

**Suivi d'une population de  
*Paramuricea clavata* (Risso, 1826)  
(Cnidaria, Octocorallia, Gorgonacea)  
dans le parc national de Port-Cros  
(Méditerranée, France) : Comparaison des  
états 1992 et 2004 sur le site de la Galère**

**Jean-Georges HARMELIN, Joaquim GARRABOU**

*Centre d'Océanologie de Marseille,  
UMR 6540 CNRS-Université de la Méditerranée DIMAR,  
Station Marine d'Endoume, 13007 Marseille, France.*

**Résumé.** Le recensement et l'évaluation de l'état (taux de nécrose des colonies) de la population de *Paramuricea clavata* de la dorsale de la Galère (22-30m) ont été effectués en 1992 et répliqués en 2004 suivant le même protocole. Les effectifs globaux et la densité des colonies vivantes (taux nécrose <100%) n'ont pas varié entre 1992 et 2004, mais la densité des colonies mortes a nettement augmenté. Il y avait en 2004 une forte augmentation du nombre de colonies juvéniles ( $H < 10\text{cm}$  : x7) et une diminution des grandes colonies ( $H > 60\text{cm}$  : x2). En conséquence, entre 1992 et 2004, la hauteur moyenne des gorgones avait diminué de 26% pour les colonies vivantes et de 36% pour les colonies sans nécrose. Globalement, le taux moyen de nécrose n'avait pas changé significativement, mais le nombre de colonies très nécrosées (80-99%) avait fortement augmenté (x5) en 2004. La plus forte augmentation du taux de nécrose était observée chez les gorgones de taille moyenne (31-60cm). En 2004, le taux moyen de nécrose était significativement supérieur dans la part la moins profonde de la population ( $\leq 26\text{m}$ ). La biomasse moyenne a chuté de 45% entre 1992 et 2004. La dégradation de l'état de cette population de *P. clavata* avait commencé en 1992 et la forte aggravation constatée en 2004 malgré un bon recrutement est attribuée à l'anomalie thermique de l'été 1999, qui a provoqué une mortalité massive de nombreux invertébrés marins en Méditerranée nord-occidentale.

**Abstract.** Surveys on demographic structure and necrosis degree of colonies of a population of the gorgonian *Paramuricea clavata* were carried out at La Galère (Port-Cros Island) in 1992 and 2004 following the same methodological approach. The number of colonies and population density of alive colonies (necrosis degree < 100%) did not change between 1992 and 2004. However, the density of dead colonies has clearly increased. In 2004 the number of juvenile colonies (height < 10cm) was seven-fold higher than in 1992 and the number of big colonies (height > 60cm) was two-fold lower than in 1992. Consequently, between 1992 and 2004, the mean height of colonies has decreased about 26% for alive colonies and 36 % for colonies without necrosis. Overall, the degree of necrosis did not vary significantly. However, the number of colonies with severe necrosis level (80-99%) was five-fold higher in 2004. The degree of necrosis showed the highest

increase between 1992 and 2004 in the medium size class (31-60 cm in height). In 2004, the degree of necrosis was significantly higher in the colonies dwelling in the shallow ( $\leq 26$ m) than in the deep part of the studied site. Finally, the gorgonian biomass (g dry weight) significantly decreased by 45% between 1992 and 2004. The survey carried out in 1992 already pointed out the bad conservation status of this population. The 2004 survey showed that the situation was even worse (although there was an increase in juvenile colonies). This situation can be related to the mass mortality event linked to a positive temperature anomaly, which occurred in the NW Mediterranean area at the end of summer 1999 and severely affected *P. clavata* and many other macroinvertebrate species.

## INTRODUCTION

La gorgone pourpre, *Paramuricea clavata*, est l'une des cinq espèces de gorgones communément rencontrées sur les fonds rocheux littoraux occupés par le complexe biocénotique coralligène en Méditerranée occidentale (Carpine et Grasshoff, 1975 ; Weinberg, 1976 ; Harmelin, 1995), dont elle est un des éléments les plus caractéristiques (Harmelin, 1994 ; Pérès et Picard, 1964 ; Weinberg, 1980). C'est l'un des plus grands invertébrés fixés de Méditerranée avec une hauteur qui peut dépasser 1,3 m sur les roches profondes (Harmelin et Marinopoulos, 1994). Les populations qu'il forme peuvent être très denses ( $> 50$  colonies par  $m^2$ , Weinberg, 1978, 1979) et sont associées à un peuplement riche, dont la biomasse est particulièrement élevée (True, 1970). C'est donc une espèce paysagère majeure des fonds rocheux en Méditerranée occidentale. Sa distribution verticale est vaste, de quelques mètres sous la surface sur les parois verticales ombragées à plus de 100 m de profondeur (Carpine et Grasshoff, 1975).

L'ensemble des traits démographiques de cette gorgone la caractérise comme une espèce avec une faible dynamique. C'est une espèce longévive qui peut atteindre 50 ans ou plus (Weinberg, 1991, Coma *et al.*, 1998), mais l'âge des très grandes colonies vivant en profondeur reste encore à estimer. Sa croissance en hauteur est assez lente, entre 1 et 3 cm/an selon les auteurs (Coma *et al.*, 1998, Mistri et Ceccherelli, 1994, Weinberg, 1979). Le taux de mortalité naturelle est inférieur à 3% (Coma *et al.* 2004) et le taux de recrutement est assez faible (Coma *et al.*, 2001). Les sexes sont séparés et il y a une reproduction annuelle au début de l'été (Coma *et al.* 1995a). La taille des colonies à la première reproduction est d'environ 10 cm, ce qui correspond à un âge compris entre 7 et 13 ans (Coma *et al.*, 1995b). La gorgone *P. clavata* est un filtreur passif. Des études récentes montrent que la source principale de nourriture consiste en proies de taille inférieure à  $200\mu m$  (Ribes *et al.* 1999). Dans cette catégorie, on trouve des œufs, des larves et de la matière organique particulaire, cette dernière étant une des sources principales surtout pendant l'hiver (Ribes *et al.* 1999).

Les traits de vie de *P. clavata* et une certaine fragilité des tissus en font une espèce particulièrement sensible aux perturbations. Celles-ci causent soit la perte plus ou moins grande des tissus qui recouvrent les axes des ramifications, soit l'arrachement et la mort de la colonie. De multiples sources d'altération causant la perte de tissus ont été identifiées : actions mécaniques (érosion entre ramifications voisines, engins traînants, filets, mouillages, lignes, chocs et manipulations par les plongeurs), étouffement par dépôts d'algues filamenteuses, actions chimiques (altérage) ou anomalies thermiques (réchauffement estival exagéré) (Arnoux *et al.*, 1992 ; Bavestrello *et al.*, 1994, 1997 ; Cerrano *et al.*, 2000 ; Coma *et al.*, 2004 ; Harmelin et Marinopoulos, 1994 ; Mistri et Ceccherelli, 1995, 1997 ; Perez *et al.*, 2000, 2002). A l'heure actuelle, les perturbations les plus sévères enregistrées, avec mortalité massive de populations de *P. clavata* situées à moins de 30-35 m de profondeur, ont été associées à des contextes thermiques anormalement élevés en fin d'été sur de vastes étendues géographiques en 1999 et 2003. Ces événements ont affecté aussi de nombreux d'autres invertébrés (Cerrano *et al.* 2000, Perez *et al.* 2000, et données non publiées) et se signalent ainsi comme des facteurs déterminants de modifications des communautés situées au dessus de la thermocline de fin d'été.

