



Les coraux et le changement climatique

Les récifs coralliens recouvrent une faible surface des océans, entre 0,08 et 0,16 %, mais abritent environ un tiers de toutes les espèces marines connues à ce jour. Ce succès écologique est dû à une symbiose entre le corail et des micro-algues intracellulaires communément appelées zooxanthelles. Organismes ingénieurs, ils sont à l'origine des plus vastes bioconstructions de notre planète. Véritables oasis de vie, ils assurent la subsistance directe à plus de 500 millions de personnes dans le monde grâce à la pêche, mais leur intérêt pour l'homme va bien au-delà : protection des côtes contre l'érosion, zones de haute valeur touristique... Les services écologiques issus des récifs coralliens sont estimés à environ 27 milliards d'euros par an. Leur croissance est dépendante de nombreux facteurs (lumière, température, pH, nutriments, turbidité...). Ils sont donc extrêmement sensibles aux changements actuels de notre environnement : réchauffement des eaux, acidification des océans, qui s'ajoutent aux perturbations locales (pollution, sédimentation, aménagement des côtes, surpêche, trafic maritime...). Ainsi, une élévation de moins d'un degré Celsius au-delà d'une valeur seuil suffit à provoquer le blanchissement, c'est-à-dire la rupture de la symbiose corail – zooxanthelles, de vastes populations coralliennes, pouvant conduire à la disparition du récif. De même l'acidification des océans perturbe la formation du squelette corallien ainsi que de nombreuses autres fonctions biologiques comme la reproduction. On estime actuellement qu'environ 20 % des récifs ont définitivement disparu, que 25 % sont en grand danger et que 25 % supplémentaires seront menacés d'ici à 2050 si aucune action de gestion n'est menée.

QU'EST CE QU'UN RÉCIF CORALLIEN ?

Les récifs coralliens constituent un écosystème typique de fonds marins peu profonds de la zone intertropicale (de 33° nord et jusqu'à 30° sud environ). L'architecture tridimensionnelle de cet écosystème est formée par l'amoncellement des squelettes calcaires d'organismes marins, les coraux constructeurs de récifs (Cnidaires, Sclérouctiniaux), solidifiés entre eux grâce à l'activité biologique d'organismes calcaires (macroalgues, éponges, vers, mollusques...): les coraux sont appelés « organismes ingénieurs » et le récif est dit « biogénique » puisque résultant d'une activité biologique. Les récifs de coraux sont donc un écosystème construit pas ses propres habitants.

La surface totale des récifs coralliens varie, selon les modes de calcul, entre 284 300 km² (Smith, 1978) à 617 000 km² (Spalding *et al.*, 2001). Ils recouvrent donc entre 0,08 et 0,16 % de la surface des océans. Les seuls récifs français recouvrent une surface de 57 557 km².

Le plus grand récif est la Grande Barrière de Corail (« *Great Barrier Reef* ») qui s'étale le long des côtes nord du Nord-Est de l'Australie sur 2 300 km. Elle est réputée être la seule construction animale visible de l'espace. Le second plus grand récif est français, il s'agit de la barrière de la Nouvelle-Calédonie qui mesure 1 600 km de long. Ces deux barrières récifales sont inscrites au Patrimoine Mondial de l'UNESCO (respectivement en 1981 et 2008).



Les récifs coralliens peuvent présenter différentes formes, dont la première description a été réalisée par Charles Darwin lors de son voyage sur le Beagle (Darwin, 1842):

- Récifs frangeants (« *fringing reefs* »): ils bordent les côtes et maintiennent une zone active de croissance vers le large et une accumulation de coraux morts du côté terre, formant un platier qui devient avec le temps un lagon.
- Récifs-barrières (« *barrier reefs* »): le récif frangeant devient avec le temps récif-barrière suite à l'enfoncement de l'île. De ce fait, le lagon s'élargit et le récif s'éloigne de la côte jusqu'à 1 km.
- Atolls (« *atolls* »): évolution ultime du récif, lorsque l'île a complètement disparu sous la mer. Les atolls gardent la forme circulaire initiale de l'île. Il y a environ 400 atolls dans le monde.

