

Université de Montréal

Liens entre l'hyperpigmentation chez des poissons récifaux et la maladie de la perte de tissu des coraux en Grenade.

*Par*

Bastien Rubin

Département des sciences cliniques

Faculté de médecine vétérinaire

Mémoire présenté à la Faculté de médecine vétérinaire  
en vue de l'obtention du grade de *Maîtrise ès sciences* (M. Sc.)  
en sciences vétérinaires, option sciences cliniques

Décembre 2023

© Bastien Rubin, 2023

Université de Montréal

Département de sciences cliniques, Faculté de médecine vétérinaire

---

*Ce mémoire intitulé*

**Liens entre la santé des poissons récifaux et la prévalence de la maladie de la perte de tissu  
des coraux en Grenade.**

*Présenté par*

**Bastien Rubin**

*A été évalué(e) par un jury composé des personnes suivantes*

**Émile Bouchard**

Président-rapporteur

**Claire Grosset**

Directrice de recherche

**Michèle Doucet**

Codirectrice de recherche

**Juliette Raulic**

Membre du jury

## Résumé

Les coraux durs font face à des menaces croissantes dues à des facteurs anthropogéniques, les rendant vulnérables à des maladies telles que la maladie de perte de tissu des coraux (MPTC). Découverte en Floride en 2014, la MPTC s'est propagée dans la mer des Caraïbes et a atteint la Grenade en 2018, menaçant les récifs locaux. La relation complexe entre les facteurs environnementaux et la susceptibilité des coraux reste mal comprise. De plus, une hyperpigmentation cutanée a été observée chez divers poissons récifaux en Grenade, avec des causes et liens environnementaux inexplorés. Notre étude explore les corrélations potentielles entre la MPTC et l'hyperpigmentation chez la gorette jaune (*Haemulon flavolineatum*) et le chirurgien océanique (*Acanthurus bahianus*) sur 12 sites de plongée de la côte ouest de la Grenade. Nous examinons également les liens entre les scores de pression anthropique et la santé des coraux. Les résultats indiquent une prévalence de la MPTC de 45% à l'ouest de la Grenade en mai 2023, inférieure à celle observée en Floride. La baie de Saint-Georges, soumise à une pression anthropique élevée, montre un taux de mortalité moyen des coraux de 11%, dépassant significativement les sites à faible pression anthropique ( $P=0,020$ ). De plus, la prévalence des poissons hyperpigmentés est corrélée significativement à celle de la MPTC chez les coraux ( $P=0.004$ ), et le score de pression anthropique est positivement corrélé aux pourcentages de coraux morts ( $P=0.001$ ). Cette étude préliminaire pose les bases pour des investigations longitudinales futures, fournissant un aperçu crucial de la MPTC en Grenade.

**Mots-clés** : Dermatopathie des poissons ; maladie de perte de tissus des coraux; octocorallia, facteurs anthropiques, environnement.

## Abstract

Hard coral, as vital habitats for reefs organisms, are threatened by anthropogenic factors, making them more susceptible to diseases, including Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD). First described in Florida in 2014, SCTLD has spread throughout the Caribbean Sea and has been observed in Grenada since 2018, threatening local reefs. The intricate relationship between local environmental factors and coral susceptibility remains poorly understood. Additionally, Grenada's reefs have witnessed skin hyperpigmentation in various fish species, whose etiology and connection to environmental factors remain unexplored. This study investigated potential correlations between SCTLD and hyperpigmentation in French grunt (*Haemulon flavolineatum*) and ocean surgeonfish (*Acanthurus bahianus*) across 12 popular dive sites. It also explored potential links between anthropic pressure scores and coral health. The findings revealed a 45% prevalence of SCTLD among hard coral colonies, lower than observed in Florida. Saint George's Bay, subjected to high anthropic pressure, experienced a significant 11% mean coral mortality rate, surpassing sites with minimal anthropic pressure ( $P=0.020$ ). Furthermore, the prevalence of hyperpigmented fishes significantly correlated with SCTLD prevalence in coral ( $P=0.004$ ), and anthropic pressure scores exhibited a positive relationship with dead coral percentages ( $P=0.001$ ). This preliminary study provides crucial insights into SCTLD in Grenada, laying the groundwork for future longitudinal investigations.

**Keywords:** Fish dermatopathy; stony coral tissue loss disease; octocorallia; anthropic factors, environment .

# Table des matières

<b>Résumé .....</b>	<b>3</b>
<b>Abstract.....</b>	<b>4</b>
<b>Table des matières.....</b>	<b>5</b>
<b>Liste des figures .....</b>	<b>7</b>
<b>Liste des sigles et abréviations .....</b>	<b>9</b>
<b>Remerciements.....</b>	<b>10</b>
<b>Chapitre 1 – Revue de littérature .....</b>	<b>11</b>
1. Introduction.....	11
2. Le corail .....	13
2.2 Bases de données mondiales sur la santé des récifs .....	14
3. Impact des coraux durs sur les communautés de poissons récifaux et conséquences des maladies .....	16
3.1 Importances des coraux durs pour les communautés de poissons récifaux.....	16
3.2 Les menaces naturelles pesant sur les coraux durs.....	18
4. Les maladies coralliennes.....	20
4.1.1 Maladies coralliennes décrites avant 2014 en mer des Caraïbes .....	20
4.1.2 Maladie de perte des tissus des coraux .....	25
4.2 Immunité corallienne.....	30
5. Impact des changements climatiques et des activités anthropiques sur les communautés récifales. ....	31
5.1 Impact des changements climatiques sur les coraux durs .....	31
5.2 Impact des activités anthropiques sur les coraux durs .....	33

5.3	Liens entre la santé des poissons et les maladies coralliennes .....	36
5.4	Causes d'hyperpigmentation chez les poissons .....	37
6.	Méthodologie de recensement sous-marin (plongée scientifique) .....	39
6.1	Méthode du plongeur-itinérant (roving diver).....	39
6.2	Méthode du transect .....	40
6.3	Méthode du quadrat.....	41
7.	Techniques utilisées en milieu naturel pour la détection de lésions sur les poissons .....	42
7.1	Lors de la pêche .....	42
7.2	En plongée sous-marine en apnée (snorkeling) .....	43
7.3	En plongée sous-marine avec scaphandre (scuba).....	44
8.	Méthodes d'évaluation de l'état de santé d'un récif corallien .....	45
<b>Chapitre 2 – Article scientifique .....</b>		<b>49</b>
1.	Abstract .....	50
2.	Introduction.....	51
3.	Materials and Methods.....	53
3.	Results .....	60
4.	Discussion.....	64
5.	Acknowledgement .....	67
<b>Chapitre 3 – Discussion générale .....</b>		<b>69</b>
Conclusion .....		75
Références bibliographiques.....		77

## Liste des figures

- Figure 1.** Photos de colonies affectées par des lésions de la maladie de perte de tissu des coraux (MPTC). (a) Un stade moins avancé et (b) un stade plus avancé, la zone affectée est colonisée par des algues. Les flèches blanches indiquent les lésions du MPTC. (Photos par Michèle Doucet). .28
- Figure 2.** Schémas illustrant les méthodes de transect. (a) Transect en bandes ou ceintures, on recense les échantillons situés à l'intérieur du transect. (b) Transect en ligne, on recense les échantillons situés sur la ligne de transect seulement. ....41
- Figure 3.** Map of the Southwest coast of Grenada showing the 12 study sites used in this study (ArcGisOnline, 2023). Sites marked with the letter L correspond to anthropic pressure score 1 (low). Sites marked with the letter M correspond to anthropic pressure score 2 (medium). Sites marked with the letter H correspond to anthropic pressure score 3 (High). ....54
- Figure 4.** Diagram illustrating the belt transect method used by the coral section team in the study. The path swam by each pair is represented by the arrows. ....57
- Figure 5.** Underwater photographs of coral colonies affected by lesions compatible with Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD). (a) A less advanced stage, (b) a more advanced stage, with the affected area colonized by algae and, (c) a dead coral colony. (SCTLD lesions are pointed by white arrows), (Photos by Michèle Doucet). ....58
- Figure 6.** Underwater Photograph of a french grunt (*Haemulon flavolineatum*) and an ocean surgeon fish (*Acanthurus bahianus*) affected by skin hyperpigmentation in the coastal waters of Grenada (cutaneous lesions are indicated by white arrows). (Photos by Michèle Doucet). ....60
- Figure 7.** Relationship between the mean prevalence of hyperpigmentation in the two fish species evaluated in the study (french grunt (*Haemulon flavolineatum*) and ocean surgeonfish (*Acanthurus bahianus*)) and the prevalence of coral disease calculated at the same dive site on the Southwest coast of Grenada, in May 2023. ....61
- Figure 8.** Box plot of the percentage of dead corals for each of the three anthropic pressure score. The prevalence of dead corals was significantly different between sites with an anthropic pressure score of 1 versus 3. ....62

**Figure 9.** Map of southwest Grenada showing the percentage (%) of healthy, diseased and dead coral for each anthropic pressure score (ArcGisOnline, 2023). .....63



## Liste des sigles et abréviations

AGRRA : Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment

GBR : grande barrière de Corail

GRR : Global Reef Record

MBB : Maladie de la bande blanche

MBJ : Maladie des bandes jaunes

MBN : Maladie de la bande noire

MPTC : Maladie de pertes de tissus des coraux

MVB : Maladie de la variole blanche

NOAA : National Oceanic and Atmospheric Administration

PMT: Palme Masque Tuba

RDT: Roving Diver Technique

RPA : Rayonnement photosynthétique actif

SCTLD : Stony coral tissue loss disease

UV : Ultra-violets

## Remerciements

J'aimerais en premier lieu remercier ma directrice, Dr Claire Vergneau-Grosset, pour l'accompagnement tout au long de la rédaction de ce mémoire. Son expérience dans le monde de la recherche et professorale lui a permis de me soutenir et de me supporter à travers les différents défis que comporte la recherche scientifique. Elle m'a toujours écouté et inspiré, sa passion débordante pour les reptiles, les poissons et le monde marin, ce qui été une source de motivation m'ayant permis de mener à terme ce mémoire de recherche.

J'aimerais également remercier ma co-directrice, Dr Michèle Doucet, de m'avoir fait découvrir le monde de la plongée scientifique. Sans la qualité de ces formations, je n'aurais jamais pu obtenir mes données et le projet n'aurait pas pu être mené à son terme. De plus, j'aimerais la remercier pour son implication en tant qu'officier de sécurité de plongée.

J'aimerais aussi remercier l'équipe de plongeurs, composée d'étudiants de la FMV, de mon comité-conseil et des professionnels de plongées de l'Aquarium du Québec nous ayant accompagnés. Leurs contributions en Grenade nous auront permis d'obtenir des données indispensables pour le bon déroulement de ce projet.

Je tiens également à remercier les autres membres de mon comité-conseil, la professeure Sandra Ann Binning et la Dr Carolyn Gara-Boivin, pour leur soutien, leur disponibilité et leurs participations à l'échantillonnage.

Finalement, j'aimerais remercier ma famille, mes amis et ma conjointe qui m'ont soutenu tout au long de mon parcours scolaire. Compléter une maîtrise est un processus méticuleux avec une courbe d'apprentissage importante. Le fait de m'avoir ouvert au monde vétérinaire m'a montré à quel point un projet transdisciplinaire peut être enrichissant dans une carrière. Le support de mon entourage est le principal facteur m'ayant donné le courage et la motivation de mener à terme ce projet.

# Chapitre 1 – Revue de littérature

## 1. Introduction

Les récifs coralliens sont des écosystèmes importants qui abritent une grande variété de vie marine (Obura et al., 2019). Ils protègent également les côtes de l'érosion due aux vagues et aux tempêtes, absorbent le carbone et l'azote et contribuent au recyclage des nutriments (Komyakova et al., 2018; Obura et al., 2019). Les récifs coralliens jouent également un rôle crucial pour des milliards de personnes dans le monde, en créant des habitats propices à la pêche et en offrant des possibilités d'activités touristiques et récréatives pour les populations côtières (Guannel et al., 2016).

Alors que les récifs coralliens n'occupent que 0,2% de l'océan, ils abritent 25% de la vie marine et comptent entre 35 000 et 60 000 espèces de plantes et d'animaux (El-Naggar, 2020; Souter et al., 2020). Les coraux sécrètent effectivement un squelette de carbonate de calcium qui s'accumule au fil du temps, créant ainsi une matrice récifale tridimensionnelle qui sert d'habitat à des milliers de poissons et d'invertébrés (Hoegh-Guldberg et al., 2017). Les récifs coralliens produisent aussi près de la moitié de l'oxygène sur Terre de par la capacité photosynthétique du corail (Nelson & Altieri, 2019; Candy et al., 2023). Cette dernière provient d'une relation symbiotique entre le corail et les zooxanthelles, une espèce d'algues photosynthétiques (Nelson & Altieri, 2019). La perte de ces récifs pourrait avoir des effets négatifs importants sur la biodiversité marine, mais également pour les animaux terrestres au vu du rôle crucial que jouent les coraux sur la planète (Komyakova et al., 2018)

Au cours des dernières années, les menaces qui pèsent sur les récifs se sont intensifiées, en particulier les maladies coralliennes (Ward & Lafferty, 2004). Ces dernières pourraient devenir de plus en plus fréquentes en raison des changements climatiques et d'autres facteurs de stress anthropiques, tels que le développement côtier, l'eutrophisation ou la surpêche (Burke et al., 2011; Maynard et al., 2015). Des épizooties de maladies coralliennes ont été signalées dans de nombreuses régions récifales, y compris les zones isolées et protégées (Johnson et al., 2022) et ont contribué à un déclin important de la couverture corallienne.

Les maladies coralliennes surviennent généralement en réponse à des stress biologiques, tels que les bactéries, les champignons et les virus ainsi que des stress non biologiques, tels que l'augmentation de la température de la surface de la mer, les rayons ultraviolets et les polluants (Grottoli et al., 2018; Renzi et al., 2022). Certains scientifiques pensent que cette augmentation est liée à la détérioration de la qualité de l'eau, associée aux polluants d'origine anthropiques et à l'augmentation des températures de surface de l'océan (Dao et al., 2021). Ces facteurs peuvent favoriser la prolifération et la colonisation d'agents pathogènes (Hoegh-Guldberg et al., 2017; Dao et al., 2021). Toutefois, l'étiologie des maladies coralliennes est rarement identifiée. L'apparition d'épisodes épidémiques est souvent considérée comme multifactorielle (Hoegh-Guldberg et al., 2017; Grottoli et al., 2018; Dao et al., 2021).

Parmi les maladies coralliennes les plus courantes, citons le blanchiment des coraux, la maladie de la bande noire, la maladie de la bande blanche, la peste blanche, la variole blanche ou encore la maladie de la perte des tissus du corail (MPTC) (Aeby et al., 2021; Cróquer et al., 2021; Neely et al., 2021). Cette dernière, découverte récemment en Floride est l'une des plus mortelles et a un impact significatif sur les coraux des Caraïbes depuis 2014 (Cróquer et al., 2021). On estime que près de 90% des coraux de Floride sont désormais affectés par la MPTC et la maladie ne cesse de s'étendre dans d'autres régions des Caraïbes (Alvarez-Filip et al., 2019; Kramer et al., 2019; Cróquer et al., 2021).

Les coraux ne sont pas les seuls touchés par la pollution et les réchauffements climatiques. En effet, ces facteurs affectent également le reste des organismes marins (Council, 2022). L'eutrophisation a aussi été associée à des maladies chez les poissons (Chislock et al., 2013). Par exemple, la pollution a été associée à l'augmentation de la prévalence d'infection d'ectoparasites chez le poisson-lait (*Chanos chanos*) (Irawan & Mahasri, 2021). D'autre part il a été constaté que les poissons infectés par l'isopode *Ceratothoa italica* dans les zones fortement anthropisées avaient une diminution de croissance par rapport aux poissons situés dans les zones non infestées par ce parasite (Sala-Bozano et al., 2012).

Les effets combinés des changements climatiques et de la pollution des océans compromettent gravement la santé marine, menaçant la biodiversité, la stabilité des écosystèmes et la sécurité

alimentaire des populations dépendantes des ressources marines (Gattuso et al., 2018; Sumaila & Tai, 2020). Il est donc essentiel d'étudier les conséquences de ces changements pour mieux comprendre comment protéger les écosystèmes marins et plus particulièrement les récifs coralliens.

Cette revue va donc détailler diverses caractéristiques du corail et des maladies qui menacent ces invertébrés en synthétisant la littérature pertinente dans ce domaine. En premier lieu nous examinerons brièvement les données mondiales concernant la santé des récifs coralliens. Nous discuterons ensuite de l'impact des coraux durs sur les communautés de poissons récifaux, puis nous présenterons des maladies coralliennes les plus connues, notamment la MPTC. Par la suite, une section combinée portera sur l'impact de la pollution et des réchauffements climatiques sur les poissons marins et les coraux. Enfin, les principales méthodes de recensement sous-marin permettant d'évaluer la santé des récifs seront présentées.

## **2. Le corail**

### **2.1 Les Scléactiniaires**

Les scléactiniaires, également appelés coraux durs, sont des invertébrés marins de l'embranchement des Cnidaires dans lequel on retrouve également, les anémones (*Actinaria*), les coraux mous (*Alcyonacea*) ou encore les méduses (*Medusozoa*) (Hoegh-Guldberg et al., 2017). Ces animaux sécrètent des squelettes de carbonate de calcium qui sert d'habitat à des milliers d'organismes marins (Hoegh-Guldberg et al., 2017).

La particularité qui démarque les coraux durs des autres Cnidaires est leur symbiose avec des protistes dinoflagellés du genre *Symbiodinium* spp., aussi appelé zooxanthelles (Hoegh-Guldberg et al., 2017). Leurs symbiotes intracellulaires sont capables de réaliser la photosynthèse et de fournir au corail hôte une riche source de sucres, de glycérol, de lipides et d'autres composés organiques (Muscatine, 1990). Cette relation permet aux coraux de croître et de se calcifier à un rythme élevé dans les eaux claires, chaudes et peu profondes des mers tropicales (Muscatine & Porter, 1977). La majorité des scléactiniaires hébergeant du *Symbiodinium* ne dépassent pas 40 m de profondeur en raison de leur besoin important en lumière (Muscatine, 1990; Hoegh-Guldberg

et al., 2017). Cependant, certaines espèces comme *Leptoseris hawaiïensis* ont été retrouvés à plus de 100 m de profondeur (Luck et al., 2013; Englebert et al., 2015).