Des suivis de populations sont des outils de base essentiels pour la gestion de ces espèces vulnérables, en particulier pour mettre en évidence les effets ou non des perturbations et éventuellement développer des mesures correctives, spécialement dans les aires protégées. Les premières évaluations de l'état des populations de *P. clavata* à Port-Cros ont été faites en 1992 (Harmelin et Marinopoulos, 1993, 1994). La méthodologie mise au point au cours de ce programme avait permis de fournir une image de la structure démographique de trois populations locales et avait donné l'alerte sur le phénomène de nécrose qui touchait le coenenchyme des *P. clavata*, dont l'importance était inattendue dans le parc national de Port-Cros. Les nécroses se manifestaient avec une fréquence inquiétante dans le site de la Galère (41% des colonies étaient touchés contre 26% à Montrémian et 28% à la Gabinière). Il était supposé que ces nécroses pouvaient avoir de multiples causes naturelles ou anthropiques. Toutefois, connaissant les limites géographiques et verticales de cette gorgone en Méditerranée (Carpine et Grasshoff, 1975), les effets possibles de réchauffements estivaux excessifs étaient déjà évoqués (Harmelin et Marinopoulos, 1994), ce qui a été confirmé quelques années plus tard (Cerrano *et al.* 2000, Perez *et al.* 2000).

L'objectif principal de ce travail a été de faire un bilan des modifications de l'état de la population de gorgones pourpres de la pointe de la Galère entre 1992 et 2004.

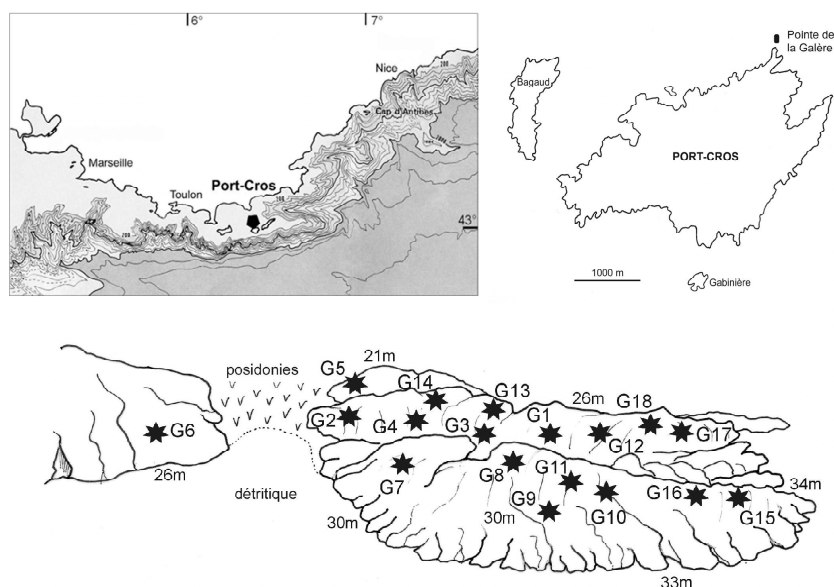


Figure 1. Localisation géographique de l'île de Port-Cros (A) et de la pointe de la Galère (B), et position des 18 placettes inventoriées en 1992 et 2004 sur la dorsale de la Galère (C).

## MÉTHODES D'ÉTUDE

### Méthodologie

La même méthodologie de recensement des gorgones (Harmelin et Marinopoulos, 1994 ; Harmelin *et al.*, 1999) a été appliquée en 1992 et 2004 sur la partie profonde de la dorsale rocheuse qui prolonge la pointe de la Galère (Fig. 1C). L'échantillonnage a été fait dans 18 placettes de 2 m<sup>2</sup> distribuées entre 22 m et 30 m de profondeur (Tabl. I). Leur emplacement en 1992 avait été marqué sur des schémas du site conservés en archive. Ces schémas et des photographies sous-marines prises avec un objectif grand angle ont permis de dessiner un plan sur lequel la position des placettes de 1992 a été indiquée. Ce plan a été imprimé sur des feuilles résistantes à l'eau pour faciliter le repérage en plongée en 2004 (Fig. 1). En 2004, chaque placette de 2m<sup>2</sup> a été décomposée en deux quadrats de 1m<sup>2</sup> matérialisé par un cadre fait de deux tubes de PVC de 1 m reliés par deux bouts de 1 m. Les données de ces deux quadrats ont été cumulées pour comparaison avec l'état 1992. Les opérations de terrain ont été effectuées en juin et octobre 1992 et, pour la seconde phase de recensement, entre juin 2003 et juillet 2004.

Chaque colonie de *Paramuricea* présente dans les placettes a fait l'objet de trois notations : (i) hauteur maximale de la colonie, mesurée

au cm près avec un mètre pliant en plastique ; (ii) taux de nécrose, en pourcentage de surface occupée par la partie dépourvue de coenenchyme par rapport à la surface de la gorgone. Le chiffre évalué est rapporté à sept classes de taux de nécrose : 0%, 1-15%, 20-35%, 40-55%, 60-75%, 80-99% et 100% ; (iii) caractère récent ou ancien de la nécrose, indiqué par la nature et l'importance du fouling des portions d'axe dénudées. La comparaison des états 1992 et 2004 a été complétée en considérant la biomasse de la part vivante de la population de *P. clava* dans chaque placette de 2 m<sup>2</sup>. La biomasse de chaque colonie vivante a été calculée en appliquant la relation taille-poids établie par Coma *et al.* (1998) pour *P. clavata*, dans laquelle le poids sec (g)  $P = 0.002^* \text{Hauteur}^{2.61}$ , la hauteur maximale étant exprimée en cm. Dans ce calcul, on a tenu compte du niveau de nécrose de chaque colonie en décomptant le poids correspondant à la partie nécrosée de chaque colonie. Les différences observées dans la comparaison des états 1992 et 2004 pour les différents paramètres caractérisant la population de *P. clavata* ont été testées avec les tests de Chi<sup>2</sup>, ANOVA ou t de Student après avoir vérifié l'homogénéité de variances avec le test de Levene (Zar, 1984).

Tableau I. Liste et profondeur (centre du quadrat) des 18 placettes inventoriées en 1992 et en 2004 (entre parenthèses). Profondeur moyenne des placettes : 26,6 ± 2,0 m en 1992 et 26,4 ± 2,0 m en 2004.