La croissance récifale est de l'ordre de 4 kg de carbonate de calcium (CaCO_3) par m^2 et par an (Smith & Kinsey, 1976), mais les valeurs varient beaucoup d'un récif à un autre et peuvent atteindre dans certains cas 35 kg $\text{CaCO}_3/\text{m}^2/\text{an}$ (Barnes & Chalker, 1990) soit des taux de croissance verticaux annuels de 1 mm à plus de 10 cm. De nombreux facteurs influencent ces taux de croissance: lumière, température (optimale entre 22°C et 29°C), nutriments, courants, turbidité, pH et état de saturation en carbonate de calcium de l'eau de mer...

La formation de carbonate de calcium par les organismes constructeurs de récifs entraîne la libération dans le milieu de gaz carbonique: ainsi, contrairement à ce qui a été longtemps imaginé, un récif principalement dominé par des coraux se comporte comme une source mineure de CO_2 et non comme un puits (environ 1,5 mmol $\text{CO}_2/\text{m}^2/\text{jour}$; Tambutté et al., 2011 pour revue). Les récifs jouent par contre un rôle important comme puits de carbone avec des taux de l'ordre de 70 à 90 millions de tonnes de carbone par an (Frankignoulle & Gattuso, 1993).

À L'ORIGINE DU RÉCIF, LE CORAIL

Le principal bâtisseur du récif est le corail. Autrefois appelés zoophytes en raison de leur ressemblance aux plantes, puis madréporaires,

les coraux constructeurs de récifs sont aujourd'hui inclus au sein de l'ordre des Scléactiniaires (sous-classe des Hexacoralliaires, classe des Anthozoaires, embranchement des Cnidaires). Parmi les Scléactiniaires, environ la moitié des espèces (environ 660 sur 1482 espèces connues à ce jour, Cairns, 1999) participent à la construction récifale, on les appelle alors hermatypiques. Ils sont constitués de polypes de taille variable selon les espèces, constituant des unités fonctionnelles. Chaque polype comporte une bouche entourée de tentacules. Les polypes sont reliés les uns aux autres par un ensemble de cavités, le coelentéron, parcourant le tissu corallien. L'ensemble est dit colonial (bien que la colonie fonctionne comme un organisme unique) et les coraux sont appelés animaux modulaires. Ils adoptent des formes variées selon les espèces, branchues, lamellaires, encroûtantes, massives... et présentent des vitesses de croissance qui peuvent dépasser les 15 cm par an de croissance axiale dans le milieu naturel (Dullo, 2005). Leur taille, chez certains coraux massifs, peut dépasser 6 m de diamètre.

Le succès de l'élaboration et du fonctionnement récifal est largement dû à la capacité de la majorité des coraux Scléactiniaires (un peu moins de 900 espèces, Michel Pichon, Comm. Pers.) d'établir une symbiose mutualiste avec des micro-algues photosynthétiques dinoflagellées, appelées communément zooxanthelles (*Symbiodinium sp.*). Ces dernières sont localisées à l'intérieur des cellules du gastroderme du corail, isolées du cytoplasme animal par une membrane dite périsymbiotique qui contrôle les transferts entre les deux partenaires (Furla et al., 2011). Il existe à ce jour 9 clades de zooxanthelles qui sont potentiellement des espèces différentes (Pochon & Gates 2010). Chacune d'elles présente des caractéristiques propres, suggérant qu'elles pourraient conditionner l'adaptation des coraux à un environnement donné. Les deux partenaires ont co-évolué depuis le Trias (Muscatine et al., 2005), adoptant des capacités uniques (capacité de l'hôte animal à absorber activement le CO_2 , des composés azotés minéraux, à se protéger



des rayons ultra-violets, de l'hyperoxie et du stress oxydant; capacité du symbiote algal à échanger des nutriments avec son hôte... Furla *et al.*, 2005, 2011). Du fait de la présence des zooxanthelles, la distribution des coraux en profondeur est conditionnée par la lumière (généralement entre 0 et 30 m). Outre les zooxanthelles, le corail héberge également de nombreuses bactéries dont les techniques de séquençage moderne permettent de mettre en évidence la diversité. Ces bactéries semblent jouer un rôle physiologique important. L'ensemble de ces associations forme une unité fonctionnelle appelée holobionte, souvent qualifiée de super-organisme.