L'Homme tire de nombreux avantages des récifs coralliens, notamment en termes d'alimentation, de revenus, de loisirs, de protection côtière, de cadre culturel et de nombreux autres biens et services écosystémiques (Cinner et al., 2009; Costanza et al., 2014). Aux États-Unis par exemple, la National Ocean and Atmospheric Administration (NOAA) a estimé la valeur économique des récifs coralliens à plus de 3,4 milliards de dollars (Edwards, 2013).

## **2.2 Bases de données mondiales sur la santé des récifs**

Les coraux constructeurs de récifs existent depuis plus de 200 millions d'années, mais ils sont maintenant confrontés à de nouvelles menaces induites par l'Homme au cours de l'Anthropocène (Woodroffe & Webster, 2014; Putnam et al., 2017). Au cours de l'Holocène (il y a plus de 11 000 ans), les récifs étaient résistants, avec un rétablissement rapide, mais cette résistance se serait affaiblie en raison de facteurs anthropogéniques modifiant radicalement les récifs coralliens (Hughes et al., 2017a; Roff, 2020). Les récifs ont en effet évolué vers des systèmes plus dynamiques et plus hétérogènes où les facteurs de stress ne sont pas purement additifs, mais interagissent de manière complexe (Ban et al., 2014).

À l'échelle mondiale, le réchauffement et l'acidification des océans compromettent l'accrétion de carbonate dans les récifs coralliens, ce qui entraîne une diminution de la diversité des communautés récifales (Hughes et al., 2003; Hoegh-Guldberg et al., 2017). Les coraux sont progressivement remplacés par des algues (Hughes et al., 2010; Roff & Mumby, 2012). Depuis 2011, la quantité d'algues sur les récifs coralliens du monde a augmenté d'environ 20%, reflétant la diminution de la couverture corallienne qui a commencé au début des années 2000 (Souter et al., 2021).

La résistance est mise à l'épreuve aujourd'hui et les récifs coralliens ont du mal à se rétablir complètement à cause des fortes pressions anthropiques (Souter et al., 2021). En raison de la diminution de l'intervalle entre les épisodes de blanchissement des coraux, qui se traduit par une destruction des zooxanthelles symbiotiques, les coraux n'ont pas assez de temps pour se rétablir avant le prochain épisode (Souter et al., 2021).

Plusieurs bases de données mondiales en ligne ont vu le jour ces dernières années et jouent aujourd'hui un rôle crucial dans la compréhension et la préservation des récifs coralliens. En premier lieu, « *L'Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment* » (AGRRA) fondé en 1997 a créé une plateforme interactive permettant de visualiser des données sur les compositions spécifiques des coraux dans le monde, la couverture coralliennes, les maladies corallienne, la couverture d'algues marines et même la biomasse de poissons retrouvés sur les récifs (AGRRA, 2019). Cette ressource fournit une vision globale des défis auxquels les récifs sont confrontés, facilitant ainsi la mise en œuvre de stratégies de conservations ciblées.

Une autre base de données essentielle est le *Global Reef Record* (GRR), spécialisée dans la capture de photos tridimensionnelles sous-marines (GRR, 2023). Ces images offrent une perspective détaillée de la santé des récifs et de l'évolution de la structure au fil du temps, fournissant ainsi des informations clef pour évaluer les impacts des changements climatiques et des activités humaines sur les écosystèmes récifaux. La base de données GRR peut être consultée librement par tous les acteurs qui interviennent dans la conservation des récifs coralliens.

Un autre aspect intéressant est l'étude de la phylogénie des coraux sur la base de données *Coral Trait* (Madin et al., 2016). Sur cette ressource, on peut consulter les données génétiques qui retracent les relations évolutives entre les différentes espèces de coraux. C'est une initiative qui a été mise en place par des chercheurs de l'université de Macquarie en Australie. Elle recense aujourd'hui près de 56 traits pour 1547 espèces de coraux durs (Madin et al., 2016). Cette base de données contribue à la compréhension de la diversité génétique des coraux, un outil très utile pour caractériser les différentes espèces, ce qui est encore aujourd'hui un défi dans l'étude de ces animaux.

Finalement, l'importance de la Science participative dans la contribution aux bases de données mondiales sur les récifs coralliens ne peut être négligée. En effet, bien que les participants ne soient pas forcément des spécialistes du domaine, le nombre important de données qu'il est possible de récolter permet de pallier ce manque de précision en diluant les informations erronées. Des initiatives telles que l'organisme *Reef check* et l'initiative *Coral Watch* mobilisent

des plongeurs récréatifs du monde entier pour surveiller et collecter des données sur la santé des récifs. Des protocoles détaillés et simples à appliquer sont disponibles pour chaque région du monde sur le site internet de ces organismes (ReefCheck, 2023; Coral Watch 2024).

Ces initiatives ont permis de constater la dégradation des récifs coralliens. En effet, au cours des trois dernières décennies, la couverture corallienne a diminué d'environ 53% dans l'Atlantique Ouest, de 40% dans le bassin Indopacifique et de 50% sur la Grande Barrière de Corail (GBR) (Gardner et al., 2003; De'Ath et al., 2012). En une trentaine d'années, la couverture corallienne a perdu près de 11 700 km<sup>2</sup> de surface au niveau mondial, ce qui représente plus que l'ensemble des coraux des récifs australiens (Souter et al., 2021). Ce déclin de la couverture corallienne s'accompagne d'une perte de complexité structurelle qui se traduit par des altérations de la structure trophique et des réductions des services écosystémiques (Birkeland, 2015).

Toutes ces observations indiquent clairement que l'état de la plupart des récifs coralliens de la planète est en train de se dégrader. Toutefois, les récifs coralliens de la région de l'Asie du Sud-Est qui correspondent à environ 30% des récifs coralliens du monde présentent une augmentation de diversité par rapport aux données d'il y a 30 ans (Souter et al., 2021).

### **3. Impact des coraux durs sur les communautés de poissons récifaux et conséquences des maladies**

#### **3.1 Importances des coraux durs pour les communautés de poissons récifaux**

Les réseaux trophiques constituent un thème important en écologie. En effet, les communautés sont régies par des transferts d'énergies et de carbones à travers les réseaux trophiques, la compréhension de ces réseaux alimentaires est un bon outil pour décrire la structure des communautés (Pimm, 1979).

La richesse en espèces et l'abondance des communautés de poissons de récifs ont souvent été liées à la complexité structurelle ou topographique d'un écosystème. Une grande complexité



topographique peut favoriser une abondance et une diversité élevées parce qu'elle offre plus de refuges, diminue les taux de rencontre entre les concurrents ainsi qu'entre les prédateurs et leurs proies, et réduit par conséquent les effets de la prédation et la compétition (Sano et al., 1987; Hixon & Menge, 1991; Beukers & Jones, 1998; Almany, 2004). Une grande complexité peut également favoriser la co-occurrence d'espèces spécialisées dans différentes caractéristiques de l'habitat récifal, telles que les parois verticales, la matrice récifale horizontale et les grottes (Depczynski & Bellwood, 2004). Bien que la complexité topographique de l'habitat ait été identifiée comme l'un des principaux facteurs prédictifs de la diversité des poissons de récifs, elle ne semble pas avoir une expérience universelle (Sale & Douglas, 1984; Roberts & Ormond, 1987) et la possibilité qu'elle covarie avec d'autres caractéristiques importantes de l'habitat a rarement été prise en compte.

Un grand nombre d'études ont montré une relation positive entre la diversité ou l'abondance des poissons et la couverture en coraux vivants (Bell & Galzin, 1984; Sano et al., 1984; Bouchon-Navaro & Bouchon, 1989; Jones et al., 2004). La couverture corallienne est particulièrement importante pour les espèces qui dépendent des coraux, comme les poissons corallivores tels que le poisson-lime à tâches (*Oxymonocanthus longirostris*), les poissons-papillons (*Chaetodontidae*), les poissons-perroquets (*Scaridae*) (Bell & Galzin, 1984; Kokita & Nakazono, 2001; Pratchett et al., 2006; Mumby, 2009) ou des espèces qui dépendent de l'habitat corallien pour leur reproduction (Booth & Beretta, 1994; Öhman et al., 1998; Syms & Jones, 2000; Jones et al., 2004). Le déclin de l'abondance de ces espèces dépendantes du corail a souvent été associé à la perte de la couverture corallienne (Williams, 1986; Öhman et al., 1998; Jones et al., 2004; Munday, 2004; Pratchett et al., 2008). Cependant, le déclin de la diversité d'espèces récifales peut ou non être associé à d'autres facteurs tels que la perte d'espèces coralliennes et la complexité topographique, ce qui rend difficile l'évaluation de l'importance globale de la perte corallienne.

Les différences observées dans les effets de la couverture corallienne ou de la complexité topographique sur l'abondance et la diversité des poissons peuvent également s'expliquer par des changements dans la diversité des habitats (Obura et al., 2019). Certaines études ont montré des relations positives entre la structure des communautés de poissons et la diversité des habitats ainsi que la diversité corallienne et la richesse des espèces coralliennes (Bell & Galzin, 1984;

Bouchon-Navaro & Bouchon, 1989; Chabanet et al., 1997). D'autres études n'ont pas trouvé de relation (Risk, 1972; Luckhurst & Luckhurst, 1978; Sale & Douglas, 1984). Ces résultats contradictoires concernant l'effet des coraux sur les communautés de poissons proviennent probablement de l'utilisation de mesures différentes de la diversité de l'habitat. D'autre part, la relation entre la diversité des poissons et la diversité et l'abondance des coraux peut être faussée dans la littérature en raison des difficultés associées à la classification des espèces de coraux (Chabanet et al., 1997).

Il y a plusieurs raisons de penser qu'une réduction de la diversité des coraux affectera les communautés de poissons de récif (Komyakova et al., 2013). La plupart des espèces de poissons récifaux ont des exigences spécifiques en matière de micro habitats (Holbrook et al., 1990; Ansell et al., 1998; Depczynski & Bellwood, 2004) et nombre d'entre elles dépendent fortement d'une série restreinte d'espèces de coraux (Tyler, 1971; Sale & Douglas, 1984; Munday et al., 1997; Gardiner & Jones, 2005) ou de la morphologie des coraux pour s'abriter ou se reproduire (Liberman et al., 1995; Holbrook et al., 2002a, b). Cependant, étant donné que les espèces coralliennes diffèrent grandement dans leur forme de croissance et leur structure de ramification, la diversité corallienne et la complexité topographique des récifs peuvent être étroitement liées. Il est donc difficile d'évaluer l'importance relative des différentes variables de l'habitat dans la structuration des communautés de poissons. Cependant, les coraux ont globalement un effet bénéfique sur les poissons et la perte de cet habitat pourrait s'avérer problématique à l'avenir (Leitão et al., 2023).

### **3.2 Les menaces naturelles pesant sur les coraux durs**

Les coraux étant des espèces sessiles, ces organismes ne peuvent pas s'éloigner des conditions défavorables. Leur interaction avec l'environnement est régulée par leur forme de croissance et leurs changements physiologiques (Erftemeijer et al., 2012). Le succès des coraux constructeurs de récifs repose en grande partie sur les zooxanthelles. Pour cette raison, l'absence ou l'excès de lumière peut être un facteur de stress (Achtuv & Dubinsky, 1990). L'augmentation de la turbidité associée aux sédiments en suspension, surtout lorsqu'ils sont fins, diminue la qualité et la quantité de la lumière incidente, ce qui entraîne une baisse de la productivité photosynthétique

des zooxanthelles (Falkowski et al., 1990; Richmond, 1993). Les sédiments peuvent également colmater les pores de coraux et les étouffer (Erftemeijer et al., 2012). La turbidité réduit le rayonnement photosynthétique actif (RPA) ambiant et entraîne une diminution de la productivité des zooxanthelles, ce qui diminue les apports nutritionnels aux coraux (Erftemeijer et al., 2012). Les sédiments qui se déposent sur les tissus coralliens provoquent un ombrage et un étouffement supplémentaire et contribuent ainsi à une diminution supplémentaire de l'activité photosynthétique des zooxanthelles et peuvent même entraîner le blanchiment des coraux (Glynn, 1996; Brown, 1997). Une augmentation de turbidité ne cause pas seulement de la mortalité, mais implique également des effets sublétaux tels qu'une croissance réduite, des taux de calcification plus faibles et une productivité réduite, le blanchiment, une sensibilité accrue aux maladies, des dommages physiques aux tissus coralliens et aux structures récifales et une régénération réduite à la suite de dommage tissulaire (Erftemeijer et al., 2012).

La prédation est également une menace naturelle qui pèse sur les coraux durs. Étant des animaux avec une structure très rigide, peu d'espèces sont capables d'avoir un impact significatif sur une population récifale de coraux durs. Cependant, l'étoile de mer corallivore à couronne d'épines (*Acanthaster planci*) est l'un des rares prédateurs pouvant causer des dégâts à long terme sur les coraux (Bruno & Selig, 2007). Les invasions d'*A. planci* ont des effets variables sur les communautés coralliennes (Moran, 1986). Jusqu'à 30% de perte de la couverture corallienne ont été signalés sur la GBR (Pratchett, 2010), 50% de perte en Indonésie (Baird et al., 2013) et plus de 40% dans le sud du Japon (Mahichi & Arii, 2013). *A. planci* attaque généralement la tête d'un corail par le haut, laissant une cicatrice distinctive (Leray et al., 2012). La perte de corail lors d'une invasion est principalement influencée par les espèces coralliennes (*A. planci* montrant des préférences pour certaines espèces de coraux comme les *Acropora* spp.) (Glynn, 1974, 1976; Pratchett et al., 2009) et par l'identité des symbiotes coralliens qui défendent leurs hôtes contre les attaques (Glynn, 1980; Glynn, 1987; Pratchett et al., 2000; Pratchett, 2001). En effet, certains invertébrés comme les crabes coralliens (*Trapeziidae*) et crevettes serpentines (*Alpheidae*) peuvent améliorer la survie du corail en le défendant contre les étoiles de mer corallivores (Glynn, 1980; Glynn, 1987; Pratchett, 2001) et en nettoyant les sédiments (Stewart et al., 2006; Stier et al., 2012). Les causes des épizooties d'*Acanthaster* restent largement inconnues et sont

probablement le résultat d'une combinaison de plusieurs facteurs (Fabricius et al., 2010), notamment le ruissellement terrestre, la surpêche des prédateurs et l'augmentation des températures à la surface de la mer, qui sont considérés comme favorisant la survie des étoiles de mer avant et après la colonisation (Lucas, 1973; Birkeland, 1982; Brodie, 1992). D'autres prédateurs de coraux, comme les langues de flamant (*Cyphoma gibbosum*) peuvent parasiter les coraux. Globalement dans le cadre de ce projet, il était important de savoir reconnaître les lésions causées par ces organismes afin de les différencier de lésions de MPTC.

Il existe donc des menaces naturelles comme la prédation ou la turbidité, mais ces menaces font partie intégrante d'un récif corallien et les coraux sont équipés pour tolérer ces dangers. Pour cette raison, les maladies coralliennes semblent être une menace plus importante pour les récifs de nos jours en mer des Caraïbes.

## **4. Les maladies coralliennes**

### **4.1.1 Maladies coralliennes décrites avant 2014 en mer des Caraïbes**

Les maladies coralliennes sont aujourd'hui l'une des principales causes de la dégradation des récifs et de la mortalité des coraux (Burke et al., 2023). La prévalence de ces maladies a augmenté au cours des dernières décennies et l'apparition de ces maladies est corrélée à l'augmentation de la température de l'eau de mer (Burke et al., 2023). L'une des conséquences du réchauffement climatique sera probablement le déclin massif des récifs coralliens (Burke et al., 2023). Plusieurs maladies coralliennes seront décrites dans le paragraphe suivant dans le but de les distinguer de la MPTC. Ce paragraphe illustre aussi la difficulté d'identifier et confirmer les agents pathogènes impliqués dans les maladies coralliennes.

La maladie de la bande noire (MBN) a été la première maladie corallienne à être rapportée dans la littérature (Antonius, 1973). Elle a été observée pour la première fois dans les années 70 sur les récifs du Belize, dans les Caraïbes occidentales, et a été décrite comme un assemblage microbien formant une bande qui se déplaçait sur les colonies apparemment saines, détruisant activement les coraux (Antonius, 1973; Richardson, 2004). Elle a désormais une répartition

mondiale (Richardson, 2004). Cette maladie détruit le tissu corallien et laisse derrière elle le squelette corallien exposé. La bande est de couleur noire, ce qui explique son nom. Certaines études ont fourni des résultats histologiques révélant l'effet de la MBN sur les tissus coralliens. Peters (1993) a montré que les tissus nécrotiques associés à la MBN présentaient une prédominance de filaments cyanobactériens dans les tissus. De même, Bythel *et al.*, (2002) ont trouvé des filaments de cyanobactéries dans les tissus dégradés par la MBN. Des bactéries semblent être des agents contaminants secondaires dans ces lésions, et des études poussées ont évalué les populations bactériennes présentes dans chaque strate dans la bande noire (Richardson, 1996; Stoskopf *et al.*, 2022). Cependant, le pathogène principal n'a pas été formellement identifié pour cette maladie (Richardson, 2004). Cette maladie progresse sur les colonies à une vitesse de 3 mm/jour et touche aussi bien les coraux durs que les gorgones (*Gorgonacea* spp.) (Richardson, 2004). Sur les récifs tempérés, la MBN présente un cycle saisonnier distinct dans lequel la maladie est présente principalement pendant les mois les plus chauds lorsque la température de l'eau dépasse 28°C (Richardson, 2004). Dans certains cas, la maladie se manifeste tout au long de l'année et elle a rarement été observée à des températures inférieures à 20°C (Richardson, 2004). Selon les résultats obtenus *in vitro*, la MBN est plus active lorsque la température de l'eau dépasse 30°C (Richardson, 2004). En lien avec la température optimale pour la MBN, les colonies atteintes par la maladie se limitent à des profondeurs ne dépassant pas les 10 m (Antonius, 1973; Rützler *et al.*, 1983; Taylor, 1983).