GAL1 : 27,5 m (25 m)	GAL7 : 27 m (27 m)	GAL13 : 26 m (25 m)
GAL2 : 24 m (24 m)	GAL8 : 25 m (27 m)	GAL14 : 25 m (24 m)
GAL3 : 27 m (27 m)	GAL9 : 30 m (30 m)	GAL15 : 29 m (29 m)
GAL4 : 26 m (25 m)	GAL10 : 28 m (28 m)	GAL16 : 29 m (28,5 m)
GAL5 : 22 m (22,5 m)	GAL11 : 27 m (26,5 m)	GAL17 : 28 m (28,5 m)
GAL6 : 25 m (24,5 m)	GAL12 : 26 m (26,5 m)	GAL18 : 27 m (27 m)

Dans l'énoncé des résultats ci-dessous, les colonies " vivantes " sont celles qui portent au moins une portion de coenenchyme vivant. Cette dénomination comprend donc des gorgones sans aucune nécrose (classe 0%) et des gorgones nécrosées (1-99%). Les colonies " mortes " sont totalement dépourvues de coenenchyme vivant. Ces dernières, dont le squelette a perdu une grande partie de ses ramifications, n'ont pas été comptées ou ont été traitées séparément pour les différents calculs de caractérisation de la population.

Parallèlement à ce programme, des enregistrements en continu de température effectués à la Galère à 12 m, 24 m et 34 m en 2002 et 2003, ainsi que dans d'autres sites (Montrémian, Bagaud sud, Gabinière)

depuis 1999, ont permis d'avoir des données sur le contexte thermique récent à Port-Cros (Harmelin, 2004).

### **Le site de la Galère**

Le site de recensement est situé sur la face nord de Port-Cros à l'extrémité d'une dorsale rocheuse qui prolonge vers le nord la pointe de la Galère (Fig. 1B). Cette dorsale s'étend de 0 à 34 m de profondeur sur une distance d'environ 140 m. Elle est bordée sur presque toute sa longueur du côté ouest par un herbier de *Posidonia oceanica*, tandis que sa face est, plus abrupte, tombe sur du sable à partir d'environ 25 m de profondeur. La partie terminale de la dorsale, d'environ 50 m de long, est séparée du reste par un couloir de 2-3 m de large en pente vers l'est. La population de *P. clavata* est essentiellement distribuée sur la face est de la dorsale, qui est couverte d'un vieux concrétionnement coralligène très anfractueux. Cette barre rocheuse peut être parcourue par des courants relativement forts, dont l'orientation est souvent ouest-est, mais peut être inverse.

### **RÉSULTATS**

En 2004 comme en 1992, des *P. clavata* étaient présentes en abondance sur la quasi totalité de la partie terminale de la dorsale. Les premières gorgones apparaissent juste avant le couloir de sable (Fig. 1C : G6), sur le flanc est de la dorsale entre 23 et 25 m. La majeure partie de la population occupe le flanc est de la partie terminale de la dorsale, depuis la crête (22 m) jusqu'aux roches les plus profondes (34 m) à l'extrémité de la dorsale (Fig. 1C).

#### **Effectifs et densité**

Les effectifs de *P. clavata* dans les 18 placettes étaient quasiment égaux en 1992 et 2004, soit 434 colonies vivantes en 1992 et 437 en 2004 (Tabl. II). Le nombre de gorgones mortes encore en place est passé de 12 en 1992 à 43 en 2004. Ces gorgones mortes ont été trouvées entre 22 et 30 m dans 10 placettes en 1992 et dans 14 placettes en 2004. Elles présentaient en 2004 un squelette souvent réduit à l'état de moignon.

Les valeurs de densité en *P. clavata* vivantes (nombre moyen de colonies avec 0-99% de nécrose par placette de 2 m<sup>2</sup>) étaient très similaires en 1992 et 2004 ( $24,1 \pm 7,4$  vs.  $24,3 \pm 9,2$  ;  $t = 0,060$  ;  $dl = 34$  ;  $p = 0,953$ ). La densité moyenne en colonies sans aucune nécrose était légèrement plus forte en 1992 qu'en 2004 ( $14,6 \pm 7,7$  vs.  $12,2 \pm 5,3$ ) mais la différence était non significative ( $t = 1,0867$  ;  $dl = 34$  ;  $p = 0,285$ ). Une tendance inverse, toujours non significative ( $t = 1,410$  ;  $dl = 34$  ;  $p = 0,168$ ), était observée pour les gorgones portant des nécroses

( $9,5 \pm 4,5$  en 1992 vs.  $12,1 \pm 6,3$  en 2004). Pour les gorgones mortes, la différence de densité moyenne entre les deux recensements est nettement significative ( $t = 3,701$  ;  $dl = 34$  ;  $p < 0,001$ ). Cette densité était 3,6 fois plus forte en 2004 qu'en 1992 (Tabl. II). Deux gorgones détachées de la roche mais encore vivantes (taux de nécrose : 10 et 30%) ont été trouvées en 2004 dans les placettes.

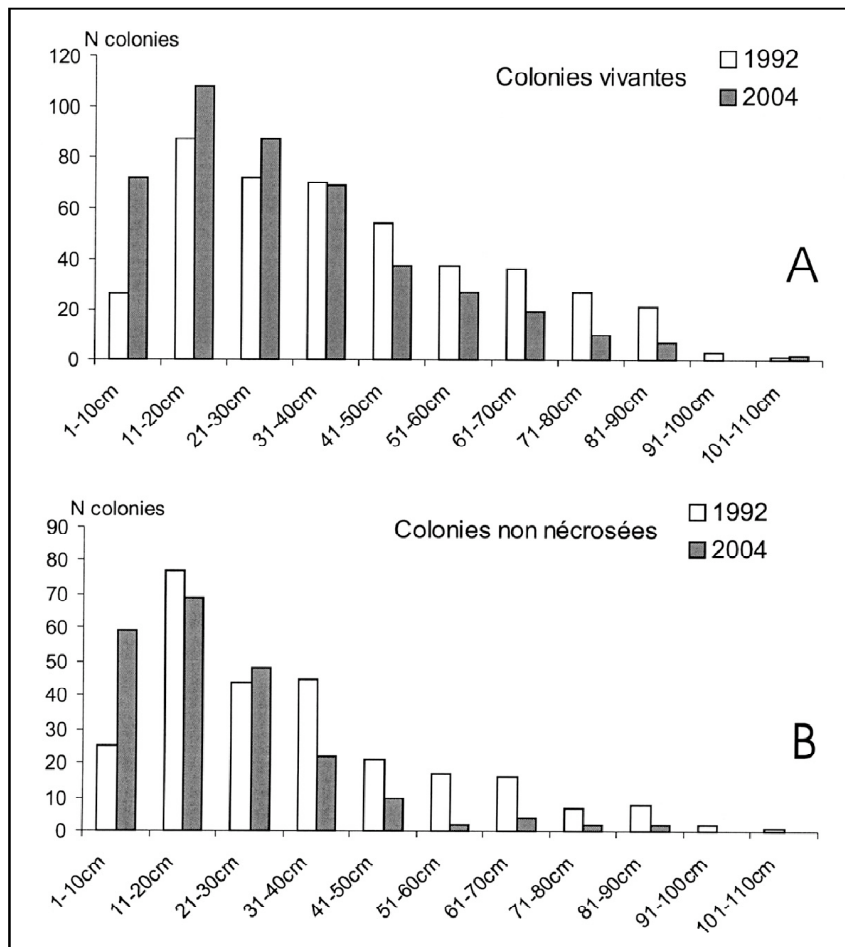


Figure 2. Structure démographique de la population de *Paramuricea clavata* du site de la Galère (22-30 m) en 1992 et 2004. Effectifs dans 11 classes de taille des gorgones vivantes (0-99% de nécrose) (A) et des gorgones non nécrosées (B).