La photosynthèse des symbiotes est liée à une autre fonction du corail, la biominéralisation, c'est-à-dire sa capacité à construire un squelette calcaire, ou biominéral. La caractéristique du biominéral est d'être un matériau composite comprenant à la fois une fraction minérale et une fraction organique, qui, quoique mineure (< 1% en poids), joue un rôle primordial dans le contrôle du dépôt de carbonate de calcium sous forme d'aragonite (Allemand *et al.*, 2011, Tambutté *et al.*, 2008, 2011). Par des mécanismes encore sujets à débats, la lumière, via la photosynthèse des symbiotes, stimule la calcification du corail par rapport à la calcification nocturne d'un facteur pouvant aller jusqu'à 127, mais dans la majorité des cas ce facteur est compris entre 1 et 5, avec une valeur moyenne de 4 (Gattuso *et al.*, 1999).

Les coraux se reproduisent classiquement de façon sexuée et possèdent un stade larvaire appelé *planula* qui assure la dispersion de l'espèce. Ils possèdent également de fortes capacités de reproduction asexuée par fragmentation et bourgeonnement, propriété utilisée pour développer les cultures *ex situ*.

UN CORAIL, DES CORAUX

Le nom de corail cache cependant de nombreux organismes appartenant à l'embranchement des Cnidaires et à l'origine d'écosystèmes originaux :

- Les coraux d'eaux froides, dits aussi « coraux profonds » (« *cold-water corals* » ou « *deep-sea corals* ») : ces coraux appartiennent au même ordre de Cnidaires que les coraux constructeurs de récifs. Comme eux, ils constituent des organismes ingénieurs, bâtissant un riche écosystème qui sert d'habitat pour de nombreux autres organismes dans les eaux profondes des océans Atlantique, Pacifique, ainsi que de la mer Méditerranée. Au contraire de leurs cousins de surface, ils sont acclimatés à des eaux froides (6°-14 °C) et ne possèdent pas d'algues photosynthétiques. Ces récifs jouent donc un rôle remarquable de refuges et aires de nurserie pour de nombreuses espèces de poissons d'intérêt commercial (Roberts *et al.*, 2009).
- Le coralligène en Méditerranée : composé par un ensemble d'organismes fixés (gorgones, corail rouge, algues calcaires encroûtantes...) le coralligène forme en Méditerranée un écosystème côtier sur falaise très riche. Il revêt un intérêt particulier tout autant pour la pêche que pour le tourisme aquatique (CAR/ASP, 2003).

LE RÉCIF CORALLIEN : UN HOT SPOT DE BIODIVERSITÉ

La capacité à vivre en symbiose avec des Dinoflagellés a permis aux coraux de développer de larges constructions récifales dans des zones normalement oligotrophiques, c'est-à-dire pauvre en éléments nutritifs. Les récifs coralliens existent depuis le Trias, il y a environ 200 millions d'années. Cependant, depuis cette période il y a eu de nombreuses phases de disparition/réapparition. L'élaboration de la Grande Barrière semble commencer il y a 20 millions d'années. Des formes primitives, différentes des coraux modernes, ont cependant existé bien avant le Trias, durant le Dévonien il y a environ 400 millions d'années.

Les récifs coralliens abritent la plus grande diversité biologique sur Terre avec 32 des 34 phylums animaux connus à ce jour et regroupent un tiers des espèces marines connues à ce jour, soit près de 100 000 espèces (Porter & Tougas, 2001). Ainsi, 30 % de la



biodiversité marine connue est abritée dans moins de 0,2 % de la surface totale des océans. Ils constituent ainsi l'équivalent dans le domaine marin des forêts tropicales primaires. Pour comparaison, le nombre d'espèces de mollusques trouvées sur 10 m² de récif dans le Pacifique Sud dépasse ce qui est connu sur l'ensemble de la mer du Nord. Autre exemple, il existe en Nouvelle-Calédonie plus de 400 espèces de nudibranches côtiers alors qu'en France métropolitaine il n'y a guère plus d'une dizaine d'espèces pour un linéaire côtier équivalent.

