R., Martin, S., Ferrier-Pagès, C., & Gattuso, J.-P. (2010). Response of the temperate coral *Cladocora caespitosa* to mid- and long-term exposure to  $p$  CO<sub>2</sub> and temperature levels projected for the year 2100 AD. *Biogeosciences*, 7(1), 289-300.  
<https://doi.org/10.5194/bg-7-289-2010>
- Rodolfo-Metalpa, R., Peirano, A., F. Houlbrèque, Abbate, M., & Ferrier-Pagès, C. (2008). Effects of temperature, light and heterotrophy on the growth rate and budding of the temperate coral *Cladocora caespitosa*. *Coral Reefs*, 27(1), 17-25. <https://doi.org/10.1007/s00338-007-0283-1>
- Rodolfo-Metalpa, R., Richard, C., Allemand, D., Bianchi, C. N., Morri, C., & Ferrier-Pagès, C. (2006). Response of zooxanthellae in symbiosis with the Mediterranean corals *Cladocora caespitosa* and *Oculina patagonica* to elevated temperatures. *Marine Biology*, 150(1), 45-55.  
<https://doi.org/10.1007/s00227-006-0329-x>
- Roveta, C., Coppari, M., Calcinai, B., Di Camillo, C. G., Marrocco, T., Pulido Mantas, T., Puce, S., Torsani, F., Valisano, L., & Cerrano, C. (2023). What's the key for success? Translocation, growth and thermal stress mitigation in the Mediterranean coral *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767). *Frontiers in Marine Science*, 10, 1199048.  
<https://doi.org/10.3389/fmars.2023.1199048>
- Rowan, R., & Powers, D. (1991). Molecular genetic identification of symbiotic dinoflagellates (zooxanthellae). *Marine Ecology Progress Series*, 71, 65-73.  
<https://doi.org/10.3354/meps071065>
- Rubio-Portillo, E., Kersting, D. K., Linares, C., Ramos-Esplá, A. A., & Antón, J. (2018). Biogeographic Differences in the Microbiome and Pathobiome of the Coral *Cladocora caespitosa* in the Western Mediterranean Sea. *Frontiers in Microbiology*, 9, 22.  
<https://doi.org/10.3389/fmicb.2018.00022>

- Salas, E. A., Torre, F. E., León-Muez, D., & Terron-Sigler, A. (2024). Réponse aux interactions biotiques et abiotiques exogènes du corail endémique et menacé *Cladocora caespitosa*. *Chronica naturae*, 9, 31-40.
- Schiller, C. (1993a). Ecology of the Symbiotic Coral *Cladocora caespitosa* (L.) (*Faviidae*, *Scleractinia*) in the Bay of Piran (Adriatic Sea): I. Distribution and Biometry. *Marine Ecology*, 14(3), 205-219. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1993.tb00480.x>
- Schiller, C. (1993b). Ecology of the Symbiotic Coral *Cladocora caespitosa* (L.) (*Faviidae*, *Scleractinia*) in the Bay of Piran (Adriatic Sea): II. Energy Budget. *Marine Ecology*, 14(3), 221-238. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.1993.tb00481.x>
- Schuhmacher, H., & Zibrowius, H. (1985). What is hermatypic? : A redefinition of ecological groups in corals and other organisms. *Coral Reefs*, 4(1), 1-9. <https://doi.org/10.1007/BF00302198>
- Sellié, D. (2025). Répartition et caractérisation de l'état de santé de la population de *Cladocora caespitosa* en baie de la Revellata. <https://matheo.uliege.be/handle/2268.2/23919>
- Silenzi, S., Bard, E., Montagna, P., & Antonioli, F. (2005). Isotopic and elemental records in a non-tropical coral (*Cladocora caespitosa*): Discovery of a new high-resolution climate archive for the Mediterranean Sea. *Global and Planetary Change*, 49(1-2), 94-120. <https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2005.05.005>
- Soldati, A., Jacob, D., Glatzel, P., Swarbrick, J. C., & Geck, J. (2016). Manganese incorporation into mussel shells elucidated using X-ray emission spectroscopy. *ESRF Spotlight*, [www.esrf.eu/home/news/spotlight/content-news/spotlight/spotlight263.html](http://www.esrf.eu/home/news/spotlight/content-news/spotlight/spotlight263.html).
- Sondi, I., Salopek-Sondi, B., Škapin, S. D., Šegota, S., Jurina, I., & Vukelić, B. (2011). Colloid-chemical processes in the growth and design of the bio-inorganic aragonite structure in the scleractinian coral *Cladocora caespitosa*. *Journal of Colloid and Interface Science*, 354(1), 181-189. <https://doi.org/10.1016/j.jcis.2010.10.055>
- Tins, W. (1978). Biotische und abiotische Limitierung bei der Koralle *Cladocora caespitosa*. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*.
- Tremblay, P., Peirano, A., & Ferrier-Pagès, C. (2011). Heterotrophy in the Mediterranean symbiotic coral *Cladocora caespitosa* : Comparison with two other scleractinian species. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 165-177. <https://doi.org/10.3354/meps08902>