La maladie de la bande blanche (MBB) a également été observée pour la première fois dans les années 1970 en mer des Caraïbes (Gladfelter *et al.*, 1978). Ce premier foyer d'infection a été signalé sur des coraux de la famille des acroporidés (*Acropora cervicornis* et *Acropora palmata*) et elle aurait restructuré certains récifs des Caraïbes à la suite d'épizooties (Aronson & Precht, 1997, 2001). La MBB se manifeste par le biais de bandes blanches à la base des branches d'acroporidés et se déplace ensuite vers l'extérieur en direction des pointes de croissance de la colonie (Bythell *et al.*, 2004). La destruction des tissus est rapide et la mort de la colonie entière est fréquente (Bythell *et al.*, 2004). Des expériences *in vitro* ont montré qu'un stress environnemental pouvait précipiter la mortalité des colonies affectées (Antonius, 1981b; Antonius, 1988). Les signes de la maladie de la bande blanche sont difficiles à distinguer de ceux

de la peste blanche, à l'exception que seuls les acroporidés sont affectés par cette maladie (Bythell et al., 2004; Randall & van Woosik, 2015). La maladie des bandes blanches se caractérise par une lésion progressive qui, partant d'un point d'infection, s'étend vers l'extérieur de la colonie à une vitesse uniforme le long de la bande (Bythell et al., 2004). La bande blanche exposant le squelette de la colonie, des communautés algales y deviennent visibles. Les bactéries *Vibrio carchariae*, *V. alginolyticus*, *V. owensii* et *Pseudomonas rubra* pourraient être associées à la maladie des bandes blanches (Ritchie & Smith, 1995a, b; Ritchie & Smith, 1998). Cependant, malgré ces associations préliminaires, les tentatives visant à vérifier les postulats de Koch n'ont jusqu'à présent pas établi de manière concluante leur statut d'agent causal (Bythell et al., 2004). Les études dédiées à élucider le rôle de ces bactéries ont été entravées par la difficulté de maintenir des colonies saines d'acroporidés dans des aquariums de laboratoires (Bythell et al., 2004; Nugraha et al., 2019). Une investigation récente a révélé que les coraux affectés par la maladie présentent une diversité microbienne significativement plus élevée que leurs homologues sains (Schul et al., 2023). Par ailleurs, des tests en laboratoire ont démontré, à l'aide de séquençage ARN, que *Vibrionales* et *Rickettsiales* sont des candidats potentiels responsables de la maladie. Une hypothèse alternative est que la maladie de la bande blanche pourrait être une forme de nécrose liée au stress environnemental plutôt qu'à un agent pathogène (Antonius, 1981a). La maladie peut même se propager à contrecourant, ce qui suggère que la transmission est indépendante du flux d'eau (Gladfelter, 1982; Bythell et al., 2004).

La peste blanche est une maladie qui a été initialement signalée en 1977 sur six espèces de coraux dans l'archipel des Keys en Floride (Dustan, 1977). La maladie se caractérise par des lésions multifocales sur la colonie qui s'étendaient de plusieurs millimètres chaque jour, entraînant souvent la mortalité de la colonie. Elle s'est avérée transmissible entre colonies, suggérant la présence d'un pathogène, bien que les virus suspects n'aient pas été confirmés par les postulats de Koch (Stoskopf et al., 2022). En 1995, une variante plus rapide, nommée peste blanche de type II, a été observée sur 17 espèces de coraux (Bythell et al., 2004). Ce nouveau foyer a été nommé, peste blanche de type II, en raison des signes similaires du premier type, mais une vitesse de progression plus rapide (Richardson et al., 1998). La maladie était très répandue sur le corail *Dichacaenia stokesii*, affectant les petites colonies de 10cm de diamètre et moins. En 1999, une

peste blanche de type III a été détectée, se distinguant par une progression encore plus rapide de plusieurs dm par jour (Richardson et al., 2001). Elle a été observée sur de plus grandes colonies dans les Caraïbes telles que *Colpophyllia natans* et *Montastrea annularis*. Cette dernière s'est répandue dans l'ensemble des Caraïbes avec la peste blanche de type II (Nugues, 2002; Weil et al., 2002; Borger, 2003; Miller et al., 2003).

La maladie de la variole blanche (MVB), également appelée serratiose acroporidienne (Patterson et al., 2002) affecte exclusivement le corail *A. palmata* et a été décrite pour la première fois en 1996 sur les récifs au large de Key West, en Floride (Holden, 1996). Elle s'est désormais étendue dans l'ensemble des Caraïbes (Porter et al., 2001; Rodriguez-Martinez et al., 2001; Santavy et al., 2001; Patterson et al., 2002). Cette maladie se caractérise par des taches blanches distinctes, de forme irrégulière dépourvue de tissu corallien. Chez les colonies les plus impactées par la maladie, les lésions peuvent fusionner, entraînant une perte de tissu qui s'étend à l'ensemble de la colonie. Pour cette maladie, les postulats de Koch ont été vérifiés et l'agent pathogène primaire serait *Serratia marcescens*. Cet agent pathogène pourrait être le premier ayant un lien possible avec la pollution de l'eau (Patterson et al., 2002). Bien que cela reste hypothétique, les études récentes sur cette maladie ont permis de constater que sa prévalence augmentait dans les régions où les eaux côtières étaient affectées par les rejets d'eaux usées d'origines humaines (Sutherland & Ritchie, 2004; Sutherland et al., 2010; Joyner et al., 2015).

La maladie des taches sombres a été observée pour la première fois au début des années 1990 lors d'un épisode de blanchiment dans l'archipel de Nuestra Senora de las Islas del Rosario (Caraïbes colombiennes) (Solano et al., 1993; Gil-Agudelo et al., 2004). Initialement signalée comme un type de blanchiment, les chercheurs ont découvert en 1998 que cette maladie affectait les têtes du complexe *M. annularis* et qu'elle n'était pas décolorante, pour cette raison, elle a été nommée la maladie des taches sombres (Garzón-Ferreira & Gil, 1998). Plus tard, des signes similaires ont été observés sur des colonies de *Siderastrea siderea* (Garzón-Ferreira et al., 2001). Néanmoins, d'autres espèces de coraux sont également affectées par cette maladie, bien que dans des proportions moindres. La vitesse de propagation de la maladie des taches sombres est plutôt lente, avec une progression de 0,51 cm<sup>2</sup>/mois chez le corail *O. annularis* à 1,33cm<sup>2</sup>/mois pour *M. annularis*. Comme cette maladie affecte principalement deux des plus importants

constructeurs de récifs des Caraïbes (*M. annularis* et *S. siderea*) elle peut avoir un impact important pour la santé générale du récif (Gil-Agudelo et al., 2004). Cette maladie cause des petites taches rondes sombres en dépression de la surface du corail dont la taille augmente avec le temps (Garzón-Ferreira & Gil, 1998; Gil-Agudelo et al., 2004). L'agent pathogène causal n'est toujours pas identifié pour cette maladie corallienne aujourd'hui.

La maladie des bandes jaunes (MBJ) a été signalée pour la première fois en 1994 dans l'archipel des Keys en Floride (Santavy & Peters, 1997). Aujourd'hui, cette maladie est communément observée sur tous les récifs des Caraïbes contenant le complexe *M. annularis* (Gil-Agudelo et al., 2004). Dans les Caraïbes, le taux de croissance de la MBJ a été mesuré à 0,70 cm/mois chez *Orbicella faveolata* et la progression est accélérée par les températures chaudes (Gil-Agudelo et al., 2004). Cette maladie a été nommée ainsi en raison de la couleur jaunâtre des taches de tissus corallien affecté (Gil-Agudelo et al., 2004). Les données préliminaires des études histologiques ont révélé une dégénérescence des tissus dans les zones affectées, ainsi que la présence d'un matériau cristallin dans la cavité gastrique des polypes (Santavy & Peters, 1997). Plusieurs souches bactériennes métaboliquement apparentées au genre *Vibrio* ont été trouvées dans le mucus des coraux malades, ce qui en fait une cause présumée de MBJ (Gil-Agudelo et al., 2004).

Le blanchiment, bien que n'étant pas à proprement parler une maladie corallienne du fait de l'absence de pathogène, a provoqué d'innombrables dégâts sur les récifs coralliens mondiaux. On estime que des milliers de kilomètres carrés de récifs coralliens ont blanchi puis sont morts à la suite d'épisodes de stress thermique au cours des dernières décennies seulement (Hughes et al., 2017b; Hughes et al., 2018a). Le blanchiment se produit lorsque les coraux subissent un stress important qui les poussent à expulser leurs algues endosymbiotes (McLachlan et al., 2021). Cette perte de symbiote limite la capacité des coraux à se remettre des épisodes de stress thermique et entraîne souvent une prévalence plus élevée des maladies et de la mortalité (Jones, 2008; Muller et al., 2018; Hughes et al., 2018a). Par exemple, un épisode de blanchiment réduirait la résistance à la MBB de près de 27% pour les colonies de corail cornes de cerf (Muller et al., 2018). Cet état de dysbiose se produit lorsque le système immunitaire de l'hôte active les voies de l'apoptose, de l'autophagie, de l'exocytose, du détachement ou de la nécrose cellulaires et rejette le partenaire dinoflagellé (Gates et al., 1992). En raison de la perte de leur symbiote, les coraux



deviennent blancs (Boilard et al., 2020), car en expulsant leurs algues photosynthétiques, ils perdent également les pigments de ces dernières (Gates et al., 1992). La réversibilité du blanchiment dépend de plusieurs facteurs, notamment de l'espèce corallienne concernée et de la composition de la communauté de dinoflagellés et de bactéries (Morrow et al., 2018; Boilard et al., 2020). Certains auteurs estiment que plus que 70% des récifs coralliens devraient disparaître d'ici la fin des années 2050 suite au blanchiment des coraux (Hoegh-Guldberg et al., 2018).

L'étude des maladies coralliennes est récente et beaucoup d'entre elles sont encore méconnues et sont encore difficile à identifier. Ce fut d'ailleurs le cas de la MPTC qui a été antérieurement confondue avec la peste blanche (Cróquer et al., 2021), mais qui est pourtant considérée comme l'une des maladies coralliennes les plus meurtrières à ce jour.

#### **4.1.2 Maladie de perte des tissus des coraux**

Initialement confondue avec la peste blanche au large de Miami en 2014, la maladie de la perte de tissus des coraux (MPTC) a depuis été identifiée comme distincte en raison de taux plus rapides d'expansion des lésions, d'une prévalence plus élevée, une mortalité excessive ainsi qu'une plus grande diversité d'espèces touchées (Precht et al., 2016; Walton et al., 2018). Cette maladie a eu des conséquences dévastatrices sur les communautés de récifs coralliens, affectant non seulement le sud-est de la Floride, mais aussi des régions des Caraïbes telles que le Mexique, la Jamaïque, les îles Turks-et-Caïcos et la Grenade (Alvarez-Filip et al., 2019; Kramer et al., 2019).

L'impact de la MPTC dans ces régions d'origine est sans précédent, entraînant des déclin régionaux de la densité corallienne approchant une perte de 30% en Floride, avec une perte de tissus vivants dépassant les 60% suite à l'épizootie (Walton et al., 2018). Les conséquences s'étendent à des baisses significatives de la diversité, de la densité et des tissus vivants des coraux durs, induisant des changements notables dans la structure et la composition des communautés coralliennes (Alvarez-Filip et al., 2019). Ces impacts sont amplifiés par le fait que la MPTC affecte gravement près de 24 espèces coralliennes différentes, dont beaucoup contribuent à la construction et à la complexité des récifs (Alvarez-Filip et al., 2019; Gintert et al., 2019).

La présence de la maladie de perte de tissus des coraux en Grenade a été rapportée en 2018, mais depuis, aucun recensement précis n'avait été effectué dans la région. En plus de la Floride (Walton et al., 2018), on retrouve cette maladie au Mexique (Alvarez-Filip et al., 2019) et aux îles vierges américaines (Brandt et al., 2021), régions dans lesquelles plusieurs études sur cette maladie ont déjà été publiées. Dans d'autres pays, comme la République dominicaine, la Jamaïque ou encore Porto Rico, la présence de la maladie a été rapportée (Kramer et al., 2019), mais aucune étude n'a encore été effectuée pour évaluer la prévalence de la MPTC.

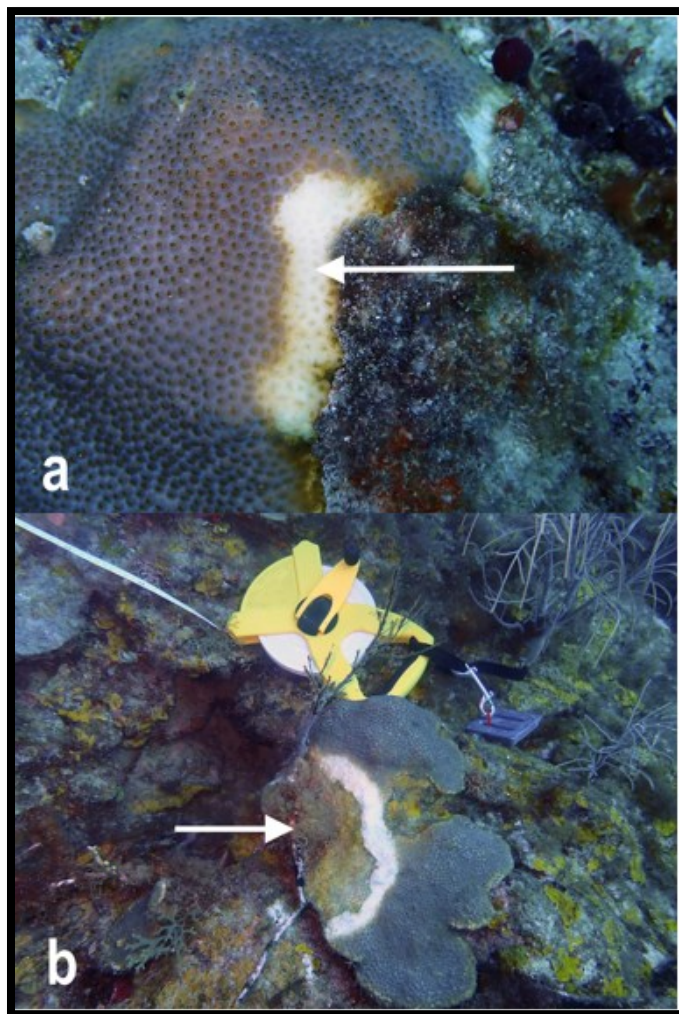
La MPTC est donc très répandue en mer des Caraïbes, mais son effet à l'extérieur du Mexique et de la Floride est encore très peu documenté. Son étude en Grenade est donc inédite.

Malgré les conséquences bien documentées sur les coraux, peu d'informations sont disponibles sur la rapidité avec laquelle cette menace émergente peut modifier la structure des communautés récifales, tant du point de vue des poissons que des invertébrés récifaux.

Une caractéristique importante de la MPTC qui la différencie des autres maladies des coraux qui provoquent une perte aiguë de tissus est son expansion géographique rapide. En outre, alors que d'autres maladies coralliennes semblables ont connu des épizooties limitées dans le temps ou suivant des cycles saisonniers, la MPTC n'a montré aucun signe d'affaiblissement dans les régions touchées jusqu'à présent. Les sites de Floride où la maladie est apparue pour la première fois en 2014 continuent de présenter de nouveaux cas plusieurs années après l'épizootie initiale (Muller et al., 2020). L'expansion continue de la maladie dans le temps et dans l'espace fait de la MPTC l'une des menaces les plus importantes pour les récifs des Caraïbes (Brandt et al., 2021).

D'autres caractéristiques clés de la MPTC sont la série d'espèces qu'elle affecte et les schémas de développement des lésions. Selon la définition des cas actuelle, les espèces affectées en premier par la MPTC comprennent le corail *Dendrogyra cylindrus*, les coraux cerveaux (*Pseudodiploria sp.*; *C. natans* et *Diploria labyrinthiformis* ainsi que *Meandrina meandrites*) (Brandt et al., 2021). Ces espèces sont considérées comme des espèces indicatrices de la maladie affectant un lieu donné (Brandt et al., 2021). Ceci contraste avec la peste blanche qui tend à affecter plus sévèrement *Orbicella* spp. (Smith et al., 2013; Williams et al., 2020).

Les caractéristiques morphologiques de la maladie se manifestent par des lésions expansives multifocales qui peuvent apparaître sur n'importe quelle section de la colonie (Fig. 1) (Bruckner, 2018). En revanche, les lésions de peste blanche peuvent être multifocales et coalescentes, mais elles proviennent de la base ou de la marge d'un corail (Sutherland et al., 2004). L'expansion des lésions de la peste blanche est également moins rapide, avec des vitesses de propagation pouvant atteindre  $1\text{cm}^2/\text{jour}$  alors que celles des lésions associées au MPTC peuvent atteindre une vitesse de  $40\text{cm}^2/\text{jour}$  pour les cas les plus graves (Aeby et al., 2019; Meiling et al., 2020; Williams et al., 2020). Au niveau microscopique, la MPTC se caractérise par une nécrose multifocale du gastroderme à la base de la paroi corporelle du polype, associée à une extrusion des zooxanthelles symbiotiques (Landsberg et al., 2020). Cette atteinte à la relation symbiotique avec les zooxanthelles pourrait être primaire ou secondaire à la maladie.



**Figure 1.** Photos de colonies affectées par des lésions de la maladie de perte de tissu des coraux (MPTC). (a) Un stade moins avancé et (b) un stade plus avancé, la zone affectée est colonisée par des algues. Les flèches blanches indiquent les lésions du MPTC. (Photos par Michèle Doucet).

Ces caractéristiques ont rendu le suivi de l'apparition de la MPTC dans de nouvelles régions assez simples, mais il reste à savoir si les signes de la MPTC dans différentes régions représentent une étiologie commune. Encore aujourd'hui, aucun agent étiologique cohérent n'a été identifié pour la MPTC (Brandt et al., 2021). Toutefois, des agents pathogènes candidats et des indicateurs pathogènes ont été suggérés (Meyer et al., 2019; Rosales et al., 2020). L'arrêt de la progression des lésions sur les colonies affectées suite à l'application d'antibiotiques (Neely et al., 2021) et l'effet confirmé des probiotiques sur les colonies (Ushijima et al., 2023) suggèrent que l'agent pathogène est probablement bactérien ou possède une composante bactérienne, bien que des

recherches sur les associations avec des virus et d'autres organismes soient en cours (Meyer et al., 2019; Brandt et al., 2021). Des études utilisant des analyses métagénomiques ont mis en évidence une modification du microbiote des colonies coralliennes affectées (Landsberg et al., 2020; Work et al., 2021). En particulier, une étude a décrit la présence d'inclusions virales dans des colonies coralliennes atteinte de MPTC mais cette étude n'a pas vérifié les postulats de Koch. Ainsi, ce virus pourrait être une trouvaille fortuite sans lien causal avec la MPTC, comme nombre de rétrovirus apathogènes décrits chez des mammifères. Plus d'études seraient donc nécessaires pour élucider l'étiologie de la MPTC.