Cette « biodiversité » n'est cependant pas homogène entre les récifs. Il existe en effet une distribution asymétrique de la diversité et de l'abondance des coraux entre les océans Atlantique et Pacifique, ainsi qu'au sein de ces océans. Dans ces deux océans, la diversité et l'abondance sont concentrées à l'ouest: Triangle du corail (appelé également « centre de biodiversité corallienne ») pour le Pacifique, comprenant la région Malaisie – Indonésie – Philippines - mer de Chine - îles Salomon ; zone Caraïbes pour l'Atlantique. Il existe ensuite un très fort gradient longitudinal ouest-est. La faune et flore associée aux récifs suivent en général des gradients similaires.

LE RÉCIF CORALLIEN : UNE RICHESSE EXCEPTIONNELLE POUR L'HOMME

Les récifs coralliens baignent les côtes de plus de 80 pays à travers le monde (Sheppard *et al.*, 2009) pour lesquels ils constituent une importante source de revenus, tant sur le plan de la nourriture humaine, la protection des côtes ou le tourisme... Environ 275 millions de personnes vivent à travers le monde à moins de 30 km d'un récif de corail et la subsistance de plus de 500 millions dépend directement de ces récifs. Les économistes estiment à un peu plus de 24 milliards d'euros la valeur des services rendus par les récifs annuellement (Chen *et al.*, 2015). Le rapport TEEB (TEEB, 2010) quant à lui évalue à environ 140 milliards d'euros par an le manque à gagner si les récifs coralliens étaient détruits.

Parmi les services écosystémiques rendus par les récifs coralliens, on peut ainsi citer :

1. Les services de prélèvements

- Alimentation: les récifs de corail fournissent 9 à 12 % du poisson pêché dans le monde et 20 à 25 % du poisson pêché par des pays en voie de développement (Moberg & Folke 1999). Ce chiffre grimpe de 70 à 90 % dans les pays de l'Asie du sud-est (Garcia & de Leiva Moreno, 2003). Le revenu total estimé des pêcheries récifales serait d'environ 5 milliards d'euros (Conservation International, 2008). Une grande partie de ces pêches reste traditionnelle, réalisée à pieds par la population locale, principalement les femmes et les enfants qui collectent poissons, mollusques (bénitiers), crustacés (crabes et langoustes), holothuries (aussi appelée trélangs ou concombres de mer)... On estime qu'un récif en bonne santé fournit annuellement entre 5 à 10 tonnes de poissons et d'invertébrés par km².
- Ressources minérales: les récifs coralliens fournissent des matériaux de construction des habitations (Maldives, Indonésie), du sable pour la construction des infrastructures routières ou des fertilisateurs pour les terres de culture... Les récifs des Maldives fournissent ainsi annuellement environ 20000 m³ de matériaux (Moberg & Folke, 1999).
- Ressources vivantes: au-delà de la pêche pour l'alimentation, les récifs permettent également la pêche de poissons coralliens pour l'aquariologie (15 millions de poissons/an pour 2 millions d'aquariologistes dans le monde), la perliculture...

2. Les services de régulation

- Protection côtière: les récifs de coraux contribuent à la protection du littoral de l'action destructive des vagues et des tsunamis. Ce sont ainsi plus de 150000 km de côtes qui sont naturellement protégées par les barrières récifales (www.coralguardian.org). Un récif corallien typique pourrait ainsi absorber jusqu'à 90 % de la force d'impact d'une vague (Wells, 2006). Lors du tsunami dévastateur de 2004 dans l'océan Indien, les côtes protégées par des récifs coralliens en bonne santé n'ont été que peu affectées par la vague mortelle. La



valeur de la protection des littoraux contre les catastrophes naturelles est évaluée entre 20 000 et 27 000 euros par an et par hectare de corail (TEEB, 2010). Le bénéfice total est estimé à 7 milliards d'euros par an (Conservation International, 2008).