- Trotter, J., Montagna, P., McCulloch, M., Silenzi, S., Reynaud, S., Mortimer, G., Martin, S., Ferrier-Pagès, C., Gattuso, J.-P., & Rodolfo-Metalpa, R. (2011). Quantifying the pH 'vital effect' in the temperate zooxanthellate coral *Cladocora caespitosa*: Validation of the boron seawater pH proxy. *Earth and Planetary Science Letters*, *303*(3-4), 163-173. <https://doi.org/10.1016/j.epsl.2011.01.030>
- Vergotti, M. J., D'Olivo, J. P., Brachert, T. C., Capdevila, P., Garrabou, J., Linares, C., Spreter, P. M., & Kersting, D. K. (2025). Reconstruction of long-term sublethal effects of warming on a temperate coral in a climate change hotspot. *Journal of Animal Ecology*, *94*(1), 125-138. <https://doi.org/10.1111/1365-2656.14225>
- Veron, J. (2013). Overview of the taxonomy of zooxanthellate Scleractinia. *Zoological Journal of the Linnean Society*, *169*(3), 485-508. <https://doi.org/10.1111/zoj.12076>
- Visram, S., Wiedenmann, J., & Douglas, A. E. (2006). Molecular diversity of symbiotic algae of the genus *Symbiodinium* (Zooxanthellae) in cnidarians of the Mediterranean Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *86*(6), 1281-1283. <https://doi.org/10.1017/S0025315406014299>
- Wells, J. W. (1967). Corals as bathometers. *Marine Geology, Depth indicators in marine sedimentary environments*, *5*(5), 349-365. [https://doi.org/10.1016/0025-3227\(67\)90045-X](https://doi.org/10.1016/0025-3227(67)90045-X)
- Weterings, R. (2011). *Modelling the 2009-2010 Coral Bleaching Event in the Thai-Malay Peninsula with Satellite and In Situ Data: Optimizing the Usage of Photosynthetic Active Radiation Data*. <https://doi.org/10.13140/RG.2.2.34319.46240>
- Zibrowius, H. (1980). Les Scléactiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental. *Mémoires de l'Institut océanographique, Monaco*. <https://documentatiecentrum.watlab.be/imis.php?module=ref&refid=99545>
- Zunino, S., Pitacco, V., Mavrič, B., Orlando-Bonaca, M., Kružić, P., & Lipej, L. (2018). The ecology of the Mediterranean stony coral *Cladocora caespitosa* (Linnaeus, 1767) in the Gulf of Trieste (northern Adriatic Sea): A 30-year long story. *Marine Biology Research*, *14*(3), 307-320. <https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1408915>

## 8. ANNEXE

Je ne résiste pas au plaisir de partager ces planches fondatrices de Helmut Zibrowius tiré de sa thèse "Les Scléractiniaires de la Méditerranée et de l'Atlantique nord-oriental" (Zibrowius, 1980)

### PLANCHE 9

#### 7. *Cladocora caespitosa* (Linné, 1767)

- A : *Calypso*, SME 1534, 23.5.1960, mer Égée, détroit de Knimis (entre le nord de l'Eubée et le continent), passe entre l'îlot Strongyli et les îles Lichades, fond dur, 10-20 m, plongée J. LABOREL. Colonie grêle (x 1,4).
- B : La même colonie (A), calice (x 6,4).
- C : *Calypso*, SME 1519, 21.5.1960, mer Égée, Eubée, détroit d'Euripe, pointe Kako Kephali, 5-15 m, plongée J. LABOREL. Colonie encroûtante (x 3,0).
- D : Même provenance. Calices (x 6,4).
- E : Alpes-Maritimes, Cannes, jetée du port, 10 m, plongée J.G. HARMELIN, 2.5.1970. Grande colonie fixée sur une pierre (x 0,7).
- F : Détail de la même colonie (E), calices, dont quatre résultant d'une division intracalicinale multiple (x 5,8).
- G : Détail de la même colonie (E), calices, dont deux résultant d'une division intracalicinale (x 5,8).
- H : Côte de Provence, île de Port-Cros, profondeur inconnue, récolte d'un pêcheur (J. LABOREL, sept. 1966). Détail d'une colonie grêle encroûtée d'Algues calcaires, calice (x 7,0).
- I : Côte de Provence, La Ciotat, île Verte, 6-10 m, plongée H.Z., 12.9.1967. Détail d'une grande colonie fixée sur une pierre, calices (x 6,7).
- J : Région de Marseille, archipel de Riou, fond de maërl entre le Grand Conglu et le Petit Conglu, 45 m, dragage M. PICHON, oct. 1970. Branche (x 3,5).
- K : La même branche (J), calice (x 6,7).
- L : Même provenance. Calice terminal d'une autre branche (x 6,7).