Certains auteurs se sont intéressés aux facteurs pouvant aggraver la MPTC, bien qu'ayant peu d'éléments pour confirmer si ces faits sont avérés, des études intéressantes ont permis d'établir certains faits intéressants sur cette maladie. En outre, certains facteurs environnementaux, par leurs effets sur l'immunité et la santé des coraux, pourraient jouer un rôle dans la sensibilité des coraux à la MPTC, comme cela a été rapporté pour d'autres maladies infectieuses (Muller et al., 2020). Les fortes concentrations de nutriments dans les eaux environnantes ont été soupçonnées de favoriser la propagation du MPTC (Alvarez-Filip et al., 2019), tandis que les températures élevées de l'eau ne semblent pas jouer un rôle dans la progression ou la virulence de la maladie (Alvarez-Filip et al., 2019). L'interaction complexe entre la composition des sédiments et la dynamique de transmission de la maladie est un facteur clé pour comprendre la prévalence de la MPTC. Alors qu'une turbidité de l'eau plus élevée, souvent rencontrée dans les sites de récifs intérieurs, était initialement associée à une prévalence plus faible de la MPTC (Rippe et al., 2019), des recherches récentes suggèrent une relation plus nuancée. Les sédiments présents dans les zones de concentration des récifs intérieurs peuvent agir comme des vecteurs de transmission de la maladie, soulignant ainsi le potentiel des sédiments, lorsqu'ils sont abondants, de transporter et d'intensifier l'impact de la maladie sur les populations coralliennes (Rosales et al., 2020; Spadafore et al., 2021; Studivan et al., 2022). La maladie a par ailleurs été découverte l'année où d'importants travaux ont eu lieu au port de Miami, augmentant de manière significative le taux de sédimentation des eaux côtières (Precht, 2021; Studivan et al., 2022). Ce lien souligne l'importance de prendre en compte la dynamique des sédiments dans l'évaluation et la gestion des maladies coralliennes.

Actuellement basé sur des observations macroscopiques, le diagnostic de la MPTC pourrait bénéficier de méthodes de détection précoce sur les récifs. Par ailleurs, l'exploration des liens de corrélation entre la MPTC et des maladies touchant les poissons pourrait fournir des perspectives importantes pour le développement de méthodes diagnostiques plus sophistiquées. Des études démontrant ces liens pourraient non seulement améliorer notre compréhension de l'impact de la MPTC sur les communautés de poissons récifaux, mais également contribuer au développement d'outils diagnostiques plus précis et ciblés pour cette maladie émergente. Ces avancées dans le diagnostic pourraient faciliter une intervention plus rapide et efficace, contribuant ainsi à la gestion et à la préservation des récifs coralliens confrontés à cette menace croissante.

## **4.2 Immunité corallienne**

L'embranchement des coraux (Cnidaires) compte parmi les premiers métazoaires d'un point de vue phylogénique (Berntson et al., 1999). Les coraux possèdent une immunité innée et une réponse immunitaire à médiation cellulaire, incluant des capacités phagocytaires, mais pas de réponse immunitaire à médiation humorale (Stoskopf et al., 2022).

La réponse immunitaire innée a été largement étudiée (Levy & Mass, 2022). L'immunité innée des coraux implique les cnidocytes, des cellules glandulaires produisant du venin (Tardent, 1995; Moran et al., 2012), la sécrétion de mucus et les bactéries associées au mucus impliquées dans l'activité antimicrobienne à la surface du corail (Goreau, 1956; Richardson, 1998; Shnit-Orland & Kushmaro, 2009; Osman et al., 2020). Un autre aspect du système immunitaire des coraux durs est leur exosquelette de carbonate de calcium qui fonctionne comme une barrière physique à l'environnement marin externe et pourrait donc jouer un rôle crucial dans la réponse immunitaire innée (Levy & Mass, 2022).

Des amœbocytes granulaires ont été observés dans quelques coraux autour de blessures et de lésions (Mydlarz et al., 2008; Palmer et al., 2011) et des cellules immunitaires spécialisées ont été décrites récemment dans l'atlas unicellulaire du corail *Stylophora pistillata* (Levy et al., 2021). L'étude a révélé deux types de cellules distinctes présentant des signatures moléculaires indiquant une fonction immunitaire. À la suite de ces découvertes, des cellules phagocytaires du

corail *Pocillopora damicornis* ont été observées phagocytant des bactéries et des antigènes fongiques (Snyder et al., 2021). L'immunité acquise des coraux suit les trois phases classiques d'activation, à savoir reconnaissance d'un pathogène, signalement et réponse effective. (Pinzón et al., 2014; Traylor-Knowles et al., 2022). De nombreuses études ont aussi démontré une régulation à la hausse des gènes de cytokines, comme les protéines Toll-interleukines, des protéines de signalement de la réponse cytotoxique, pour donner suite à l'exposition à des pathogènes (Vidal-Dupirol et al., 2011; Libro et al., 2013; van de Water et al., 2015; Anderson et al., 2016). D'autres études ont lié la réponse immunitaire à la symbiose corail-algue et ont montré l'implication des gènes impliqués dans l'immunité lors de l'initiation de cette symbiose ainsi que dans le blanchiment des coraux (Kvennefors et al., 2010; Palmer et al., 2010; Palmer et al., 2011; Mohamed et al., 2016).

## **5. Impact des changements climatiques et des activités anthropiques sur les communautés récifales.**

### **5.1 Impact des changements climatiques sur les coraux durs**

Les récifs coralliens, comme de nombreux autres écosystèmes, subissent actuellement des changements au niveau de la biodiversité, de la fonction des écosystèmes et de la résilience en raison de l'augmentation des températures de la mer agissant en synergie avec l'acidification des océans suite à l'augmentation du taux de dioxyde de carbone dissout (Walther et al., 2002; Pandolfi et al., 2011). Les anomalies de températures ont causé ou contribué à des pertes significatives de la couverture corallienne mondiale au cours des dernières décennies (Meehl et al., 2007).

Un stress thermique soutenu dans les océans peut conduire à des épisodes de blanchiment massif pouvant entraîner la perte de colonies entières de coraux (Hughes et al., 2018b; Hughes et al., 2019). En cas de blanchiment massif, la perte de couverture corallienne entraîne une homogénéisation de l'habitat et, par conséquent, une réduction de la biodiversité (Hughes et al., 2017a; Magel et al., 2019).

L'effet des changements climatiques sur les maladies infectieuses est moins étudié que sur le blanchiment des coraux (Tracy et al., 2019). Toutefois, certains auteurs se sont penchés sur la question et ont notamment découvert que la fluctuation des maladies coralliennes coïncidait avec celle de la température de l'eau, la prévalence de maladies infectieuses augmentant avec la température et inversement (Rosenberg et al., 2007; Tracy et al., 2019). Cette variation saisonnière indique que les pathogènes et/ou les hôtes sont fortement influencés par les changements des variables environnementales telles que la température, mais aussi les précipitations ou encore les changements de luminosité (Sokolow, 2009).

Outre la saisonnalité de certaines maladies coralliennes, un lien a été établi entre l'augmentation de la température de l'océan et certaines maladies infectieuses du corail. Plusieurs études ont montré que la croissance et la virulence des agents pathogènes étaient régulées par la température en laboratoire (Banin et al., 2000; Remily & Richardson, 2006; Ward et al., 2007). En revanche, des essais en laboratoire ont confirmé que cela n'était pas le cas pour la MPTC, en particulier la vitesse d'expansion et la sévérité des lésions étant indépendantes de la température de l'environnement (Alvarez-Filip et al., 2019). Plusieurs études ont aussi démontré que des événements de blanchiment régulés par la température peuvent être suivis par des épizooties de maladies infectieuses (Guzmán & Guevara, 1998; Muller et al., 2008). Certaines mortalités massives de coraux causées par des maladies ont également coïncidé avec des périodes de températures de l'eau anormalement élevées (Cerrano et al., 2000; Riegl, 2002). La prévalence de la maladie de la bande jaune des Caraïbes à Porto Rico, par exemple, s'est avérée être en corrélation significative avec la température au cours de la dernière décennie (Harvell et al., 2009). Pour certaines autres maladies, les changements interannuels moyens de la prévalence n'étaient pas corrélés à la température de l'océan; par exemple, pour l'aspergillose des gorgones des Keys de Floride aux États-Unis, la relation inverse a été observée, où les niveaux de maladies ont régulièrement diminué après le pic de l'épizootie, même si les températures de l'océan ont augmenté (Kim & Harvell, 2004). Le phénomène peut s'expliquer par des dynamiques épidémiologiques telles que l'élimination des individus sensibles au fil du temps par la mort ou la résistance induite à la maladie, conduisant à une diminution de l'épizootie, malgré l'augmentation des températures.



## 5.2 Impact des activités anthropiques sur les coraux durs

Outre les changements climatiques, beaucoup d'activités anthropiques ont des effets directs sur les communautés coralliennes locales. Bien qu'ayant une zone d'impact plus réduite, les effets sur l'écosystème peuvent parfois être si rapides qu'ils sont responsables d'un changement drastique de la communauté récifale locale.

Le dragage libère des sédiments dans la colonne d'eau où ils peuvent avoir un effet significatif sur les communautés benthiques à proximité (Brown et al., 1990; Rogers, 1990; Foster et al., 2011; Erftemeijer et al., 2012). Les coraux étant des organismes sessiles, ils ne peuvent pas s'éloigner lorsque les conditions deviennent défavorables. L'effet néfaste résultant de la sédimentation est surtout lié à la relation symbiotique du corail avec des algues photosynthétiques. En effet, le succès des coraux repose en grande partie sur la photosynthèse; l'augmentation de la sédimentation, surtout lorsque les sédiments sont fins, diminue la qualité et la quantité de lumière incidente, ce qui entraîne une baisse de la productivité photosynthétique des zooxanthelles (Falkowski et al., 1990; Richmond, 1993; Erftemeijer et al., 2012). D'autre part, même pour les coraux non photosynthétiques, une forte charge de sédiments en suspensions peut colmater les polypes et les étouffer (Erftemeijer et al., 2012). Certaines morphologies coralliennes ont tendance à collecter plus de sédiments de la colonne d'eau que le corail n'est capable d'en éliminer (Sanders & Baron-Szabo, 2005). Certains cas de blanchiment des coraux associés à la hausse de la sédimentation ont déjà été observés (Glynn, 1996; Brown, 1997). Les effets potentiels de l'apport de sédiments n'incluent pas seulement la mortalité directe, mais impliquent également des effets sublétaux tels qu'une croissance réduite, des taux de calcification plus faibles et une productivité réduite ainsi que des dommages physiques aux tissus coralliens et aux structures récifales (Erftemeijer et al., 2012) (Fig 1).

Certains sédiments situés dans les zones de concentration des récifs peuvent servir de vecteurs de transmission des maladies (Rosales et al., 2020; Spadafore et al., 2021). Cela met en évidence l'interaction complexe entre la composition des sédiments et la dynamique de transmission des maladies. L'épizootie de la perte de tissu des coraux en Floride pourrait être liée à des cas de

sédimentations puisque cette maladie a été découverte l'année où le port de Miami subissait d'importants travaux de dragages, ce qui a eu pour effet d'augmenter de manière significative la sédimentation des eaux côtières (Dobbelaere et al., 2020).

Outre la sédimentation les eaux de ballast des navires peuvent servir de vecteurs de transmission de maladies coralliennes, notamment la MPTC (Rosenau et al., 2021; Studivan et al., 2022), la peste blanche des coraux et la variole blanche (Aguirre-Macedo et al., 2008). Les zones de rejets d'eaux usées ont également été rapportées comme des vecteurs d'agents pathogènes dans certaines régions des Caraïbes. La présence de *Serratia marcescens*, agent causal de la variole blanche, a été détectée dans les eaux intérieures des Keys en Floride, mais également sur l'île de Sainte-Croix dans les îles Vierges américaines (Kaczmarzky et al., 2005; Sutherland et al., 2011). Ces facteurs pourraient être sous-estimés puisque la plupart des pathogènes responsables de maladies coralliennes sont encore méconnus de nos jours.

Les eaux usées ne sont pas seulement des vecteurs, ces dernières provoquent aussi un enrichissement des eaux côtières et entraînent une hausse de concentrations en nutriments, ce qui menace particulièrement les coraux en mer des Caraïbes (Siung-Chang, 1997). Dougan et al., (2020) ont étudié plus en profondeur cet aspect : l'enrichissement en nutriment faciliterait une dysbiose des microbiotes bactériens des coraux, ce qui les rendrait plus sensibles à la prédation.

Les problèmes de traitements d'eaux usées sont des sujets de préoccupation dans plusieurs régions de la mer Caraïbes, comme les îles vierges américaines (Bortman, 1997), la Floride (Dillon et al., 2003), le Mexique (Banaszak, 2021) ou encore la Grenade (Patel et al., 2010). Ce phénomène a d'ores et déjà été associé à des maladies comme la variole blanche (Sutherland et al., 2010; Sutherland et al., 2011), la maladie de la bande noire (Voss & Richardson, 2006), la peste blanche (Sutherland et al., 2011), mais aussi la maladie de perte de tissus des coraux (Alvarez-Filip et al., 2019).

D'autres activités humaines bien que n'ayant pas d'effets sur les maladies peuvent être néfastes pour les communautés récifales. La collecte de coraux en milieu naturels pour l'aquariophilie aurait des effets sur l'abondance des poissons qui seraient jusqu'à 75% moins abondants sur les sites où les coraux sont prélevés (Tissot & Hallacher, 2003). En réalité, bien que les méthodes de

reproduction des coraux en captivité s'améliorent chaque année, elles restent largement méconnues. Cependant, cette évolution laisse entrevoir la possibilité d'un commerce durable à l'avenir. (Rhyne et al., 2014). Les activités récréatives comme la plongée sous-marine peuvent également avoir des effets néfastes sur les récifs lorsque les techniques de plongée préservant la vie marine sont mal maîtrisées par les plongeurs. On a décrit des déclin de près de 20% des coraux sur des sites de plongées populaires de l'île de Bonaire (Hawkins et al., 1999). Les contacts traumatiques des plongeurs avec les coraux en sont la principale cause, bien que cette observation ait été principalement faite sur des plongeurs récréatifs peu ou non supervisés (Barker & Roberts, 2004).

Les ancres de bateaux peuvent également avoir un impact significatif sur les coraux durs, causant à la fois des dommages physiques et des effets écologiques à long terme. Lorsque les ancres sont déposées sur les récifs coralliens, elles peuvent briser les structures coralliennes, ce qui entraîne des dommages physiques immédiats (Flynn & Forrester, 2019). Cela ne détruit pas seulement les colonies de coraux, mais modifie également l'habitat de nombreux organismes marins qui dépendent de ces structures pour s'abriter et se nourrir. Outre les dommages physiques immédiats, les perturbations causées par les ancres peuvent entraîner une augmentation de la sédimentation (Erftemeijer et al., 2012). Celle-ci peut étouffer les coraux et entraver leur capacité à se nourrir et se reproduire (Heery et al., 2018). Des densités jusqu'à 60% moins importantes ont été constaté dans les récifs des îles vierges mécaniques où la fréquence d'ancrage était élevée, de plus, ces derniers abritaient moins de la moitié des poissons que les sites rarement ancrés (Flynn & Forrester, 2019).

Les activités humaines ont donc des effets néfastes sur les coraux connus et documentés dans la littérature. Cependant, la méconnaissance de certaines maladies peut rendre l'étude de ce phénomène difficile. Des méthodes diagnostiques standardisées pour analyser l'état de santé des récifs seraient une des prochaines étapes importantes pour mieux étudier certaines maladies coralliennes.

### 5.3 Liens entre la santé des poissons et les maladies coralliennes

Les conditions environnementales stressantes, telles que l'augmentation des températures de l'eau et la pollution, fragilisent les systèmes de défense des coraux, les rendant plus vulnérables aux maladies coralliennes (Jokiel, 2004; Woodley et al., 2016; Hughes et al., 2017). De façon similaire, ces facteurs environnementaux peuvent également influencer la prévalence des maladies chez les poissons marins, en accélérant les cycles parasitaires et en affectant la relation hôte/virus, notamment l'immunité de l'hôte (Cereja et al., 2018; Irawan & Mahasri, 2021). Par exemple, chez la truite arc-en-ciel (*Ocorhynchus mykiss*), la température de l'eau est corrélée à l'augmentation de la prévalence de l'infection par le protozoaire *Ichthyophonus*, ainsi qu'à une mortalité cumulative accrue (Okamoto et al., 1987; Kocan et al., 2009; Cereja et al., 2018; Irawan & Mahasri, 2021). La qualité de l'eau peut également avoir une influence sur l'adhérence des souches bactériennes de *Flavobacterium columnare*, favorisant des conditions d'adhérence en présence de nitrites, d'ions bivalents ou de matières organiques dans l'eau." (Decostere et al., 1999).

Les écosystèmes de récifs coralliens, en tant qu'habitats de reproduction essentiels, influent sur la dynamique des populations de poissons, comme observée dans les champs de macroalgues, qui ont été associés à des recrues de poissons et à un mouvement ontogénétique vers les récifs coralliens adjacents (Evans et al., 2014). De plus, la couverture corallienne a un impact sur la quantité de rayonnements ultraviolets auxquels sont exposés les poissons, en particulier en eaux peu profondes. Des expériences menées en laboratoire ont montré que le marquage ultraviolet de certains poissons récifaux dépend de leur exposition aux rayons ultraviolets (Gagliano et al., 2015). En effet, les demoiselles *Pomacentrus amboinensis* juvéniles exposées à un milieu sans ultraviolets ne développent pas ces marques utilisées dans la communication interspécifiques, tandis qu'une population exposée au rayonnement naturel présent sur un récif développe ces marques en 2 à 3 semaines. Ainsi, la quantité d'ultraviolets auxquels les poissons sont exposés, qui varie en fonction de la couverture corallienne, pourrait influencer leur couleur.