3. Les services culturels

- **Tourisme** : par son attrait visuel pour les touristes (tourisme terrestre, plongeurs), les récifs attirent de très nombreux visiteurs favorisant l'emploi dans des zones souvent pauvres. Par exemple, la Grande Barrière de corail d'Australie attire environ 2 millions de visiteurs chaque année et produit un revenu d'environ 4 milliards d'euros à l'économie australienne et 54 000 emplois (Biggs, 2011). Un hectare de corail rapporte chaque année 64 000 à 80 000 euros en opportunités pour le tourisme et les loisirs, selon les estimations compilées par le rapport TEEB. Le seul écotourisme rapporte 800 000 euros par an pour les Caraïbes. Le revenu total annuel issu des récifs est estimé à environ 8 milliards d'euros (Conservation International, 2008).
- **Héritage culturel ou religieux** : les récifs sont le support de nombreuses traditions culturelles ou religieuses. Dans le sud du Kenya par exemple, des rituels religieux sont organisés autour des récifs afin d'apaiser les esprits (Moberg & Folke, 1999).
- **Sources de médicaments et de modèles biologiques** : les nombreux invertébrés marins (éponges, mollusques, coraux mous) sont appelés à fournir de nouveaux médicaments pour la santé humaine, de même que le corail commence à être utilisé comme modèle biologique pour mieux comprendre l'immunité ou les mécanismes du vieillissement (Moberg & Folke, 1999).

LE RÉCIF CORALLIEN : MENACES LOCALES ET GLOBALES

L'écosystème corallien est aujourd'hui menacé à la fois par des atteintes locales (pollutions, sédimentation, développement côtier non durable, la pollution entraînant la destruction du récif, enrichissement nutritif, surpêche, utilisation de méthodes destructrices pour la pêche...) et depuis les années 1980, par des

atteintes globales (réchauffement global, acidification des océans). Ainsi, le *Global Coral Reef Monitoring Network* (GCRMN) estime que 19 % des récifs sont actuellement détruits, 15 % sont sérieusement endommagés et risquent de disparaître d'ici une dizaine d'années et 20 % risquent de disparaître dans moins de 40 ans. De façon plus positive, 46 % des récifs du globe sont en bonne santé (Wilkinson, 2008). Les rares études de suivi de la croissance récifale sur du long terme montrent une nette diminution de la couverture corallienne. Ainsi De'ath et al. (2012) montre que l'analyse de 2258 mesures effectuées sur 214 récifs de la Grande Barrière durant la période 1985 – 2012 permet de mettre en évidence un déclin de la couverture corallienne de 28,0 % à 13,8 % et une perte de 50,7 % de la couverture corallienne initiale.

Parmi les événements globaux qui affectent les récifs, l'augmentation de la température des eaux de surface provoque un phénomène à grande échelle, appelé blanchissement des coraux. Seul exemple visible à l'œil nu de l'impact des changements climatiques sur un écosystème, le blanchissement des coraux (« *coral bleaching* ») correspond à la rupture de la symbiose entre le corail et ses symbiotes zooxanthelles. Réversible dans les premiers jours, le phénomène de blanchissement conduit à la mort du corail au-delà de quelques semaines de « divorce » (Hoegh-Guldberg, 1999 ; Weis & Allemand, 2009). Ce phénomène, dont le mécanisme intime reste toujours débattu, intervient généralement lorsque la température dépasse de 0,5 °C un certain seuil.

Second événement affectant gravement la biologie corallienne, l'acidification des océans est également appelée l'autre effet du CO₂ (Doney et al., 2009). Une partie de l'excès de gaz carbonique produit par les activités humaines se dissout dans les océans, réduisant d'une part l'effet de serre (et donc réduisant l'augmentation de la température du globe) mais provoquant d'autre part une augmentation de l'acidité des océans, selon la réaction :



À ce jour, le pH a diminué d'environ 0,1 unité depuis le début du siècle dernier (8,2 à 8,1) ce qui correspond