### Structure de la population en taille des colonies

La hauteur moyenne des colonies vivantes avait diminué de 26% en 2004 par rapport à 1992 (environ 29 cm vs. 40 cm, tabl. II). Cette différence de taille moyenne est hautement significative ( $t = 7,330$  ;  $dl = 869$  ;

$p < 0,000$ ). La répartition des effectifs (colonies mortes exclues) dans 11 classes de taille était différente en 2004 et 1992 ( $\text{Chi}^2 = 66,08$  ;  $dl = 1-10$  ;  $p < 0,001$ ). Les trois plus petites classes de taille (de 1 à 30 cm) présentent des effectifs supérieurs en 2004 qu'en 1992 (Fig. 2A). Cette différence est particulièrement marquée pour les colonies juvéniles (<10 cm), qui sont 7,3 fois plus nombreuses en 2004 (58 vs. 8 colonies) avec une présence dans 15 placettes sur 18 en 2004 (3 placettes en 1992). Inversement, les effectifs des classes au dessus de 30 cm étaient plus importants en 1992 qu'en 2004 (Fig. 2A). Ainsi, il y avait 2,3 fois plus de gorgones d'une hauteur supérieure à 60 cm en 1992 qu'en 2004. Seulement deux colonies d'une hauteur supérieure à 85 cm ont été trouvées en 2004 contre 7 en 1992. Cependant, dans les deux recensements, la taille maximale observée était 105 cm.

La hauteur moyenne des colonies dépourvues de nécrose accusait une chute de 36% en 2004 (environ 21 cm vs. 33 cm, tabl. II). La distribution des effectifs de ces gorgones non nécrosées dans 11 classes de taille est différente en 1992 et 2004 ( $\text{Chi}^2 = 49,84$  ;  $dl = 1-10$  ;  $p < 0,001$ ). Dans les classes de hauteur 1-10 cm et 21-30cm, les effectifs sont supérieurs en 2004 (Fig. 2B) tandis que l'inverse est observé dans les autres classes de taille. La hauteur moyenne des gorgones mortes avait diminué de 34% de 1992 à 2004 ( $35,8 \pm 12,6$  cm vs.  $23,6 \pm 12,9$  cm).

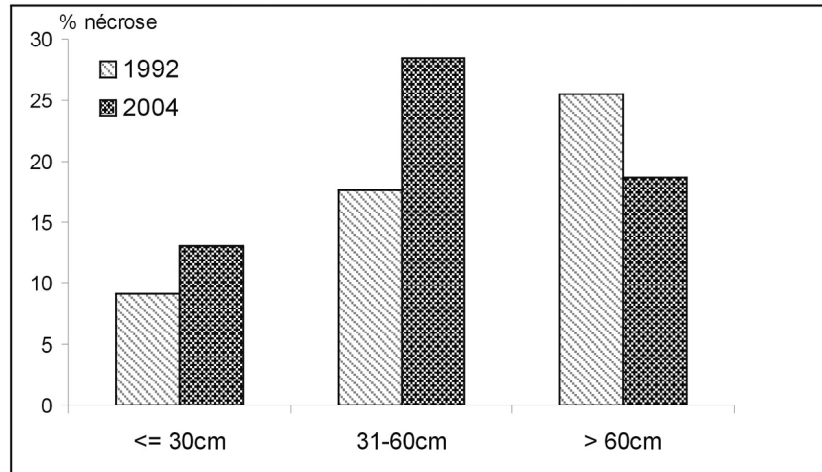


Figure 3. Taux de nécrose (% de surface) des tissus des gorgones *P. clavata* de la Galère mesurés en 1992 et 2004 dans trois classes de taille.

### Taux de nécrose

Les gorgones mortes ont été exclues des résultats ci-dessous. Pour l'ensemble des placettes, soit 36 m<sup>2</sup>, le taux moyen de nécrose était de  $15,6 \pm 24,0\%$  en 1992 et de  $18,2 \pm 27,3\%$  en 2004. Cette augmentation du taux de nécrose en 2004 n'était toutefois pas significative ( $t = 1,493$  ;



dl = 869 ; p = 0,1358). Ce résultat global exprime cependant une tendance qui est bien illustrée par les changements de structure de la population. Ainsi, les colonies sans nécrose représentaient 60,6% de l'ensemble des colonies vivantes en 1992 et 50,1% en 2004 (Tabl. II) et, inversement, la proportion de colonies nécrosées avait augmenté entre 1992 et 2004 de 39,4% à 49,9%. Le taux de nécrose des colonies présentait une grande variabilité à petite échelle spatiale. Son coefficient de variation dans chaque placette allait de 88% à 266% en 2004.

La répartition des effectifs de gorgones dans les 7 classes de taux de nécrose de 0 à 80-99% était différente en 1992 et 2004 ( $\chi^2 = 47,65$  ; dl = 1-6 ; dl = ; p < 0,001). En 2004, les effectifs étaient nettement plus élevés qu'en 1992 dans la classe 1-15% (x 2,4) et dans la classe 80-99% (x 5,3). La tendance était inverse dans les autres classes de taux de nécrose.

Tableau II. Données synthétiques sur la population de *Paramuricea clavata* de la pointe de la Galère en 1992 et 2004. Moyenne  $\pm$  écart-type. Les colonies vivantes sont non nécrosées ou présentent de 1 à 99% de nécrose ; les colonies mortes sont des squelettes ne portant plus de cortex.