À l'inverse, les poissons peuvent influencer l'architecture et la santé des coraux. Les poissons-perroquets (famille des Scaridae), souvent considérés comme des consommateurs primaires d'algues macroscopiques, ont été récemment reconnus pour cibler les cyanobactéries et d'autres

organismes autotrophes riches en protéines, ayant un impact significatif sur la bioérosion des récifs et le transport de sédiments (Clements et al., 2017). Ces poissons jouent un rôle essentiel dans la dynamique trophique des écosystèmes des récifs coralliens, en particulier en tant que contributeurs à la consolidation du récif par le dépôt de déjections dans les interstices et à la production de sable sur les plages tropicales (Streelman et al., 2002; Mansyur et al., 2021). Les poissons-perroquets, sont considérés comme d'excellents bio-indicateurs de la santé des écosystèmes récifaux, reflétant l'état de l'environnement et la vitalité des récifs (Streelman et al., 2002; Mansyur et al., 2021).

En conclusion, la compréhension des liens trophiques et des habitats au sein des écosystèmes coralliens est cruciale pour l'efficacité des efforts de conservation et de restauration. Ces liens influent non seulement sur la biodiversité et le fonctionnement de ces écosystèmes, mais ont également des implications pour leur résilience et leur rétablissement. Bien que des liens entre les maladies coralliennes et des épidémies chez les poissons aient été suggérés (Woodley et al., 2016; Cereja et al., 2018; Irawan & Mahasri, 2021), peu d'études ont exploré la relation entre la santé des coraux et des poissons récifaux.

#### **5.4 Causes d'hyperpigmentation chez les poissons**

Des causes environnementales, infectieuses et nutritionnelles ont été identifiées dans divers cas d'hyperpigmentation chez les poissons. Par exemple, chez les limandes communes (*Limanda limanda*), l'hyperpigmentation a été associée à une anomalie pigmentaire spécifique à cette espèce (Grütjen et al., 2013). De même, chez la plie rouge (*Verasper moseri*), des changements de pigmentation ont été attribués aux conditions d'élevage en éclosérie, suggérant des malformations développementales (Bolker & Hill, 2000). Les poissons plats notamment ont montré des zones cutanées sombres après un élevage prolongé dans des bassins sans substrats sableux (Stickney & White, 1975; Iwata & Kikuchi, 1998) et une carence en vitamine A pendant le stade larvaire a été suggérée comme cause d'hyperpigmentation (Dhert et al., 1995; Rønnestad et al., 1998). Les précurseurs biochimiques de la vitamine A se retrouvent dans les proies zooplanctoniques des poissons (Sargent et al., 1997; McEvoy et al., 1998). Les conditions environnementales pourraient avoir influencé la croissance des poissons étudiés en Grenade et

provoqué cette hyperpigmentation. Cependant, les cas d'hyperpigmentation ont seulement été recensés chez les individus adultes dans l'étude, ce qui rend une hypothèse d'anomalie développementale moins probable. Avec une prévalence maximale de 17% en Grenade, ces valeurs restent bien en deçà de cas d'hyperpigmentation observés chez les limandes communes (*Limanda limanda*) en Angleterre en 2013 (Grütjen et al., 2013) et chez les poissons-chirurgiens (*Acanthurus* spp.) à Saint Kitts avec 38.9% de prévalence d'hyperpigmentation (Dennis et al., 2019).

Chez l'achigan à petite bouche (*Micropterus dolomieu*), des lésions mélaniques, caractérisées par une augmentation du nombre de mélanocytes dans l'épiderme, sont fréquemment observées (Blazer et al., 2020). Les origines environnementales de l'hyperpigmentation chez les achigans à petite bouche sont suggérées par Blazer et al., (2020), de manière similaire aux observations chez les limandes et les plies rouges. De plus, chez la dorade rouge (*Pagrus pagrus*), une exposition aux UV entraîne une hyperplasie et une hypertrophie des mélanocytes épidermiques (Adachi et al., 2005). La mélanine, en tant que molécule pigmentaire, agit comme un récupérateur de radicaux libres, protégeant ainsi les poissons des espèces réactives à l'oxygène associées au rayonnement UV (Otręba et al., 2015).

En ce qui concerne la famille des Acanthuridés comprenant le poisson-chirurgien océanique, une dermatopathie pigmentée a déjà été signalée en mer des Caraïbes, avec une prévalence située entre 12% (Bernal et al., 2016) et 60% selon les sites (Dennis et al., 2019). Bernal et al., (2016) ont émis l'hypothèse que la dermatopathie qu'ils ont observée à Curaçao sur les acanthuridés pouvait être causée par des métacercaires de trématodes digènes, parasites qui ont aussi été documentés sur des Acanthuridés présentant de l'hyperpigmentation à Saint-Kitts, proche de la Grenade (Dennis et al., 2019). Plus récemment, il a été démontré chez 10 espèces de poissons de récifs à Bonaire que la dermatopathie se produisait en associations avec des métacercaires enkystées du trématode digène *Scaphanocephalus expansus* (Kohl et al., 2019). L'étendue géographique de cette infection est inconnue, bien qu'il existe un autre rapport des Caraïbes impliquant un vivaneau gris (*Lutjanus griseus*) en Floride (Overstreet & Hawkins, 2017)

## 6. Méthodologie de recensement sous-marin (plongée scientifique)

### 6.1 Méthode du plongeur-itinérant (roving diver).

La méthode du plongeur itinérant (RDT) est une méthode d'enquête visuelle standardisée d'identification des poissons (Schmitt & Sullivan, 1996; Schmitt et al., 2002). Cette méthode a été développée pour fournir à moindres frais, des données fiables sur la présence (fréquence d'observation et densité), la diversité et l'abondance des poissons. La méthode se base sur des plongeurs qui se déplacent librement ou suivent un plan de plongée prédéterminé sur un site de plongée, tout en répertoriant les espèces de poissons observées et leurs abondances. Son utilisation par des organismes comme le Reef Environmental Education Foundation (REEF) (<http://www.reef.org/>) dans le contexte de programmes de science citoyenne permet aux plongeurs récréatifs de contribuer par des données valides et standardisées en grand nombre à soutenir la recherche. La RDT nécessite relativement peu de temps et d'équipements et a été conçue pour obtenir des données utiles en recherche (Schmitt & Sullivan, 1996). Elle a été utilisée à de multiples reprises pour évaluer l'abondance et la diversité de poissons (Schmitt & Sullivan, 1996; Kenyon et al., 2006; Rassweiler et al., 2020), les résultats obtenus sont d'ailleurs très proches de ce qui peut être obtenu à l'aide de méthodes dites plus rigoureuses, comme le transect ou le quadrat (Schmitt et al., 2002; Rassweiler et al., 2020).

À ce jour, la RDT n'a pas été utilisée pour le suivi de maladies et/ou de parasites dans la littérature scientifique bien que cette technique ait le potentiel d'être une alternative plus simple et applicable que la méthode du transect, surtout lorsque la maladie ou le parasite recherché est peu prévalent dans la population. Effectivement, les observateurs ne se limiteraient pas à un transect ou un quadrat. Cependant, cette technique se limiterait à des maladies dont les signes cliniques sont clairement visibles à l'œil nu. Elle ne serait pas adaptée pour l'évaluation de la prévalence de microparasites ou des maladies causant peu de signes cliniques pour lesquelles la capture reste la méthode la plus sensible pour la détection (Bunkley-Williams et al., 2006).

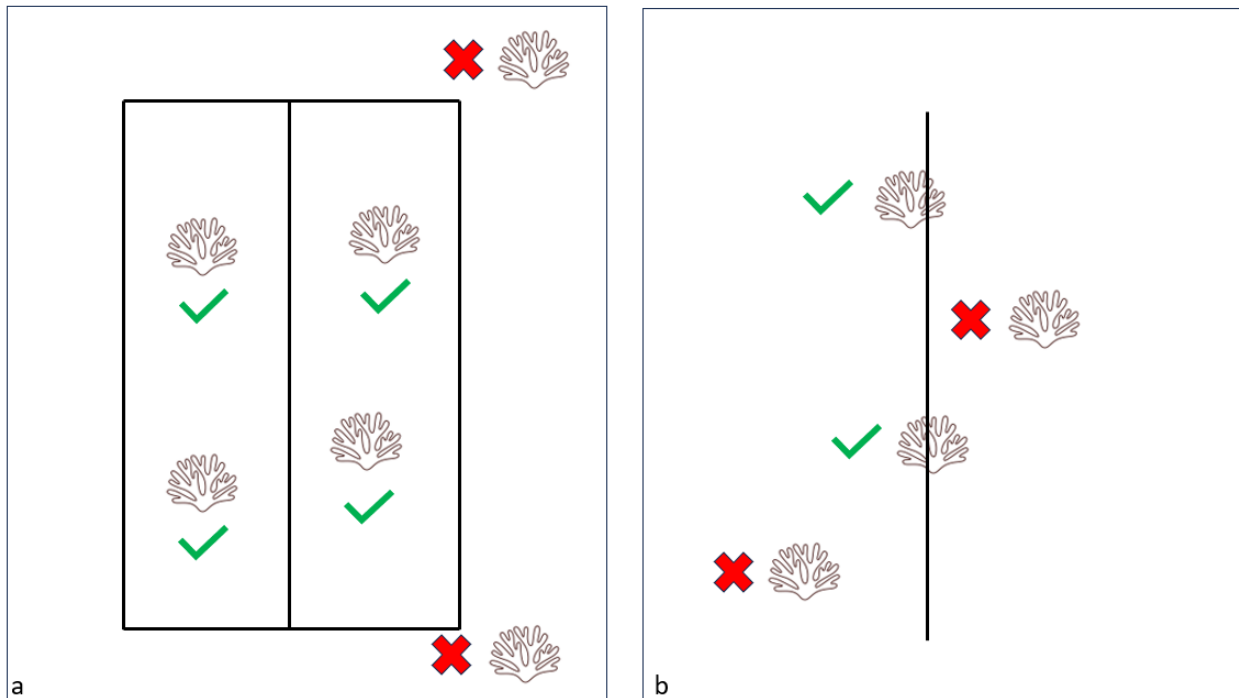
## 6.2 Méthode du transect

Le transect est une méthode d'échantillonnage dans laquelle, les communautés de plantes et/ou d'animaux sont décrites le long d'un axe défini à l'avance. Cette méthode constitue un bon moyen de visualiser les changements dans la communauté qui se produisent le long de ce gradient (Duany & Talen, 2002). Les transects peuvent être en ligne (Figure 2b), ou en bandes (aussi appelé « ceintures ») (Figure 2a) et sont utilisés indépendamment en fonction des résultats escomptés. Les transects linéaires sont utiles pour indiquer la présence d'une espèce en particulier, mais ils ne permettent pas de rapporter la densité d'une espèce, alors que le transect en bandes est plus utile pour obtenir cette donnée du fait de sa forme rectangulaire (Duany & Talen, 2002).

Le transect en bandes est une méthode actuellement adoptée par l'organisme Reef Check (<https://www.reefcheck.org/>) pour évaluer le pourcentage de couverture des communautés coralliennes peu profondes (Lam et al., 2006). Il a été utilisé pour évaluer la prévalence de parasites comme les isopodes, *Anilocra nemipteri*, sur la dorade monocle à deux lignes (*Scolopsis bilineata*) (Roche et al., 2013b). D'autre part, cette méthode a déjà servi à faire le suivi de prévalence de lésions épidermiques chez la limande commune (*Limanda limanda*) en Allemagne (Vethaak et al., 1992). Cette étude a d'ailleurs permis de démontrer que la prévalence des lésions chez les limandes diminuait en s'éloignant du rivage, car la concentration en nutriments était plus basse. Möller et Anders (1992) ont également utilisé des transects pour faire le suivi de 4 maladies dans l'estuaire d'Elbe, à Hambourg (Möller & Anders, 1992).

Les techniques du transect en bandes et celles du plongeur itinérant ont déjà été utilisées conjointement (Schmitt et al., 2002). La première a permis d'avoir un très grand nombre de données en peu de temps, alors que la seconde était un outil indispensable pour avoir des mesures fiables de biomasses et de densité (Schmitt et al., 2002). En effet, bien que la méthode du plongeur itinérant utilise la fréquence d'observation, elle ne prend pas en compte la taille des espèces. La méthode du transect permet entre autres de compléter les observations faites en permettant de connaître la biomasse et la densité dans un secteur donné. Cependant, dans le cadre d'une étude sur la prévalence d'une maladie, il n'est pas nécessaire de connaître la biomasse de la population, rendant la RDT applicable facilement et pertinente.





**Figure 2.** Schémas illustrant les méthodes de transect. (a) Transect en bandes ou ceintures, on recense les échantillons situés à l'intérieur du transect. (b) Transect en ligne, on recense les échantillons situés sur la ligne de transect seulement.

### 6.3 Méthode du quadrat

La méthode du quadrat est une technique de recensement couramment utilisée en plongée scientifique pour estimer la densité et la distribution des organismes dans un habitat donné. Elle consiste à diviser la zone d'étude en sections égales en utilisant des carrés ou des rectangles de taille connue. Ces zones d'étude sont ensuite échantillonnées en utilisant des techniques telles que la méthode de transect, la méthode de quadrat photographique ou la méthode de quadrat visuel. Dans la méthode de quadrat visuel, on utilise un cadre de taille connue que l'on place au hasard sur le substrat et on compte tous les organismes qui s'y trouvent (Wheater *et al.*, 2020).

Les avantages de la méthode du quadrat sont nombreux. Tout d'abord, elle permet de recueillir des données quantitatives sur la densité et la distribution des organismes de manière relativement rapide et peu coûteuse. Elle permet également d'obtenir des échantillons

représentatifs de l'ensemble de la zone étudiée et de quantifier les résultats avec précision. Enfin, la méthode du quadrat est facilement reproductible, ce qui permet d'effectuer des études longitudinales pour suivre l'évolution des populations (Wheater *et al.*, 2020).

En ce qui concerne les inconvénients de la méthode du quadrat, cette technique ne permet pas de prendre en compte la taille et la forme des organismes étudiés, ce qui peut affecter la précision des résultats. De plus, la méthode du quadrat peut être influencée par des facteurs tels que la visibilité sous-marine, le temps de plongée et la capacité de l'observateur à identifier les espèces d'organismes présents. De plus, la zone du quadrat étant souvent très limitée, il peut être difficile d'obtenir suffisamment de données sans utiliser un grand nombre de quadrats, ce qui n'est pas forcément possible dans toutes les études, puisque cela demande soit beaucoup de temps d'échantillonnages ou de nombreux plongeurs.

Si l'on devait appliquer la méthode du quadrat pour recenser les maladies de poissons ou les maladies coralliennes, les avantages et les inconvénients seraient similaires à ceux évoqués ci-dessus. Il existe cependant une multitude d'études utilisant des quadrats pour évaluer la diversité et la densité des poissons, mais ces dernières ont été effectuées sur plusieurs semaines voire plusieurs années (Troyer *et al.*, 2018 ; Wismer *et al.*, 2019). Concernant le corail, la méthode du quadrat est pertinente pour des projets de longue durée où il est possible d'échantillonner sur un grand nombre de quadrats (Jokiel *et al.*, 2015 ; Zweifler *et al.*, 2017). Pour un projet s'étendant sur une période plus courte, il sera préférable d'utiliser des transects et la RDT afin de couvrir une plus grande surface, ce qui a été choisi dans le cadre de la présente étude.

## **7. Techniques utilisées en milieu naturel pour la détection de lésions sur les poissons**

### **7.1 Lors de la pêche**

Les études procédant à la collecte d'individus dans le milieu naturel sont les plus courantes pour étudier les maladies des poissons sauvages. En effet, c'est de cette manière qu'il est plus facile de le mesurer, le peser et constater le plus facilement les lésions provoquées par les pathogènes.

Les pêcheurs commerciaux peuvent également participer à l'étude des maladies. En effet, ils peuvent couvrir une zone plus importante et capturer un nombre conséquent de poissons. Ces poissons étant destinés à la consommation, les individus infectés sont moins propices à la vente, ce qui permet de les utiliser pour des recherches. L'étude de Bunkley-Williams *et al.*, (2006) a par exemple profité de la pêche commerciale pour prélever directement des échantillons dans des marchés au Venezuela, permettant ainsi d'identifier 17 espèces de parasites dans la région.

Les prélèvements peuvent être effectués en mer ou sur les marchés. Un suivi des cas de *Salmonella* a aussi été fait sur les marchés aux poissons de Coimbatore en Inde du Sud, près de 730 poissons ont été analysés, pour connaître le schéma épidémique de cette bactérie. Les auteurs ont par ailleurs démontré une incidence plus élevée pendant la mousson, suivie de la post-mousson, la saison de pré-mousson semblait épargner davantage les poissons (Hatha & Lakshmanaperumalsamy, 1997).

La pêche est donc un bon moyen d'étudier les pathogènes des poissons sauvages. De plus, il est possible de faire contribuer certains pêcheurs locaux qui valorisent ainsi leurs stocks de poissons malades. Toutefois, le fait d'utiliser des poissons issus de la pêche complique l'interprétation des lésions, qui peuvent être parfois secondaires à la méthode de capture. De plus, l'histologie n'est pas toujours possible selon le délai entre la pêche et la nécropsie. Par ailleurs, cette méthode terminale est une source de stress importante pour les sujets qui ont été capturés. Lors de projets sur des espèces menacées ou ayant pour but de maximiser le bien-être animal en limitant le stress, d'autres techniques d'échantillonnage sont préférables.

## **7.2 En plongée sous-marine en apnée (snorkeling)**

La plongée en apnée ou encore la nage palme, masque, tuba (PMT) peut être utilisé pour faire de l'observation en milieu naturel. L'avantage de cette technique est principalement logistique. Du fait de son accessibilité et du peu d'équipement requis, la méthode du plongeur itinérant peut être utilisée par les plongeurs récréatifs en apnée pour le recensement d'espèces, ce qui permet notamment d'acquérir un grand nombre de données.

Une étude réalisée chez des gorette jaunes (*Haemulon flavolineatum*) dans les Caraïbes a appliqué la méthode de transect en ligne réalisée par des plongeurs PMT, dans le but de connaître

la prévalence d'*Anilocra haemuli* (Welicky and Sikkel, 2014). Des valeurs situées entre 0 et 66% de prévalence ont été observées en fonction des années et des sites. La prévalence était plus élevée sur les bancs comportant un plus petit nombre de gorettes jaunes. D'autres chercheurs ont utilisé des plongeurs PMT pour capturer les poissons malades et évaluer la prévalence de parasites, mais également pour identifier plus facilement les parasites, examiner l'ensemble du poisson, y compris la bouche qui ne peut être vérifiée avec précision par un simple recensement visuel (Welicky et al., 2017; Navarro-Barranco et al., 2019). Également, Binning *et al.*, (2014), ont réussi à estimer la distance de fuite des poissons infectés par rapport aux poissons non infectés à l'aide de la plongée PMT, permettant par ailleurs d'affirmer que cette dernière était réduite chez les poissons parasités.