à une augmentation de l'acidité des eaux d'environ 30 % (Gattuso & Hansson, 2011). L'acidification affecte principalement la vitesse de calcification des coraux, et donc la croissance récifale. Cependant, il apparaît que les effets varient énormément d'une espèce à une autre d'aucun effet à plus de 50 % d'inhibition pour une même valeur d'ajout de CO₂ (Erez et al., 2011). Les différences de sensibilité pourraient être dues à une capacité différentielle de l'animal à contrôler le pH de son site de calcification (Holcomb et al., 2014; Venn et al., 2013). Mais l'augmentation de CO₂ dissous provoque de nombreux autres effets sur la physiologie corallienne, y compris une altération de l'expression des gènes (Moya et al., 2012; Vidal-Dupiol et al., 2013). Malheureusement notre connaissance de la physiologie de ces organismes est trop lacunaire pour prévoir si les coraux seront capables de s'adapter aux variations rapides de l'environnement, d'autant que les effets conjoints de la diminution du pH des eaux combinés à l'augmentation de leur température semblent, d'après

les premiers travaux, additifs (Reynaud et al., 2003). Le fait que certaines populations de coraux soient capables de résister naturellement à des températures bien plus élevées sans montrer de signe de blanchissement, comme par exemple celles du golfe Persique qui ne commencent à blanchir qu'à des températures supérieures à 34-35°C (Riegl et al., 2011), permet d'espérer qu'une adaptation au réchauffement global est possible. De même, des populations de coraux vivant naturellement à des pH plus acides que la moyenne des océans comme en Papouasie-Nouvelle-Guinée (7,8 par rapport à 8,1) sont tout à fait capables de maintenir une couverture corallienne importante (Shamberger et al., 2014). Malheureusement cette adaptation potentielle à l'acidification des océans ne se retrouve pas sur d'autres sites, comme la Papouasie-Nouvelle-Guinée, où l'on constate au contraire une disparition quasi totale des coraux branchus et une altération profonde du fonctionnement récifal (Fabricius et al., 2011).

RÉFÉRENCES

- ALLEMAND D., FURLA P. and BÉNAZET-TAMBUTTÉ S., 1998 – *Mechanisms of Carbon Acquisition for Endosymbiont Photosynthesis in Anthozoa*. Can J Bot 76: 925-941.
- ALLEMAND D., TAMBUTTÉ É., ZOCCOLA D. and TAMBUTTÉ S., 2011 – *Coral Calcification, Cells to Reefs*. In *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands.
- BARNES D. J. and CHALKER B. E., 1990 – *Calcification and Photosynthesis in Reef-Building Corals and Algae*. In *Coral Reefs*. Amsterdam: Elsevier.
- BIGGS D., 2011 – *Understanding Resilience in a Vulnerable Industry: the Case of Reef Tourism in Australia*. Ecology and Society 16 (1): 30.
- CAIRNS S. D., 1999 – *Species Richness of Recent Scleractinia*. Atoll Res Bull 459: 1-46.
- CAR/ASP, 2003 – *Le coralligène en Méditerranée*. PNUE, 81 pages.
- CHEN P. Y., CHEN C. C., CHU L. and MCCARL B., 2015 – *Evaluating the Economic Damage of Climate Change on Global Coral Reefs*. Global Environmental Change 30: 15-20.
- CONSERVATION INTERNATIONAL, 2008 – *Economic Values of Coral Reefs, Mangroves, and Seagrasses: a Global Compilation*. Center for Applied Biodiversity Science, Arlington, VA, USA. 23 pages.
- DARWIN C. R., 1842 – *The Structure and Distribution of Coral Reefs. Being the First Part of the Geology of the Voyage of the Beagle, under the Command of Capt. Fitzroy, R.N. during the Years 1832 to 1836*. London: Smith Elder and Co.
- DE'ATH G., FABRICIUS K. E., SWEATMAN H. and PUOTINEN M., 2012 – *The 27-Year Decline of Coral Cover on the Great Barrier Reef and its Causes*. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 109 (44), 17995-17999.
- DONEY S. C., V. FABRY J., FEELY R. A. and KLEYPAS J. A., 2009 – *Ocean Acidification: the Other CO₂ Problem*. Ann Rev Marine Sci 1: 169-192.