	1992	2004
<b>Effectifs col. vivantes (0-99% nécrose)</b>		
N total colonies	434	437
N colonies H 1-30 cm	185	267
N colonies H > 30 cm	249	170
<b>Densité moy. /2 m<sup>2</sup> (N) selon état</b>		
Colonies 0% nécrose	14,6 $\pm$ 7,7 (263)	12,2 $\pm$ 5,3 (219)
Colonies 1-99% nécrose	9,5 $\pm$ 4,5 (171)	12,1 $\pm$ 6,3 (218)
Colonies mortes	0,67 $\pm$ 0,69 (12)	2,39 $\pm$ 1,85 (43)
<b>Hauteur moyenne et bornes (cm)</b>		
Colonies vivantes	39,7 $\pm$ 22,3 (7-105)	29,3 $\pm$ 18,8 (1-105)
Colonies 0% nécrose	33,2 $\pm$ 21,2 (7-40)	21,2 $\pm$ 15,3 (1-82)
<b>Taux moyen nécrose (%) selon taille (N)</b>		
Ensemble colonies (mortes exclues)	15,6 $\pm$ 24,0 (434)	18,4 $\pm$ 27,5 (437)
Colonies $\leq$ 30 cm	9,1 $\pm$ 21,1 (185)	13,1 $\pm$ 25,1 (267)
Colonies 31-60 cm	17,6 $\pm$ 23,3 (161)	28,5 $\pm$ 31,2 (132)
Colonies > 60 cm	25,6 $\pm$ 26,8 (88)	18,6 $\pm$ 15,2 (38)
<b>Taux moyen nécrose selon profondeur</b>		
Placettes 22-26,5 m	17,7 $\pm$ 25,3	22,1 $\pm$ 29,9
Placettes 27-30 m	14,0 $\pm$ 22,9	15,0 $\pm$ 24,7
<b>Biomasse moyenne (g, poids sec)</b>	944 $\pm$ 325	515 $\pm$ 307

La relation entre le taux moyen de nécrose et la taille des colonies a été testée en regroupant les classes de taille en trois catégories ( $\leq 30$  cm, 31-60 cm,  $>60$  cm). En 1992, il y avait une augmentation du taux moyen de nécrose avec la hauteur des colonies tandis qu'en 2004, le taux de nécrose était maximum dans la classe 31-60 cm (Tabl. II, Fig. 3). Une analyse ANOVA à 2 facteurs (année et classe de taille) signale l'absence de différence significative entre 1992 et 2004 pour le taux de nécrose ( $F_{1,865} = 1.61$ ,  $p = 0.20$ ), comme montré précédemment, tandis qu'il y a une différence hautement significative pour la classe de taille ( $F_{2,865} = 23.18$ ,  $p < 0.001$ ) et dans l'interaction entre Année et Classe de taille ( $F_{2,865} = 5.25$ ,  $p < 0.001$ ) qui montre que la relation entre le taux de nécrose et les classes de taille a été différente en 1992 et 2004. Les tests de comparaisons multiples (test Scheffé) montrent qu'en 1992, il n'y avait de différences significatives qu'entre les classes 1-30 cm et  $> 60$  cm ( $p < 0.001$ ), tandis qu'en 2004 c'était la classe 31-60 cm qui montrait des différences par rapport aux deux autres classes de taille ( $p < 0.001$  pour les deux cas). La comparaison 1992-2004 pour les classes de taille montre que seule la classe 31-60 cm présente des différences significatives ( $p < 0.01$ ) avec un taux de nécrose 1,7 fois plus fort en 2004 qu'en 1992.

Pour tester la relation éventuelle entre le taux de nécrose et la profondeur, les données ont été classées selon deux tranches de profondeur : 22-26 m et 27-30 m. Pour les deux recensements, le taux moyen observé (colonies mortes exclues) dans la tranche d'eau supérieure est plus élevé que dans la tranche inférieure (Tabl. II). En 1992, cette diminution en profondeur n'était pas significative (test t,  $t = 1,586$  ;  $dl = 432$ ,  $p = 0,114$ ), tandis qu'en 2004, le taux moyen de nécrose à 22-26 m était significativement supérieur à celui observé à 27-30 m ( $t = 2,741$  ;  $dl = 436$  ;  $p = 0,006$ ).

En 2004, la très grande majorité des axes dénudés des gorgones nécrosées portaient une gangue épaisse de colonisateurs, qui attestait de l'ancienneté du phénomène de nécrose. Seuls 12 cas de nécrose récente, parfois associés à des nécroses anciennes, ont été notés en 2004.

### **Biomasse**

La biomasse moyenne par placette de 2 m<sup>2</sup> (poids sec) des colonies vivantes de *P. clavata* était proche du kilo en 1992 et le recensement de 2004 a montré qu'elle avait chuté de 45,4% (Tabl. II). La différence entre les valeurs 1992 et 2004 est hautement significative ( $t = 3,704$  ;  $dl = 34$  ;  $p < 0,000$ ) (Fig. 4). La biomasse dans chaque placette montrait une forte variabilité avec des valeurs minimales et maximales de 63 g et 1483 g en 1992 et de 106 g et 1378 g en 2004.

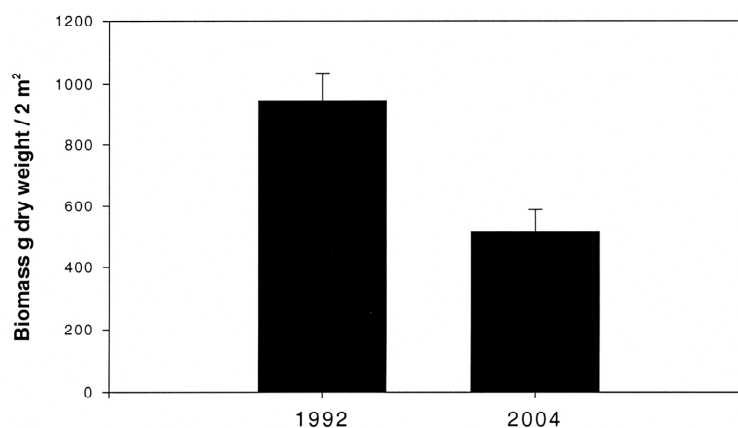


Figure 4. Biomasse moyenne (barre : erreur standard) en poids sec (g) par m<sup>2</sup> de la population de *P. clavata* de la Galère en 1992 et 2004.

## DISCUSSION ET CONCLUSIONS

Le protocole de suivi de la condition des populations de gorgones qui a été mis au point au cours de la phase initiale de cette étude (Harmelin et Marinopoulos, 1993, 1994) a été appliqué ensuite en routine dans divers programmes en dehors du parc national de Port-Cros, en particulier à la suite d'une phase de mortalité en masse des gorgones survenue en 1999 (Bonhomme *et al.*, 2003 ; Harmelin *et al.*, 1999 ; Perez *et al.*, 2000, 2002 ; Sartoretto, 2003).

La distribution spatiale typiquement agrégative des gorgones *Paramuricea clavata* sur les sites (Weinberg, 1978, 1979) facilite l'organisation du suivi dans le temps de l'état des populations locales quand on dispose de bons repères topographiques, ce qui était le cas du site étudié devant la pointe de la Galère. Le positionnement des placettes en 2004 n'était cependant pas exactement similaire à celui de 1992 en raison de l'absence de marques matérielles au niveau de chacune d'entre elles. Néanmoins, l'égalité des effectifs de *P. clavata* vivantes observés dans les 18 placettes en 1992 et 2004 (434 vs. 437) atteste du maintien depuis 12 ans d'une population dense sur ce site.