Cependant, la plongée PMT reste limitée puisqu'elle ne permet pas de descendre en profondeur et l'identification des poissons peut parfois s'avérer difficile. L'observation *in situ* avec cette méthode reste peu fréquente dans la littérature.

### **7.3 En plongée sous-marine avec scaphandre (scuba)**

La plongée sous-marine avec scaphandre autonome est une bonne méthode pour l'observation *in situ* ou la collecte d'échantillons en milieu naturel. Par rapport à la plongée PMT, l'équipement nécessaire est plus dispendieux, et il est nécessaire de compléter des formations spécifiques avant de pouvoir l'effectuer de façon sécuritaire.

La plongée sous-marine avec scaphandre ne permet pas de couvrir une zone aussi importante que la plongée PMT (Wetzer, 2015), en revanche, elle permet aux observateurs d'explorer des zones en profondeur. Conséquemment, il est possible d'inclure les variations physiques, comme la température ou la salinité, ce qui ne serait pas possible avec la plongée PMT, car les observateurs restent à la surface. Par exemple, une étude faite en mer méditerranée a permis de collecter des parasites entre 0 et 44m de profondeur, ce qui a servi pour à identifier 28 espèces et de constater des variations de diversités en fonction de la profondeur (Castelló Escandell et al., 2020). La plongée sous-marine avec scaphandre est également un bon moyen d'associer certaines maladies ou parasites à des hôtes en particulier, comme cela a déjà été fait en mer de Marmara (Öktener et al., 2010) ou encore dans l'océan Pacifique (Espinosa-Pérez & Hendrickx, 2002).

En revanche, tout comme la plongée PMT, la plupart des études ont utilisé la plongée sous-marine comme méthode de collecte et non simplement d'observation (Adlard & Lester, 1994; Fogelman et al., 2009). Les observations *in situ* dans le milieu naturel représentent donc une perspective différente. Des observations *in situ* pourraient permettre d'obtenir des résultats plus représentatifs, car le stress engendré sur les hôtes est moindre que lors d'une capture. De plus, cette technique serait plus bénéfique en termes de bien-être animal.

## **8. Méthodes d'évaluation de l'état de santé d'un récif corallien**

Comme vu précédemment, les facteurs environnementaux, comme des toxines ou des variations de température, peuvent avoir un effet simultané sur les poissons et les coraux. De ce fait, il peut être pertinent de comparer l'état de santé du corail à celui des poissons dans une région.

La méthode la plus utilisée pour évaluer l'état de santé d'un récif corallien est l'estimation du pourcentage de recouvrement du corail dans un transect (Lam et al., 2006; Leiper et al., 2009; Dalton & Carroll, 2011; Gopi et al., 2021). L'échantillonnage se fait sur une zone donnée, dans laquelle les observateurs peuvent estimer le recouvrement de corail vivant (Gopi et al., 2021), ou encore le pourcentage de coraux malades dans un transect (Howells et al., 2020; Subhan et al., 2021). Le site peut être filmé ou photographié pour un traitement post-échantillonnage. C'est une méthode très malléable puisque n'importe quel paramètre peut être ajouté à l'échantillonnage. Ainsi, outre l'évaluation du pourcentage de mortalité, de morbidité et de coraux sains par rapport à l'ensemble du transect, certaines études ont également pris en compte le pourcentage de coraux blanchis. (Dalton & Carroll, 2011), la couleur des espèces observées (Leiper et al., 2009) ou encore la morphologie des espèces (Gopi et al., 2021). Cette méthode est relativement simple à appliquer, elle ne nécessite pas d'identifier chaque espèce de corail et reste encore un moyen efficace de déterminer l'état de santé d'un récif aujourd'hui.

La méthode du remorquage manta est relativement proche de la précédente. Elle consiste à remorquer un plongeur en apnée derrière un bateau à une vitesse constante. L'observateur s'accroche à une planche à manta (un flotteur muni de poignées) et procède à une évaluation visuelle du pourcentage de coraux mou et dur vivant par rapport au pourcentage de coraux mou et dur morts (Teague et al., 2020). L'avantage de cette méthode est qu'elle permet d'étudier

rapidement de grandes zones de récifs. Cependant, elle nécessite de multiples passages en bateau et il est nécessaire que l'observateur soit formé pour identifier les différentes espèces de coraux mou et dur. Aussi, il faut prendre en compte les effets à long terme de l'augmentation de la pollution sonore due au moteur du bateau.

L'estimation du recrutement du corail est un excellent moyen de déterminer l'état d'une population corallienne. La méthode consiste à déposer des plaques de matériaux comme du calcaire autour d'un récif et de les laisser sur place pour que les larves viennent s'y fixer (Schmidt-Roach et al., 2008). Les plaques sont ensuite photographiées *in situ* à l'aide d'une source de lumière fluorescente afin d'observer plus facilement les polypes (Piniak et al., 2005). Après la période de recrutement, les plaques peuvent être récupérées pour observer les individus en laboratoire. Ainsi, l'espèce peut être identifiée au microscope, mais il est également possible d'estimer la croissance du corail en mesurant le diamètre du disque pédieux, qui lui permet de se fixer au substrat (Schmidt-Roach et al., 2008). Cette méthode est très efficace pour donner une indication du taux de croissances et de récupérations des coraux, mais également la résilience du récif, puis les recrues représentent la continuation du cycle de vie des récifs. Cependant, cela ne s'applique sur du moyen/long termes puisqu'il faut attendre le cycle de recrutement des coraux. Celui-ci ne se déroule que quelques semaines par années (Connell, 1973), ce qui entraîne également l'obligation d'être présent à la bonne période qui peut varier en fonction des espèces (Connell, 1973).

La modulation d'impulsions en amplitudes (PAM) est un outil utilisé pour étudier la photosynthèse *in situ*. Elle peut être appliquée pour mesurer l'activité photosynthétique des coraux (Teague et al., 2020). Les appareils PAM I et II sont les plus couramment utilisés dans les études (Ralph et al., 2001; Chauka et al., 2016; Kurihara et al., 2018). Un capteur d'irradiation est généralement utilisé conjointement pour obtenir un calcul de la lumière incidente, ce qui permet notamment d'éviter les divergences associées à l'ensoleillement local (Teague et al., 2020). Les données obtenues sont très fiables, car connaître l'activité photosynthétique du corail est un excellent indicateur de l'état de santé d'un récif. Cependant, c'est une méthode très lente. Ainsi, il peut être long de couvrir un système récifal entier. De plus, il est nécessaire de maintenir un

contact étroit de quelques millimètres entre la sonde et l'objet échantillonné pour obtenir un résultat fiable, ce qui complique les manipulations.

L'utilisation de bio-indicateurs est un autre moyen de déterminer l'état de santé d'un récif. Un bio-indicateur est une espèce ou groupe d'espèces dont la fonction, la population, ou l'état peut déterminer la qualité de l'environnement. Par exemple, plusieurs efflorescences de cyanobactéries rapprochées dans un plan d'eau et un indicateur que ce dernier est potentiellement surchargées en phosphate et/ou en azote (Huisman et al., 2018). Dans les récifs coralliens de la mer des Caraïbes ou du bassin indopacifique, les foraminifères sont largement utilisés comme bio-indicateurs (Hallock et al., 2003; Schueth & Frank, 2008; Cooper et al., 2009). En premier lieu, les foraminifères ont des exigences de qualités d'eaux très proches des zooxanthelles, les organismes symbiotes du corail (Cooper et al., 2009). En second lieu, les foraminifères sont petits et abondants, ce qui permet de collecter rapidement et de manière peu coûteuse des échantillons statistiques significatifs, de plus, la collecte de foraminifères a un impact minime sur les ressources du récif (Cooper et al., 2009).





## Chapitre 2 – Article scientifique

RRH: RUBIN ET AL. –STONY CORAL TISSUE LOSS DISEASE AND FISH HYPERPIGMENTATION

**CORRELATION BETWEEN ANTHROPIC PRESSURE SCORES, CORAL LESIONS AND SKIN HYPERPIGMENTATION IN FRENCH GRUNTS (*HAEMULON FLAVOLINEATUM*) AND OCEAN SURGEONFISH (*ACANTHURUS BAHIANUS*) ON THE SOUTHWEST COAST OF GRENADA, WEST INDIES**

**Bastien Rubin,<sup>1</sup> Michèle Doucet,<sup>1</sup> Sandra A Binning,<sup>2</sup> Carolyn Gara-Boivin,<sup>3</sup> David Marancik,<sup>4</sup> and Claire Vergneau-Grosset<sup>1,5</sup>**

<sup>1</sup> Département de sciences cliniques, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Montréal, 3200 rue Sicotte, Saint-Hyacinthe, QC, J2S 2M2, Canada

<sup>2</sup> Département des sciences biologiques, Université de Montréal, 1375 Ave. Thérèse-Lavoie-Roux, Montréal, QC, H2V 0B3, Canada

<sup>3</sup> Départements de pathologie et microbiologie et Centre de Diagnostic vétérinaire de l'Université de Montréal, Faculté de médecine vétérinaire, Université de Montréal, 3200 rue Sicotte, Saint-Hyacinthe, QC, J2S 2M2, Canada

<sup>4</sup> Department of Pathobiology, School of Veterinary Medicine, St. George's University, University Centre Grenada, West Indies, Grenade.

<sup>5</sup> Corresponding author (email: [claire.grosset@umontreal.ca](mailto:claire.grosset@umontreal.ca))

### **Contribution des auteurs**

BR, MD, SAB, CGB et CVG ont contribué à la conception du plan de l'étude ainsi qu'à la collecte de données. BR a écrit le brouillon initial de l'article. Tous les auteurs ont participé à l'analyse et l'interprétation des résultats, à la révision de l'article et ont approuvé sa version finale.

## 1. Abstract

Marine ecosystems rely on hard corals, crucial habitats for reef organisms and natural barriers against storms and coastal erosion; however, human-induced stressors pose an imminent threat, making them more susceptible to diseases. Stony coral tissue loss disease (SCTLD), a rapidly spreading affliction devastating hard corals in the Caribbean, originated in Florida in 2014 and reached Grenada's West Indies coast in 2019. Suspected to propagate through sediments and boat ballast water, SCTLD poses a contagious threat to coral ecosystems. Despite its severity, the intricate relationship between local environmental factors and coral susceptibility remains poorly understood. Simultaneously, Grenada's reefs exhibit a perplexing phenomenon of skin hyperpigmentation in various coral-associated fish species. The origins and connection to environmental factors remain unexplored. This study conducted a dual investigation, exploring potential correlations between SCTLD and hyperpigmentation in French grunt (*Haemulon flavolineatum*) and ocean surgeonfish (*Acanthurus bahianus*) across 12 dive sites on Grenada's Southwest coast. Additionally, the study investigated potential links between anthropic pressure scores and coral health. Findings revealed nuanced patterns. Prevalence of SCTLD among hard coral colonies stood at 45%, lower than observed in Florida. Saint George's Bay, afflicted by high anthropic pressure, experienced a 11% mean coral mortality, surpassing sites with minimal anthropic pressure ( $P = 0.020$ ). The prevalence of hyperpigmented fishes significantly correlated with SCTLD prevalence in corals ( $P = 0.004$ ). Furthermore, anthropic pressure scores exhibited a positive relationship with dead coral percentages ( $P = 0.001$ ). This preliminary study provides insights into SCTLD in Grenada, establishing a basis for future longitudinal investigations.

*Key words:* Stony coral tissue loss disease; octocorallia

## 2. Introduction

Hard corals are reef-building organisms that provide habitat for various marine life, including fish, invertebrates, and algae (Komyakova et al. 2018, Obura et al. 2019). Coral reefs also play a crucial role in protecting coastlines from storms and erosion, supporting fisheries, (Guannel et al. 2016), and storing carbon, which is important in the context of climate change (Tambutté et al. 2011). Coral colonies, (hereafter 'corals') comprise of a multitude of clonal polyps (Forsman et al. 2015). Unfortunately, the past several decades have seen dramatic decreases in coral cover and diversity globally, as well as in the Caribbean Sea (Aeby et al. 2019; Alvarez-Filip et al. 2019). This decline has been attributed to rising temperatures in the global oceans, anthropogenic activities and ecological phase shifts as a result of combined factors (Hughes 1994; Siung-Chang 1997; Spadafore et al. 2021). Emerging diseases also continue to threaten coral reefs in the region. Since 2014, southeastern Florida has been plagued by a new disease called the Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD) (Precht et al. 2016; Walton et al. 2018). At least 24 hard coral species are known to be affected (Muller et al. 2020). Coral infected by SCTLD typically develop acute multifocal lesions, characterized by the rapid death of soft tissue and increased mucus on the coral surface (Thrusfield 2016; Wilson and Woodley 2016). More chronic lesions are distinguished by the white color of the exposed skeleton, with the colonization and infection of invading algae in more advanced cases.

Although multiples factors, including bacteria, toxins, or environmental factors, have been investigated, the etiology of SCTLD has not yet been elucidated (Aeby et al. 2019; Meyer et al. 2019). Studies using metagenomic analyses have revealed changes in the microbiota of affected coral colonies (Landsberg et al. 2020; Work et al. 2021). One study described the presence of viral inclusions in coral colonies affected by SCTLD, but this study did not verify Koch's postulates. Thus, the detection of this virus could be incidental, with no causal link to SCTLD, like many apathogenic retroviruses described in mammals. More studies are therefore needed to elucidate the etiology of SCTLD. The hypothesis of a disturbance of the bacterial microbiome has been favored due to the positive response observed to antibiotic treatments (Rosales et al. 2023). This observation suggests a direct link between the disease manifestation and microbial dysbiosis. Understanding the intricacies of this microbial imbalance is paramount, given the potential implications for coral

health and the broader ecological balance of marine ecosystems. In addition, SCTLD propagation appears to follow water currents (Muller et al. 2020). The disease may also be spread through ship ballast water (Studivan et al. 2022a). However, environmental factors through their effects on coral immunity and health, could also play a role in coral susceptibility to SCTLD, as reported for other infectious diseases (Muller et al. 2020). High nutrient concentrations in the surrounding waters have been suspected to favor SCTLD propagation (Alvarez-Filip et al. 2019) whereas high water temperatures do not appear to play a role in the disease progression or virulence (Alvarez-Filip et al. 2019). The intricate interplay between sediment composition and disease transmission dynamics is a key factor in understanding the prevalence of Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD). While higher water turbidity, often encountered in inner reef sites, was initially associated with lower SCTLD prevalence (Rippe et al. 2019), recent research suggests a more nuanced relationship. Sediments within inner reef concentrated areas may act as vectors for disease transmission, thereby highlighting the potential for sediments, when abundant, to carry and intensify the impact of the disease on coral populations (Rosales et al. 2020; Spadafore et al. 2021; Studivan et al. 2022b). This connection underscores the importance of considering sediment dynamics in assessing and managing coral diseases.

Although Grenada is located 2 500 kilometers away from Florida, multiple SCTLD sightings have been documented around this island nation since 2019 (Kramer et al. 2019). Water quality is also a concern in Grenada, as it is in many other countries in the region (Siung-Chang 1997) including discharge of untreated wastewater containing high concentrations of ammonia directly into the ocean (Patel et al. 2010; Mitchell et al. 2019). Recent studies have indicated a concerning link between wastewater outflow and coral health (Siung-Chang 1997; Mitchell et al. 2019; Dougan et al. 2020) which could also exacerbate current infectious disease risks. For instance, the recent mass mortality of black sea urchins (*Diadema antirallum*) in the Caribbean has been attributed to an outbreak of scuticociliate microorganisms from wastewater effluent (Hewson et al. 2023). Understanding and addressing this connection is vital as coral reefs are not only crucial for marine biodiversity, but also serve as natural barriers protecting coastal communities from erosion and storms. Investigating the impact of wastewater pollution on coral health is imperative for the preservation of both marine ecosystems and the communities that depend on them.

The far-reaching consequences of insufficient wastewater treatment on marine life go beyond the health of hard corals, as demonstrated by the connection observed in Florida studies between the feeding habits of corallivorous fish and SCTL D lesions. (Noonan and Childress 2020). However, the association of fish diseases with SCTL D on reefs has not been investigated to the authors' knowledge. Skin hyperpigmentation in two fish species, the French grunt (*Haemulon flavolineatum*) and the ocean surgeonfish (*Acanthurus bahianus*) have been anecdotally reported in the nearshore reef systems off the Southwest coast of Grenada by local scuba divers and biologists. While the etiology of these skin changes is currently undetermined in Grenada, cases of hyperpigmentation in flounders (*Limanda limanda*) off the coast of the United Kingdom have been attributed to a deterioration of water quality (Stentiford et al. 2009). Whether there is a co-occurrence between SCTL D and hyperpigmentation in fishes around the Southwest of Grenada remains to be explored.

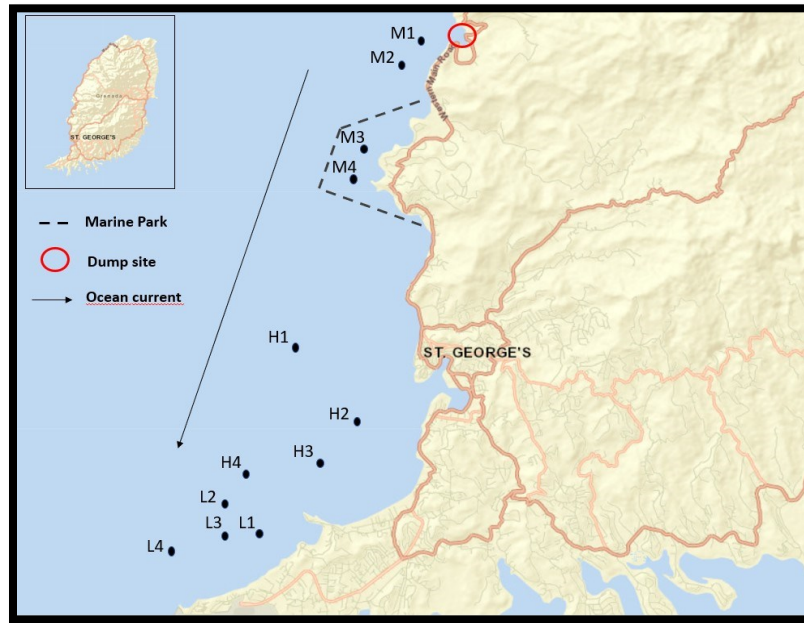
The first objective of this study was to evaluate links between the prevalence of hyperpigmentation in reef fish, the prevalence of SCTL D and coral mortality. The second objective was to determine whether there is a relationship between anthropic pressure, the prevalence of SCTL D and coral mortality. We hypothesize that the prevalence of hyperpigmentation in fish is positively correlated with the prevalence of dead coral colonies and of coral colonies suffering from SCTL D. We also hypothesize that sites with higher anthropic pressure scores are correlated with higher prevalence of dead coral colonies and of coral colonies suffering from SCTL D.