- DUBINSKY Z. and STAMBLER N., 2011 – *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer. 552 p.
- DULLO W. C., 2005 – *Coral Growth and Reef Growth: a Brief Review*. *Facies* 51: 33-48.
- EREZ J., REYNAUD S., SILVERMAN J., SCHNEIDER K. and ALLEMAND D., 2011 – *Coral Calcification under Ocean Acidification and Global Change*. In DUBINSKY Z. and STAMBLER N. (eds), *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*, Springer Netherlands, pp. 151-176.
- FABRICIUS K. E., LANGDON C., UTHICKE S., HUMPHREY C., NOONAN S. et al., 2011 – *Losers and Winners in Coral Reefs Acclimatized to Elevated Carbon Dioxide Concentrations*. *Nature Clim Change* 1: 165-169.
- FRANKIGNOULLE M. and GATTUSO J.-P., 1993 – *Air-Sea CO₂ Exchange in Coastal Ecosystems*. NATO ASI Series 14: 233-248.
- FURLA P., ALLEMAND D., SHICK M., FERRIER-PAGÈS C., RICHIER S. et al., 2005 – *The Symbiotic Anthozoan: a Physiological Chimera between Alga and Animal*. *Integr Comp Biol* 45: 595-604.
- FURLA P., RICHIER S. and ALLEMAND D., 2011 – *Physiological Adaptation to Symbiosis in Cnidarians*. In DUBINSKY Z. and STAMBLER N. (eds), *Coral Reefs: an Ecosystem in Transition*. Springer Netherlands, pp. 187-195.
- GARCIA S. M. and DE LEIVA MORENO J. I., 2003 – *Global Overview of Marine Fisheries*. In SINCLAIR M. and VALDIMARSSON G. (eds), *Responsible Fisheries in the Marine Ecosystem*. FAO & CABI Publishing.
- GATTUSO J.-P., ALLEMAND D. and FRANKIGNOULLE M., 1999 – *Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels*. In *Coral Reefs: a Review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry*. *Am Zool* 39: 160-183.
- GATTUSO J.-P., FRANKIGNOULLE M. and WOLLAST R., 1998 – *Carbon and Carbonate Metabolism in Coastal Aquatic Ecosystems*. *Annu Rev Ecol Syst* 29: 405-433.
- GATTUSO J.-P. and HANSSON L., 2011 – *Ocean Acidification*. Oxford University Press. 326 p.
- GOLDBERG W. M., 2013 – *The Biology of Reefs and Reef Organisms*. The University of Chicago Press. 401 p.
- HOEGH-GULDBERG O., 1999 – *Climate Change, Coral Bleaching and the Future of the World's Coral Reefs*. *Mar Freshwater Res* 50: 839-866.
- HOLCOMB M., VENN A. A., TAMBUTTÉ É., TAMBUTTÉ S., ALLEMAND D. et al., 2014 – *Coral Calcifying Fluid Ph Dictates Response to Ocean Acidification*. *Sci Rep* 4: 5207.
- HOULBRÈQUE F. and FERRIER-PAGES C., 2009 – *Heterotrophy in Tropical Scleractinian Corals*. *Biol Rev*. 84: 1-17.
- MOBERG F. and FOLKE C., 1999 – *Ecological Goods and Services of Coral Reef Ecosystems*. *Ecol Econ* 29: 215-233.
- MOYA A., HUISMAN L., BALL E. E., HAYWARD D. C., GRASSO L. C. et al., 2012 – *Whole Transcriptome Analysis of the Coral *Acropora millepora* Reveals Complex Responses to CO₂-driven Acidification during the Initiation of Calcification*. *Mol Ecol* 21: 2440-2454.
- MUSCATINE L., GOIRAN C., LAND L., JAUBERT J., CUIF J. P. et al., 2005 – *Stable Isotopes ($\Delta^{13}\text{C}$ and ^{15}N) of Organic Matrix from Coral Skeleton*. *Proc Natl Acad Sci USA* 102: 1525-1530.
- PÊCHEUX M., 2013 – *Review on Coral Reef Bleaching*. Edilivre, 291 p.
- POCHON X. and GATES R. D., 2010 – *A New Symbiodinium Clade (Dinophyceae) from Soritid Foraminifera in Hawaii*. *Molecular Phylogenetics & Evolution*, 56: 492 – 497.
- PORTER J. W. and TOUGAS J. I., 2001 – *Reef Ecosystems: Threats to their Biodiversity*. In *Encyclopedia of Biodiversity*. San Diego: Academic Press, pp. 73-95.
- REYNAUD S., LECLERCQ N., ROMAINE-LILOUD S., FERRIER-PAGÈS C., JAUBERT J. et al., 2003 – *Interacting Effects of CO₂ Partial Pressure and Temperature on Photosynthesis and Calcification in a Scleractinian Coral*. *Global Change Biol* 9: 1660-1668.
- RIEGL B. M., PURKIS S. J., AL-CIBAHY A. S., ABDEL-MOATI M. A. and HOEGH-GULDBERG O., 2011 – *Present Limits to Heat-Adaptability in Corals and Population-Level Responses to Climate Extremes*. *PLoS one*. 6 (9): e24802.