Les différents paramètres de la structure démographique et de l'état de la population de *P. clavata* du site de la Galère avaient signalé que celle-ci présentait déjà un état médiocre en 1992. Le recensement effectué en 2004 montre que cet état s'est aggravé nettement au cours de la décennie suivante. En 1992, la proportion de gorgones portant des nécroses ou mortes observée atteignait 33% sur l'ensemble de trois sites de Port-Cros et la proportion notée à la Galère avait retenu l'attention pour sa valeur alarmante de 41% (Harmelin et Marinopoulos, 1993, 1994). La nette augmentation de ce taux en 2004 (54,4 %) indique que

la tendance s'est aggravée. Si l'on exclut les gorgones entièrement mortes restées en place, dont le nombre peut être soumis à des biais, la proportion des gorgones nécrosées atteignait 39,4% en 1992 et 50,0% en 2004 (Tabl. II). Le cortex des gorgones pourpres est fragile et soumis à des altérations de sources très diverses, naturelles ou anthropiques (e.g. Bavestrello *et al.*, 1994, 1997 ; Harmelin et Marinopoulos, 1994 ; Mistri et Ceccherelli, 1995). Les taux de nécrose anormalement élevés observés en 1992 avaient surpris étant donné la qualité de l'environnement à Port-Cros. L'action de stress thermiques avait été envisagée par Harmelin et Marinopoulos (1994). Un argument en faveur de cette hypothèse était que la condition des gorgones paraissait meilleure dans la région de Marseille, plus polluée mais où la température des eaux est souvent plus fraîche. La mortalité catastrophique de nombreux invertébrés associée à une forte anomalie thermique positive survenue à la fin de l'été 1999 (e.g., Cerrano *et al.*, 2000 ; Garrabou *et al.*, 2001 ; Perez *et al.*, 2000 ; Romano *et al.*, 2000), avec une gravité augmentant d'ouest en est semble confirmer cette hypothèse. Le suivi de la condition des *P. clavata* dans d'autres sites de Port-Cros a montré que l'impact de l'anomalie thermique de 1999 a été très fort (Coma *et al.*, 2000 ; Linares, 2003). Les enregistrements de température effectués à Port-Cros durant et après cette période, ainsi que le gradient climatique ouest-est mis en évidence dans les niveaux supérieurs du coralligène (Harmelin, 2004) ont montré que Port-Cros présente un contexte thermique qui peut devenir critique en cas d'élévation inhabituelle de température. Ainsi, durant l'été 1999, les populations de gorgones à 24 m de profondeur ont subi des températures anormalement élevées sans discontinuer pendant plus d'un mois (Harmelin, 2004 : Fig. 4) et, du 21 août au 28 septembre 1999, le seuil de 23°C a été dépassé pendant 72% du temps. Ces enregistrements ont aussi montré que dans le site de la Galère, l'eau se réchauffait plus vite en début d'été que sur la face sud de Port-Cros (Harmelin, 2004), ce qui peut expliquer le taux plus élevé de nécroses qui y a été observé en 1992.

Le nombre de grandes gorgones a diminué de 1992 à 2004. La proportion des colonies d'une hauteur supérieure à 60 cm était 2,3 fois plus faible en 2004 bien que la même taille maximale (105 cm) ait été notée au cours des deux recensements. Cette diminution de la fréquence des gorgones de grande taille peut être attribuée à la vague de mortalité de l'été 1999. L'ancienneté apparente du fouling sur les portions nécrosées des colonies est cohérente avec l'intervalle de 4 ans et demi entre l'événement de mortalité et le recensement de 2004. Il est probable que les squelettes très colonisés encore présents sur les placettes étaient les restes de grandes gorgones qui étaient vivantes avant 1999. Le gros diamètre des ramifications malgré une hauteur petite (< 24 cm en moyenne) montrait qu'il y avait eu érosion du squelette. Une telle érosion des ramifications mortes est sans doute aussi responsable de la

diminution de la taille moyenne des colonies encore pourvues de parties vivantes qui a été observée en 2004. Ce phénomène a été observé sur les placettes permanentes suivies à Marseille par l'équipe du Centre d'Océanologie de Marseille (données non publiées) et à Port-Cros par l'équipe de l'université de Barcelone (Linares, 2003).

Les colonies sans nécrose sont nettement plus moins nombreuses en 2004 qu'en 1992 et leur taille moyenne a diminué de 12 cm en moyenne en 12 ans. La plus grande fréquence des colonies de petite taille en 2004, proportionnellement moins affectées par les nécroses que les grandes, explique en partie la diminution de taille moyenne. Mais les gorgones non nécrosées de grande taille sont nettement moins nombreuses en 2004 qu'en 1992. L'événement de mortalité de l'été 1999 a certainement une responsabilité très grande, mais il n'a fait qu'aggraver une tendance déjà bien établie en 1992 (Harmelin et Marinopoulos, 1993). Des photos d'archives (Fig. 5) prises il y a 35 ans sur le site de la Galère montrent un peuplement dense de très grandes gorgones non nécrosées, qui ne correspond plus à ce qui est observé depuis une douzaine d'années. La chute impressionnante de biomasse qui a été enregistrée entre 1992 et 2004 (Tabl. II) a sans doute été précédée par une perte aussi importante.

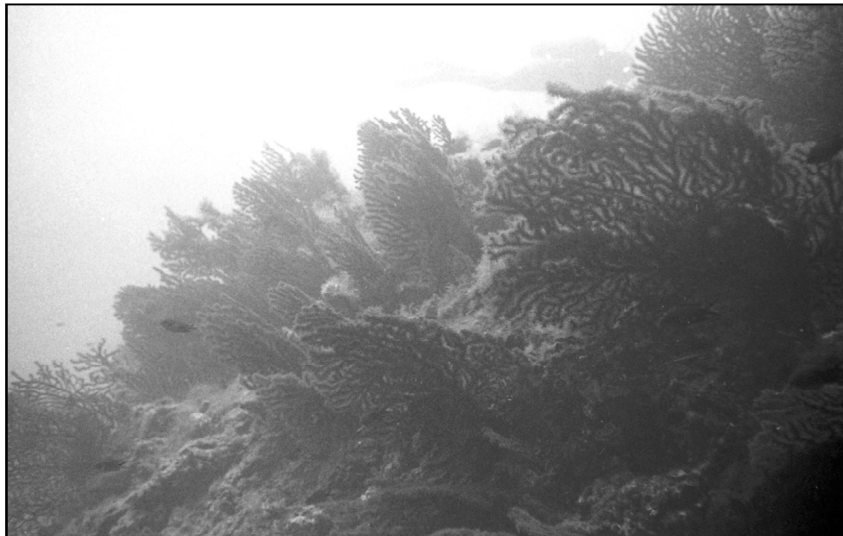


Figure 5. Aspect de la dorsale de la Galère en 1969 (30 m) avec des gorgones *P. clavata* grandes, nombreuses et non nécrosées (Ph. J.G. Harmelin).