### **3. Materials and Methods**

#### **Study Site**

The study was conducted from May 8<sup>th</sup> to May 15<sup>th</sup> 2023, on the Southwest coast of Grenada, West Indies (12°03' 23.18"N, -61°44'54.56"W), with the approval of the Grenada Ministry of Agriculture, Forestry, Lands, and Fisheries. Twelve (12) inshore recreational dive sites were chosen on the southwest coast of Grenada (Fig. 1) and were assigned a semi-quantitative anthropogenic pressure score ranging from 1 to 3. This scoring was based on subjective assessments of effluent and human activity information by local biologists from St-George's University and previous studies on water quality in Grenada (Horricks et al. 2019, Mitchell et al.

2019, Czaran et al. 2022). A score of 1 corresponds to a low level of anthropic pressure and is assigned to locations further away from the populated city of St. George's, the local landfill adjacent to Halifax Harbour, and where recreational tourism activity is lowest. A score of 2 indicates a medium level of anthropic pressure. These sites are located within the National Marine Protected Area, which reduces recreational activity, but they are very close to the local landfill. A score of 3 corresponded to sites with the highest levels of anthropic pressure close to the city of St. George's, including wastewater discharge from the St. John's River into St. George's Bay, and Grand Anse Beach, where anthropogenic activity is relatively high (Patel et al. 2010, Horricks et al. 2019). Twelve dive sites were chosen to evaluate reefs with heterogenous anthropic pressure scores (Fig. 3 and Table 1).



**Figure 3.** Map of the Southwest coast of Grenada showing the 12 study sites used in this study (ArcGisOnline, 2023). Sites marked with the letter L correspond to anthropic pressure score 1 (low). Sites marked with the letter M correspond to anthropic pressure score 2 (medium). Sites marked with the letter H correspond to anthropic pressure score 3 (High).

**Table 1.** Names and GPS locations of study sites.

Site number	GPS
L1	12°02.488'N, -61°78.813'W
L2	12°02.151'N, -61°46.588'W
L3	12°05.521'N, -61.79.225'W
L4	12°01.307'N, -61°47.415'W
M1	12°09.370'N, -61°76.067'W
M2	12°09.094'N, -61°76.054'W
M3	12°08.834'N, -61°76.308'W
M4	12°06.819'N, -61°76.513'W
H1	12°04.930'N, -61°76.599'W
H2	12°02.418'N, -61°46.047'W
H3	12°02.865'N, -61°77.376'W
H4	12°05.335'N, -61°45.730'W

### **Fish Sampling**

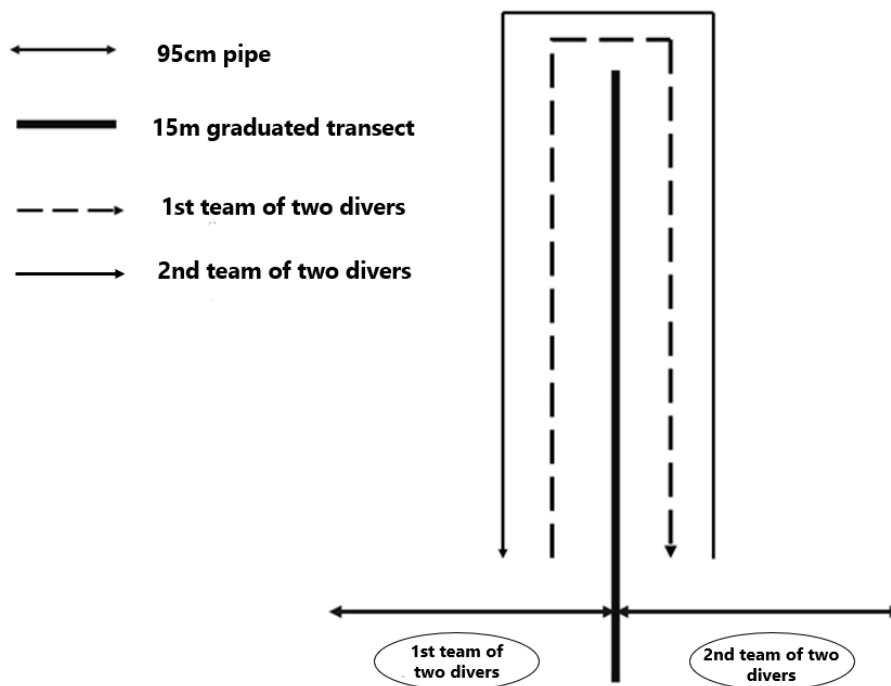
Adult specimens of French grunt and ocean surgeonfish were counted by six certified scuba divers using the roving diver technique (Rassweiler et al. 2020). This technique involves divers (observers) swimming at a site for a fixed amount of time while recording the number and species of fishes encountered. The 6 divers were grouped in pairs, forming three successive pairs of divers moving in the same directions. Estimates of fish abundance and diversity using this technique are comparable to belt transect sampling (Rassweiler et al. 2020). The observers, carrying dive lights, dived as a group for 40 minutes at depths ranging between 10 and 12 meters at each site as measured by dive computers. Observers counted the number of affected (i.e. visible dark, skin areas) and unaffected French grunts and Ocean surgeonfish at each site using dive slates and waterproof paper. Affected fish were defined as an individual with localized, multifocal, or diffuse skin hyperpigmentation. The estimated prevalence of skin hyperpigmentation on each species

was calculated by dividing the number of affected fish of a given species by the total number of fish from the same species at a given site. The mean prevalence was calculated for each observer, giving six replicates per site.

### **Coral sampling**

Considering factors such as current direction and substrate, two belt transects measuring 15 meters in length and 1.9 meters in width, covering a total area of 28.5 square meters, were strategically placed at depths ranging between 10 and 12 meters on each site. Two (2) pairs of divers simultaneously sampled each transect. Each pair of divers swam along the 15-meter central graduated transect, the pairs changed sides producing two evaluations per transect and two replicates per dive site. (Fig. 4). One diver from each pair held a 1-meter polyvinyl chloride (PVC) pipe perpendicular to the 15-meter transect centerline. The second diver recorded every coral colony with a diameter greater than 10 cm that passed underneath the PVC pipe (Fig. 2). When the estimated colony size was greater than 1 m<sup>2</sup>, it was counted twice, four times for a 2 m<sup>2</sup> colony and so on. This increased the statistical weight of large colonies in the analysis, as described in a previous study (Richards 2013).

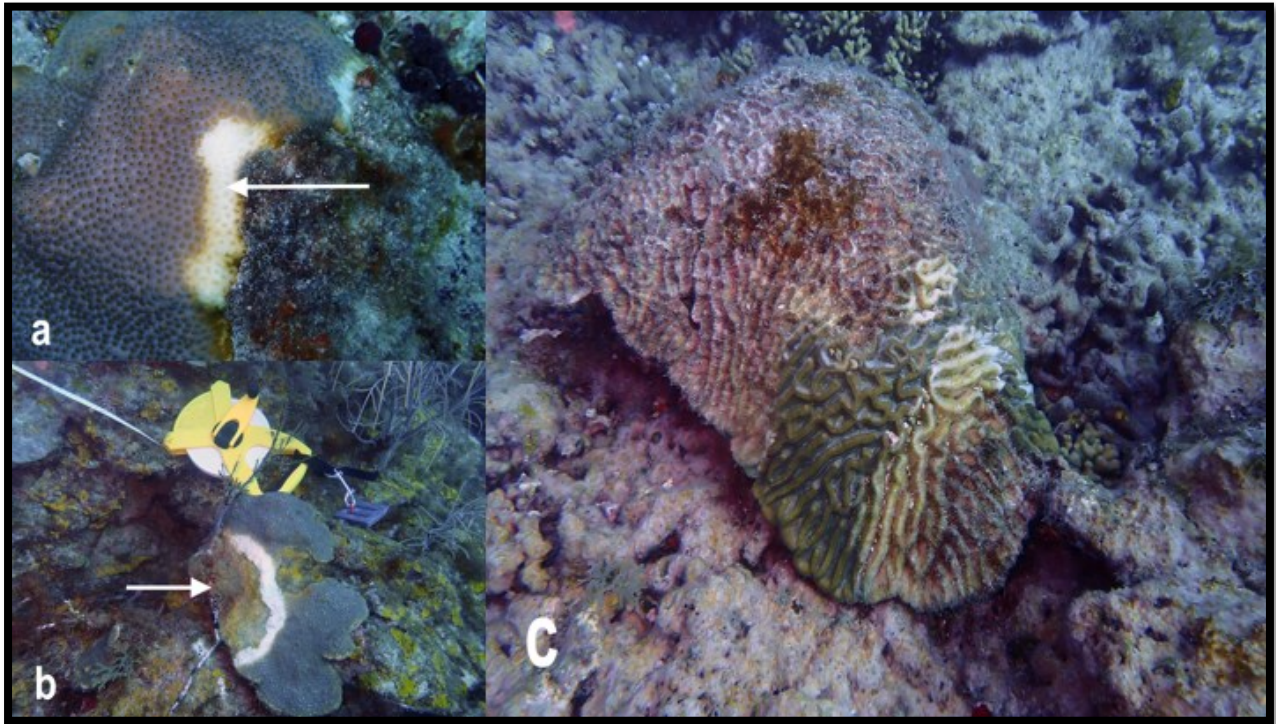




**Figure 4.** Diagram illustrating the belt transect method used by the coral section team in the study. The path swam by each pair is represented by the arrows.

Divers recorded whether each coral colony was dead, healthy or unhealthy (i.e. showing various signs of disease or bleaching). Criteria for recognizing SCTL D lesions and dead colonies were adapted from the Atlantic and Gulf Rapid Reef Assessment (AGRRA) protocol (Lang et al. 2010). Divers were trained to recognize SCTL D lesions in theory and during practice dives conducted on the day prior to commencing the study dives (May XX). Damages on hard coral colonies that were caused by mechanical damage, water erosion or fish (i.e. bite marks) were not considered as disease indicators. Typically, SCTL D lesions were characterized by circular or diffuse tissue loss, which exposed the coral skeleton and revealed white bands around the lesion. Some diseases, such as white plague, cannot be completely distinguished from SCTL D (Cróquer et al. 2021), so any sign of disease were accounted for in the study. Microalgae and macroalgae covered older lesions in some cases (Fig. 5). Coral colonies were considered dead when the lesion affected the entire colony, generally including total color loss and the beginning of colonization by microalgae and macroalgae (Fig. 5). Some long-dead colonies were completely covered by

macroalgae, making them indistinguishable from rocks; these were not counted to avoid confusion.



**Figure 5.** Underwater photographs of coral colonies affected by lesions compatible with Stony Coral Tissue Loss Disease (SCTLD). (a) A less advanced stage, (b) a more advanced stage, with the affected area colonized by algae and, (c) a dead coral colony. (SCTLD lesions are pointed by white arrows), (Photos by Michèle Doucet).

In order to avoid interference between the roving diver and the transect diver groups, each group of divers was guided by a dive professional to survey each dive site in close proximity but sufficiently distanced so that fish populations were least disturbed by the presence of the divers.

### Statistical analysis

Statistical tests were conducted using the R programming language, (R version 4.2.1, R Core Team (2022). R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria), the MuMIn (v1.47.5; Bartoń, 2023) and the ggsignif (Ahmann-Eltze and Patil 2021) packages. Specifically, the average hyperpigmentation prevalence for each of the

two species at every site was determined and then combined to calculate the overall mean prevalence of fish hyperpigmentation lesions at each site.

To test for a relationship between disease prevalence in corals and hyperpigmentation in fishes, we used two linear mixed models. The percentage of sick and dead corals were each used as the response variables and the prevalence of fish hyperpigmentation lesions as a fixed factor. The study site and individual observer were included as random factors. Data distribution of percentage of coral disease, dead corals and mean prevalence of fish hyperpigmentation were evaluated using a Shapiro-Wilk normality test. The percentage of dead corals was the only non-normally distributed data ( $P=0.048$ ). Logarithmic values were therefore used for models including dead coral.

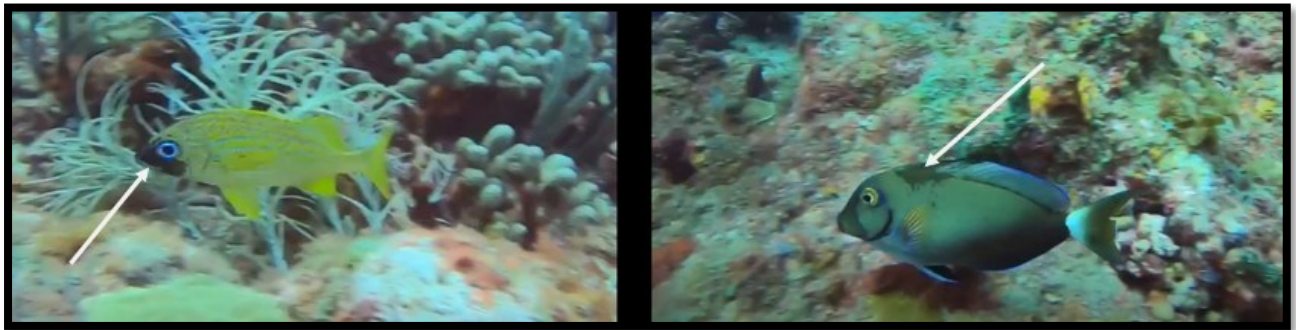
Linear mixed models were also used to evaluate the relationship between anthropic pressure score, coral sickness, and coral mortality. Data distribution of this model was evaluated using a Shapiro-Wilk normality test. The percentage of sick or dead corals were the response variables, with anthropic pressure score as a fixed factor. Individual observers and study locations were included as random factors.

A pairwise analysis using the Benjamin Hochberg (BH) method was used to compare the differences in percentages of diseased and dead corals between the three levels of anthropic pressure. A  $P$  value of less than 0.05 was considered as statistically significant for each of these models. The variance of hyperpigmentation prevalence and prevalence of sick and dead corals were calculated using marginal  $R^2$  with VCA package (Schuetzenmeister and Dufey 2022). The conditional  $R^2$  method was used to calculate the variance of the prevalence of hyperpigmentation on sick and dead coral with the contribution of the random variables (ref).

### 3. Results

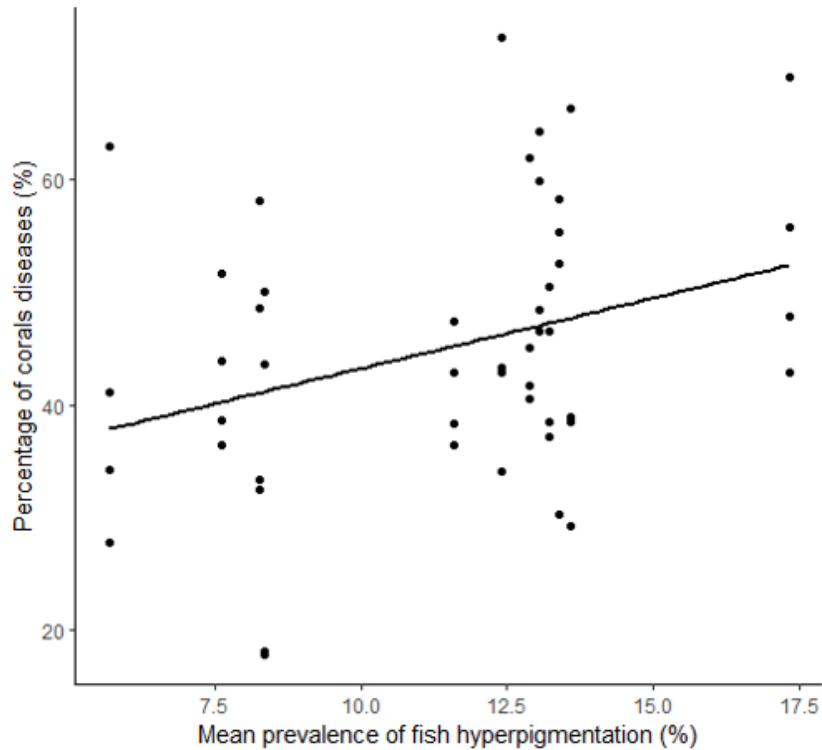
#### Correlation between coral health and fish hyperpigmentation prevalence

Fish hyperpigmentation was detected at all 12 dive sites. Hyperpigmented areas always occurred on the head or dorsum of individuals, close to the dorsal fin (Fig 6). The prevalence of fish hyperpigmentation ranged from 6% to 17% across sites, with a mean prevalence of 11% (+/- 3,18%). Coral lesions and coral mortality were also observed at all site. The mean prevalence of unhealthy corals was 45% (+/- 12%), ranging from 32% to 55% across sites. Overall, 5% to 14% of the corals were dead, with a mean of 8% (+/- 5%).



**Figure 6.** Underwater Photograph of a french grunt (*Haemulon flavolineatum*) and an ocean surgeon fish (*Acanthurus bahianus*) affected by skin hyperpigmentation in the coastal waters of Grenada (cutaneous lesions are indicated by white arrows). (Photos by Michèle Doucet).

The prevalence of fish hyperpigmentation was significantly and positively related to the percentage of diseased corals at each site ( $F= 1.06$ ;  $P =0.004$ ;  $df =1,46$ ; marginal  $R^2=9.6\%$ ; conditional  $R^2=46\%$ ) (Fig.7). Conversely, there was no significant correlation between mean prevalence of hyperpigmentation in fish and coral mortality ( $F= 1.13$ ;  $P=0.306$ ; marginal  $R^2=18.3\%$ ; conditional  $R^2=33.8\%$ ).