- ROBERTS J. M., WHEELER A., FREIWALD A. and CAIRNS S., 2009 – *Cold-Water Corals: the Biology of Deep-Sea Coral Habitats*. Cambridge University Press, 334 p.
- SHAMBERGER K. E. F., COHEN A. L., GOLBUU Y., MCCORKLE D. C., LENTZ S. J. and BARKLEY H. C., 2014 – *Diverse Coral Communities in Naturally Acidified Waters of a Western Pacific Reef*. *Geophys. Res. Lett.*, 41, doi: 10.1002/2013GL058489.
- SHEPPARD C. R. C., DAVY S. K., PILING G. M., 2009 – *The Biology of Coral Reefs*. Oxford University Press, 339 p.
- SMITH S. V. and KINSEY D. W., 1976 – *Calcium Carbonate Production, Coral Reef Growth, and Sea Level Change*. *Science* 194: 937-939.
- SPALDING M. D., RAVILIOUS C. and GREEN E. P., 2001 – *World Atlas of Coral Reefs*. University of California Press, Berkeley, Los Angeles, London. 424 p.
- TAMBUTTÉ S., TAMBUTTÉ É., ZOCCOLA D. and ALLEMAND D., 2008 – *Organic Matrix and Biomineralization of Scleractinian Corals*. In *Handbook of Biomineralization*. In BÄUERLEIN E. (ed), *Handbook of Biomineralization*, Wiley-VCH Verlag GmbH. pp. 243-259.
- TAMBUTTÉ S., HOLCOMB M., FERRIER-PAGÈS C., REYNAUD S., TAMBUTTÉ É. et al., 2011 – *Coral Biomineralization: from the Gene to the Environment*. *J Exp Mar Biol Ecol*: 58-78.
- TEEB, 2010 – *The Economics of Ecosystems and Biodiversity Ecological and Economic Foundations*. Pushpam Kumar, Earthscan, London and Washington.
- VENN A. A., TAMBUTTÉ É., HOLCOMB M., LAURENT J., ALLEMAND D. et al., 2013 – *Impact of Seawater Acidification on Ph at the Tissue-Skeleton Interface and Calcification in Reef Corals*. *Proc Natl Acad Sci USA* 110: 1634-1639.
- VERON J. E. N., 1995 – *Corals in Space and Time. The Biogeography & Evolution of the Scleractinia*. Australian Institute of Marine Science.
- VERON J. E. N., 2008 – *A Reef in Time. The Great Barrier Reef from Beginning to End*. The Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts, London, England. 289 p.
- VIDAL-DUPIOL J., ZOCCOLA D., TAMBUTTÉ É., GRUNAU C., COSSEAU C. et al., 2013 – *Genes Related to Ion-Transport and Energy Production Are Upregulated in Response to CO₂-Driven Ph Decrease in Corals: New Insights from Transcriptome Analysis*. *PLoS One* 8: e58652.
- WEIS V. M. and ALLEMAND D., 2009 – *What Determines Coral Health?* *Science* 324: 1153-1155.
- WELLS S., 2006 – *In The Front Line Shoreline Protection and other Ecosystem Services from Mangroves and Coral Reefs*. UNEP-WCMC Biodiversity Series 24: 1-34.
- WELLS S., 2006 – *Shoreline Protection and other Ecosystem Services from Mangroves and Coral Reefs*. UNEP-WCMC Biodiversity Series 24.
- WILKINSON C., 2008 – *Status of Coral Reefs of the World: 2008*. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, 296 p.