Le petit nombre de nécroses apparemment récentes indique que le réchauffement exceptionnel de la couche d'eau supérieure à 15 m en août 2003 ne semble pas avoir eu d'effet sur les *Paramuricea* de la Galère. Les enregistrements de température faits à 24 m et 34 m sur la dorsale de ce site ne montrent aucune anomalie contrairement à celui

fait à 12 m (température maximale dépassant 27°C en août ; Harmelin, 2004). Cette observation montre aussi que les algues filamenteuses qui ont recouvert en masse les gorgones durant tout l'été 2003 (données non publiées) ne semblent pas avoir d'impact majeur sur l'état des *P. clavata* de la Galère. Les dépôts d'algues filamenteuses sur les gorgones pourpres peuvent provoquer des nécroses, suivies ou non de récupération du coenenchyme quand ces algues disparaissent (Mistri et Ceccherelli, 1994, 1995).

La plus grande fréquence de colonies de taille petite à moyenne en 2004 est un trait remarquable. L'accroissement du nombre de colonies juvéniles (< 10 cm de haut) est particulièrement spectaculaire. Les plus petites gorgones répertoriées en 1992 mesuraient 7-8 cm et n'étaient que 5. En 2004, les plus petites colonies mesuraient 1 cm de haut et 46 colonies de 1 à 8 cm ont été comptées, dont 24 colonies de 7-8 cm. Cette différence est trop grande pour que l'hypothèse d'une qualité moindre de l'échantillonnage en 1992 puisse être retenue, d'autant plus que l'un des deux observateurs était le même qu'en 2004. On peut donc admettre que la population de *P. clavata* du site de la Galère a reçu récemment un recrutement conséquent. Le taux de croissance linéaire de cette espèce a été mesuré par plusieurs auteurs avec différentes méthodes (Coma *et al.*, 1998 ; Mistri et Ceccherelli, 1994 ; Weinberg et Weinberg, 1979). Si l'on adopte les valeurs moyennes de 1,2 à 1,8 cm an<sup>-1</sup> données par Coma *et al.* (1998) et Weinberg et Weinberg (1979), les plus petites colonies (1-2 cm) répertoriées en 2004 pourraient provenir soit de la reproduction de l'été 2003, soit de celle de l'été 2002. Les colonies mesurant 7-8 cm, correspondant aux plus petites répertoriées en 1992, seraient âgées de 4 à 7 ans. Cependant, des études en cours menées aux îles Medes (C. Linares, comm. pers.) indiquent que le taux de croissance des colonies de *P. clavata* peut être très faible au cours de leur première année de vie.

Les deux gorgones vivantes qui étaient détachées de leur substrat n'étaient que peu chargées d'épibiontes dont la traînée et le poids auraient pu favoriser le détachement. Une cause naturelle, comme la rupture naturelle du substrat, un vieux concrétionnement fragilisé par des organismes foreurs, ou un facteur anthropique, comme des manipulations ou des chocs involontaires par des plongeurs (Coma *et al.*, 2004), peuvent être pareillement envisagés. La Galère est l'un des six sites de plongée du parc équipé de bouées d'amarrage et est fréquenté régulièrement.

Cette étude a montré la dégradation de l'état global des colonies adultes (>10 cm) de la population de *P. clavata* de la Galère entre 1992 et 2004. Ce bilan négatif est toutefois atténué par l'installation des nouvelles colonies au cours la même période, qui a permis de compenser les pertes d'effectifs. Ces modifications peuvent correspondre, au moins

en partie, à un phénomène de renouvellement d'une population vieillissante, mais d'autres études sur des populations affectées dans leur frange la moins profonde par les mortalités massives de 1999 et 2003 montrent aussi de signes de forte dégradation.

Le manque de connaissances sur la dynamique de populations d'espèces longévives d'invertébrés, comme la gorgone *P. clavata*, ne permet pas à l'heure actuelle de prévoir avec exactitude le futur de ces populations dans les couches d'eau supérieures et leur capacité de récupération face à une possible augmentation des perturbations liées au changement climatique. Par exemple, il manque des données sur la dynamique du recrutement et la dispersion larvaire, sur les flux géniques entre populations locales, et une prospective sur la viabilité des différents types de populations en utilisant des outils de modélisation.

## REFERENCES

- ARNOUX A., HARMELIN J.G., MONOD J.L., ROMAÑA L.A., ZIBROWIUS H., 1992. - Altérations des peuplements benthiques de roches profondes en Méditerranée nord-occidentale : quelques aspects biologiques et molysmologiques. *C.R. Acad. Sci. Paris*, 314 (III) : 219-225.
- BAVESTRELLO G., BERTONE S., CATTANEO-VIETTI R., CERRANO C., GAINO E., ZANZI D., 1994. - Mass mortality of *Paramuricea clavata* (Anthozoa, Cnidaria) on the Portofino Promontory cliffs, Ligurian Sea, Mediterranean Sea. *Mar. Life*, 4 : 15-19.
- BAVESTRELLO G., CERRANO C., ZANZI D., CATTANEO-VIETTI R., 1997. - Damage by fishing activities to the Gorgonian coral *Paramuricea clavata* in the Ligurian Sea. *Aquatic Conserv : Mar. Freshw. Ecosyst.*, 7 : 253-262.
- BONHOMME D., GARRABOU J., PEREZ T., SARTORETTO S., HARMELIN J.G., 2003. - Impact and recovery from a mass mortality event of the gorgonian *Paramuricea clavata* populations on the French Mediterranean coasts. *Geophysical Research Abstr.*, 5 :10676.
- CARPINE C., GRASSHOFF M., 1975. - Les Gorgonaires de la Méditerranée. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 71, 1430 : 1-62.
- CERRANO, C., BAVESTRELLO, G., BIANCHI, C.N., CATTANEO-VIETTI, R., BAVA, S., MORGANTI, C., MORRI, C., PICCO, P., SARA, G., SCHIAPARELLI, S., SICCARDI, A. & SPONGA, F., 2000. - A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (NW Mediterranean), summer 1999. *Ecology Letters*, 3 : 284-293.
- COMA R., RIBES M., ZABALA M., GILI J.M., 1995a. - Reproduction and cycle of gonadal development in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117 : 173-183.
- COMA R., ZABALA M., GILI J.M., 1995b. - Sexual reproductive effort in the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 117 : 185-192.
- COMA R., RIBES M., ZABALA M., GILI J.M., 1998. - Growth in a modular colonial marine invertebrate. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 47 : 459-470.

- COMA R., DANTART L., DIAZ D., GARRABOU Q., HEREU B., LINARES C., ZABALA M., 2000. - *Mass mortality and recovery of red gorgonian (Paramuricea clavata) in the Port-Cros Marine National Park (Var, France)*. Rapport Departament d'Ecologia, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona : 1-46 + 3 pp.
- COMA R., LINARES C., POLA E., ZABALA M., 2001. - *Seguiment temporal de la gorgònia Paramuricea clavata de les Illes Medes. Exercici 2001*. En Zabala M. (ed.) *Seguiment temporal de l'àrea marina protegida de les Illes Medes. Informe anual 2001*. Departament de Medi Ambient. Generalitat de Catalunya. Barcelona, Espagne. pp 59-82.
- COMA R., POLA E., RIBES M., ZABALA M., 2004. - Long-term assessment of temperate octocoral mortality patterns, protected vs. unprotected areas. *Ecol. Applic.*, 14 (5) : 1466-1478.
- GARRABOU J., PEREZ T., SARTORETTO S., HARMELIN J.G., 2001. - Mass mortality event in red coral (*Corallium rubrum*, Cnidaria, Anthozoa, Octocorallia) populations in the Provence region (France, NW Mediterranean). *Mar Ecol Prog Ser*, 217 : 263-272.
- HARMELIN J.G., 1994. - Le peuplement des substrats durs circalittoraux. *Les Biocénoses Marines et Littorales de Méditerranée, Synthèse, Menaces et Perspectives*, D. BEL-LAN-SANTINI, J.C. LACAZE et C. POIZAT éd., Secrét. Faune Flore, Mus. Natn. Hist. Nat., Paris : 118-126.
- HARMELIN J.G., 1995. - Gorgones et corail rouge : les plus beaux ornements de la Méditerranée sont-ils menacés ? *Oceanorama*, 24 : 3-9.
- HARMELIN J.G., 2004. - Environnement thermique du benthos côtier de l'île de Port-Cros (parc national, France, Méditerranée nord-occidentale) et implications biogéographiques. *Sci. Rep. Port-Cros natl. Park*, 20 : 173-196.
- HARMELIN J.G., MARINOPOULOS J., 1993. - *Etat de référence du benthos de substrat dur du parc national de Port-Cros : Etat et altération du peuplement de la gorgone Paramuricea clavata*. Rapport Contrat PNPC n° 92.010.83400, Centre d'Océanologie de Marseille et Parc national de Port-Cros : 1-16.
- HARMELIN J.G., MARINOPOULOS J., 1994. - Population structure and partial mortality of the gorgonian *Paramuricea clavata* (Risso) in the north-western Mediterranean (France, Port-Cros Island). *Marine Life*, 4 (1) : 5-13.
- HARMELIN J.G., SARTORETTO S., FRANCOUR P., 1999. - *Mise en place d'une stratégie de suivi de l'ichtyofaune et des peuplements de gorgonaires de l'archipel de Riou*. Rapport Ville de Marseille, Direction de l'Environnement et des Déchets & COM-DIMAR : 1-110.
- LINARES C., 2003. - *Mortalitat en massa de la gorgonia vermella Paramuricea clavata : avaluació de l'impacte i la recuperació de les poblacions al parc nacional de Port-Cros (França)*. Reball d'investigació del programa d'Estudis Avançats en Ecologia. Ecologia des bentsos mari, Facultat de Biologia, Universitat de Barcelona : 1-39.
- MISTRI M., CECCHERELLI V.U., 1994. - Growth and secondary production of the Mediterranean gorgonian *Paramuricea clavata*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 103 : 291-296.
- MISTRI M., CECCHERELLI V.U., 1995. - Damage and partial mortality in the gorgonian *Paramuricea clavata* in the Strait of Messina (Tyrrhenian Sea). *Mar. Life*, 5 (1) : 43-49.
- MISTRI M., CECCHERELLI V.U., 1997. - Interazioni macrobenthos-mucillagine : danno e recupero di una popolazione di gorgonacei. *Biol. Mar. Medit.*, 4 (1) : 133-139.
- PERES J.M., PICARD J., 1964. - Nouveau manuel de bionomie benthique de la mer Méditerranée. *Rec. Trav. Sta. Mar. Endoume*, 47 (31) : 1-137.



- 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. *C.R. Acad. Sci. Paris, Sciences de la Vie*, 323 : 853-865.
- PEREZ T., HARMELIN J.G., VACELET J., SARTORETTO S., 2002. - *La bioévaluation de la qualité littorale par les peuplements de substrats durs : Spongiaires, Gorgonaires et Bryozoaires comme indicateurs de pollution*. Rapport Programme Liteau. COMDIMAR, MATE-IFREMER, : 1-79 & 1-25.
- RIBES M., COMA R., GILI J.M., 1999. - Heterogenous feeding in benthic suspension feeders: the natural diet and grazing rate of the temperate gorgonian *Paramuricea clavata* (Cnidaria, Octocorallia ) over a year cycle. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 183 : 125-137.
- ROMANO J.C., BENSOUSSAN N., YOUNES W.A.N., ARLHAC D. 2000. - Anomalie thermique dans les eaux du golfe de Marseille durant l'été 1999. Une explication partielle de la mortalité d'organismes benthiques filtreurs? *C. R. Acad. Sci., Paris, Ser. III*. 323 : 415-427.
- SARTORETTO S., 2003. - *Le Réseau de Surveillance Gorgones en région Provence-Alpes-Côte d'Azur : Deuxième campagne de mesure et recommandations*. Conseil Régional PACA/Agence de l'Eau RMC/DIREN PACA/Conseil Général 83/Conseil Général 06/Ville de Marseille/GIS Posidonie/Centre d'Océanologie de Marseille. GIS Posidonie publ., Marseille, Fr. : 1-81.
- TRUE M., 1970. - Etude quantitative de quatre peuplements sciaphiles sur substrats rocheux dans la région marseillaise. *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 69, 1401 :1-48.
- WEINBERG S., 1976. - Revision of the common Octocorallia of the Mediterranean circalittoral. I. Gorgonacea. *Beaufortia*, 24 (313) : 63-104.
- WEINBERG S., 1978. - Mediterranean octocorallian communities and the abiotic environment. *Mar. Biol.*, 49 : 41-57.
- WEINBERG S., 1979. - Autecology of shallow-water Octocorallia from Mediterranean rocky substrata, I. The Banyuls area. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 49 (1) : 1-15.
- WEINBERG S., 1980. - Autoecology of shallow-water Octocorallia from Mediterranean rocky substrata. II. Marseille, Côte d'Azur and Corsica. *Bijdragen tot de Dierkunde*, 50 (1) : 73-86.
- WEINBERG S., 1991. - Faut-il protéger les gorgones de Méditerranée ? *Les espèces marines à protéger en Méditerranée*, C.F. BOUDOURESQUE, M. AVON et V. GRAVEZ éd., GIS Posidonie publ., Marseille : 47-52.
- WEINBERG S., WEINBERG F., 1979. - The life cycle of a gorgonian : *Eunicella singularis* (Esper, 1794). *Bijdragen tot de Dierkunde*, 48 (2) : 127-140.
- ZAR J.H., 1984. - *Biostatistical analysis. Second edition*. Prentice Hall, Englewood Cliffs, USA : 1-718.