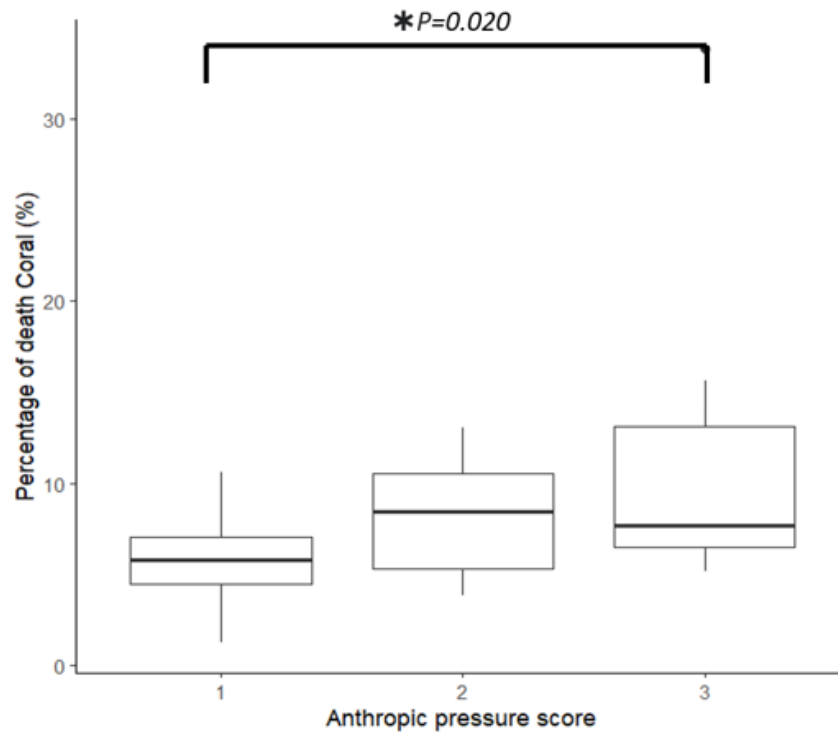


**Figure 7.** Relationship between the mean prevalence of hyperpigmentation in the two fish species evaluated in the study (french grunt (*Haemulon flavolineatum*) and ocean surgeonfish (*Acanthurus bahianus*)) and the prevalence of coral disease calculated at the same dive site on the Southwest coast of Grenada, in May 2023.

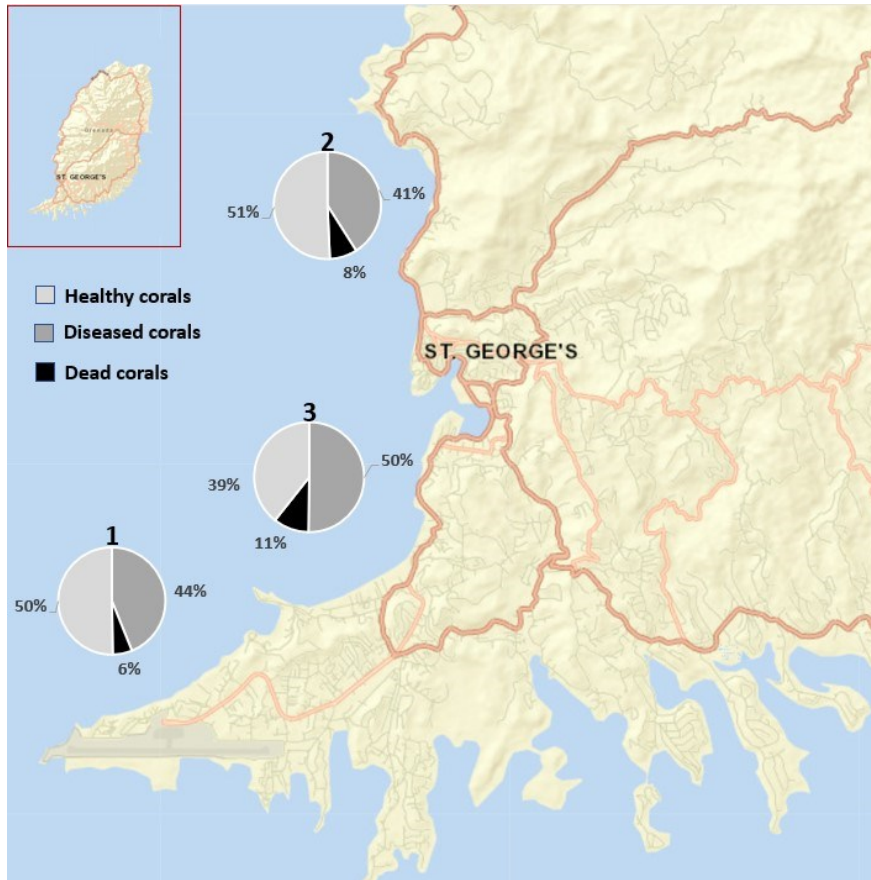
**Correlation between anthropic pressure score and respectively hyperpigmentation prevalence and coral health**

Hyperpigmentation prevalence was not significantly correlated with anthropic pressure score ( $F=1.06$ ;  $P=0.101$ ; marginal  $R^2=18.3\%$ ; conditional  $R^2=33.9\%$ ). However, a significant positive relationship was found between anthropic pressure scores and the percentage of dead corals ( $F=1.05$ ;  $P=0.001$ ; marginal  $R^2=18.3\%$ ; conditional  $R^2=33.8\%$ ). Sites with an anthropic pressure level of 3 had significantly more dead corals than those with an anthropic pressure score of 1 ( $P=0.020$ ) (Fig. 8). There was no significant difference in the percentage of dead corals between anthropic pressure score 1 and 2 ( $P=0.052$ ), or 2 and 3 ( $P=0.329$ ). Sites with an anthropic pressure score of 1 and 2 had a mean proportion of healthy corals of 50% and 51% respectively. Sites with an anthropic pressure score of 3 within St. George’s Bay had a mean proportion of healthy corals of 39%, which was the lowest proportion of healthy corals across all sites (Fig. 9). Sites with a low

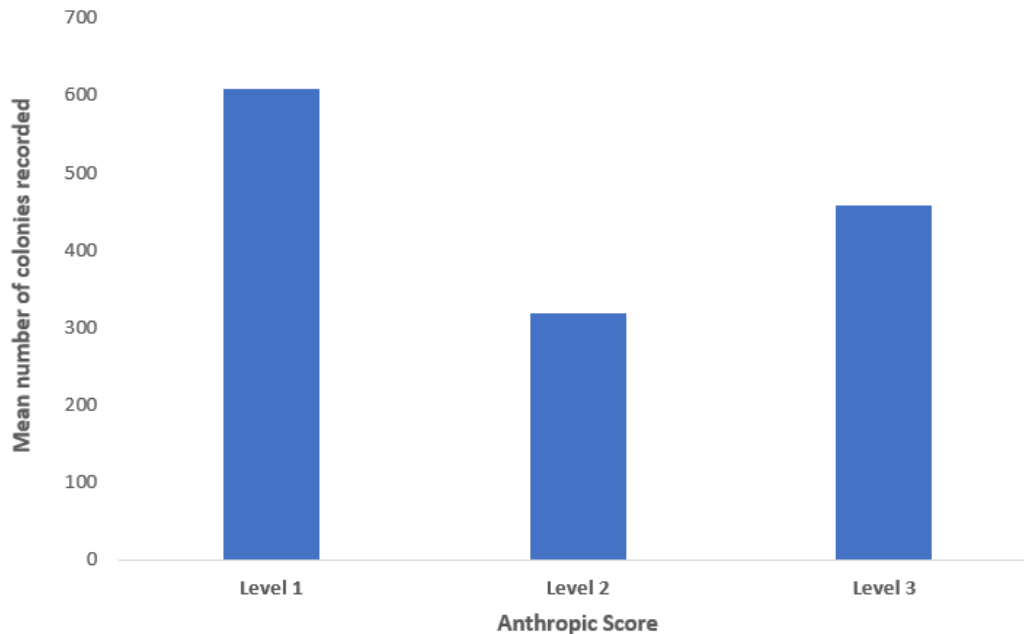
level of anthropization (level 1) were those where the mean number of counted colonies was the highest at 608, followed by sites with a high level of anthropization (level 3) at 457 colonies, and then sites with a medium level of anthropization (level 2) (Fig 10). No significant relationship was detected between the number of colonies counted and the prevalence of SCTLD.



**Figure 8.** Box plot of the percentage of dead corals for each of the three anthropic pressure score. The prevalence of dead corals was significantly different between sites with an anthropic pressure score of 1 versus 3.



**Figure 9.** Map of southwest Grenada showing the percentage (%) of healthy, diseased and dead coral for each anthropic pressure score (ArcGisOnline, 2023).



**Figure 10.** Mean number of hard coral colonies counted according to the anthropic score.

#### 4. Discussion

Lesions consistent with SCTLD were found in 32 to 55% of hard coral colonies in the inshore reefs southwest of Grenada, which is lower than the recorded prevalence of 45 to 85% recorded in Florida in the late 2010's (Aeby 2019; Meyer et al. 2019). Furthermore a SCTLD prevalence of 60% was documented in Cozumel, Mexico in 2021 (Estrada-Saldívar et al. 2021). The lower SCTLD prevalence in Grenada might be explained by the fact that the epizootics started earlier in Florida (2014) than in Grenada(2018) (Thrusfield 2016; Wilson and Woodley 2016) (Kramer et al. 2019). Alternatively, lower prevalences in Grenada may be explained by a lack of census data in the country compared to Florida or additional environmental pressures in Florida that make these reefs more susceptible to disease.

The lower SCTLD prevalence rate in Grenada could be also explained by the coral species composition of the reef. Some coral species are known to be more resistant to SCTLD than others. For example, a study carried out in 2021 on the Florida coast showed that *Colpophyllia natans*, *Diploria labyrinthiformis*, *Pseudodiploria strigo*, *Orbicella annularis* and *O. faveolata* were the most susceptible species to SCTLD-related mortality (Meiling et al. 2021). Another *in vitro* study



also confirmed that *O. anularis*, *C. natans* and *Siderastrea siderea* were more susceptible to SCLTD infection than other coral species (Kolodziej et al. 2021). According to the AGGRA database, 35.64% of the species recorded in Grenada are *Porites astreoides* (Kramer et al. 2019) which are considered more resistant to SCLTD (NOAA 2023). On the other hand, the species *S. siderea* and *Monastrea cavernosa*, which are more susceptible to SCLTD (Kolodziej et al. 2021, NOAA 2023) represent only 13.9% and 8.67% of the hard coral species recorded in Grenada (Kramer et al. 2019). By comparison, the Florida coast displays 20.44% *S. siderea* and 10.42% *O. faveolata*, whereas *P. astreoides* represent only 19.44% of the hard coral colonies (Kramer et al. 2019). Similar statistics are observed in Mexico, where almost 40% of coral species are highly susceptible to SCLTD and only 25% are the more resistant *P. astreoides* (Kramer et al. 2019, NOAA 2023). However, no species census was carried out in this study, so this hypothesis is based on the overall hard coral distribution reported by AGGRA along all Grenada's coastline. There may be substantial variability in species distributions across dive sites. It would be interesting to conduct further research and investigate the Octocorallia species composition of various dive sites to further help explain why SCLTD is more common in some areas of the Southwest coast of Grenada.

The present study established a positive correlation between the mean prevalence of fish hyperpigmentation and the percentage of corals with SCLTD on the Southwest coast of Grenada. This finding suggests that common environmental conditions could contribute to these changes, either by affecting the host immune system, causing injury, or by promoting the etiology of a disease. Fishes inhabit aquatic environments that are prone to pathogen spillover and xenobiotic spreading that stress their immune systems (Tort and Balasch 2022). To the author's knowledge, the prevalence and etiology of fish hyperpigmentation has not been described in Caribbean Sea. Hyperpigmented skin has been described in temperate and tropical fish and environmental factors have been suspected to contribute to these lesions. Grossly similar appearing lesions have been observed globally in species like the common dab (*Limanda limande*), small-mouth bass (*Micropterus dolomieu*), Hawaiian goldring surgeonfish (*Ctenochaetus strigosus*), butterflyfishes (*Chaetodon multicoloratus* and *C. miliaris*), and discus (*Symphysodon aequifasciatus*). These cases have been associated with rising temperatures, melanocyte hyperplasia, melanophoromas, and even potential pollutants from nearby sugar cane and pineapple plantations (Okhiro 1988; Tulp et al. 2008; Work and Aeby 2014; Blazer et al. 2020; Huang et al. 2023). Furthermore, trematode

infections are known to cause pigment anomalies in acanthurids at St. Kitt in the Lesser Antilles (Dennis et al. 2019). At this point, the specific triggers and pathogenesis for hyperpigmentation in Grenada's fish species remain uncharacterized. Considering the importance of Grenada's inshore reef areas to food security and economic growth, and the local impact of wastewater on environmental habitat, it is essential to explore potential environmental factors, including contaminants, to gain a comprehensive understanding of the situation (Horricks et al. 2019; Mitchell et al. 2019; Czaran et al. 2022). It would be relevant to perform histologic analysis and infectious disease testing of skin samples from fish affected by hyperpigmentation. This focused examination could provide valuable data, shedding light on the intricate relationship between water quality, environmental factors, infectious etiologies, and the prevalence of hyperpigmentation in Grenada, particularly in areas most affected by SCTLD.

Water quality and its interaction with the immune systems of both fish and coral hosts could be a key factor explaining the positive correlation between hyperpigmentation and SCTLD prevalence. The innate immune system of corals is comprised of conserved components similar to those of other invertebrates and vertebrates, including the three general phases in the response to infection: recognition, signaling, and effector responses (Pinzón et al. 2014; Traylor-Knowles et al. 2022). Corals also display a cell-mediated immune response (Tracy et al. 2020). The immune system of corals can be influenced by various ecological factors, including water quality and high temperature. For example, higher nutrient levels suppress important coral immune pathways and likely contribute to patterns of increased coral disease and subsequent mortality (Dougan et al. 2020). Pollution by copper at high temperature can also suppress the capacity of the coral immune system to respond to microbial and parasitic infections (Dougan et al. 2020; Tracy et al. 2020). Further studies should be conducted in a laboratory setting to evaluate the susceptibility of corals to SCTLD in various environmental conditions.

Significant differences in the number of dead corals were noted among sites with different anthropic pressure scores. Although the causes of coral mortality are often multifactorial, pollution is likely a contributing factor to the deterioration of coral health (Thrusfield 2016; Wilson and Woodley 2016; Weil and Hernández-Delgado 2021) and may be the case in Grenada. This association remains speculative as no water tests or lesion sampling was conducted for the

present study. Anthropogenic pressure levels were assigned subjectively based on the literature and the location of the study sites in relation to places where anthropogenic activity is relatively higher, such as the wastewater discharge around the city of St. George's and Grand Anse Bay (Patel et al. 2010), where recreational tourism is the most intense. More extensive investigations are crucial to uncover the precise drivers of mortality and disease in this complex ecosystem, allowing for a more nuanced understanding and targeted conservation efforts.

Overall, this project has established a correlation between reef fish and coral health. It has also highlighted a potential link between coral mortality and sites closer to wastewater discharge, suggesting a potential link between nutrient levels and disease incidence that should be further explored. Although this correlation does not imply causation, it calls for further research about the impact of water quality on coral immunity and their susceptibility to SCTL. Finally, this study presents preliminary data about the prevalence of SCTL in Grenada, which could be used for subsequent longitudinal studies in Grenada.

## **5. Acknowledgment**

The authors are grateful for the survey work conducted by the volunteer recreational divers as well as students who contributed to data collection. We also thank Stéphane Lair, from Université de Montréal for their input and guidance and all members of RCCSEA. Finally, the authors acknowledge the financial support provided by the Aquarium de Montréal, the Medway Scholarship program of the International Association for Aquatic Animal Medicine, and the Direction des Affaires Internationales de l'Université de Montréal. SAB and CVG are supported by the NSERC Discovery program. SAB is also supported by the Canada Research Chairs program.



## Chapitre 3 – Discussion générale

Dans la présente étude, près d'une colonie de corail sur deux était touchée par la maladie tous sites confondus. Une proportion semblable à celle observée dans les îles vierges Américaines. Cependant, cette atteinte reste plus faible que celle observée en Floride (Aeby et al., 2019; Meyer et al., 2019) et au Mexique (Estrada-Saldívar et al., 2021). En effet, avec des valeurs de prévalence situées entre 45 et 85% dans ces 2 derniers États, la Grenade semble en comparaison moins touchée par la maladie. On peut s'interroger si cette prévalence inférieure en Grenade est due à des susceptibilités variables des coraux, au moment d'apparition de la maladie ou à des facteurs environnementaux.

En comparant la diversité spécifique de la Grenade par rapport à la Floride, on constate que *S. siderea* et *Monastrea cavernosa*, qui sont plus sensibles à la MPTC (NOAA, 2023) ne représentent que 13,9 % et 8,67 % des espèces de coraux durs recensées en Grenade. En comparaison, la côte de Floride présente 20,44% de *S. siderea* et 10,42% d'*O. faveolata*, tandis que *P. astreoides* ne représente que 19,44% des colonies de coraux durs (Kramer et al., 2019). Des statistiques similaires sont observées au Mexique, où près de 40 % des espèces coralliennes sont très sensibles à la MPTC et seulement 25 % sont des *P. astreoides* plus résistants (Kramer et al., 2019). À l'inverse, on observe près de 35% de *P. astreoides* en Grenade, ce qui signifie que près d'un tiers des coraux en Grenade seraient résistants à la maladie (Kramer et al., 2019). Concernant les autres régions des Caraïbes affectées, on ne connaît pas les scores de prévalence, mais la composition spécifique du récif est détaillée chez certaines d'en elle. La composition spécifique des coraux semble être un facteur notoire en ce qui concerne la prévalence de la MPTC des coraux.

La base de données AGRRA permet de connaître la distribution globale des coraux dans toute la mer des Caraïbes. Les *Porites sp.* représentent seulement 15% de la base de données (Kramer et al., 2019), ce qui signifie que plus de 85% des coraux en mer des Caraïbes est potentiellement sensible à la MPTC. La Grenade possède une couverture moyenne de coraux résistants à la MPTC supérieure à ce qui est observé dans la mer des Caraïbes, ce qui pourrait expliquer en grande

partie cette différence de prévalence par rapport au Mexique et la Floride. Cependant, sachant que seulement ces deux régions possèdent de véritables données sur la prévalence de la MPTC, plus d'études seraient nécessaires pour déterminer la prévalence de la MPTC dans d'autres régions des Caraïbes. La distribution des espèces coralliennes étant très inégale, il serait idéal de prioriser les régions avec un potentiel plus élevé d'épizootie de MPTC de par leur composition corallienne similaire à la Floride et à la côte Caraïbes du Mexique.

La composition corallienne pourrait aussi varier selon les sites de plongée évalués dans le cadre de la présente étude. Ainsi, il est possible que les sites plus proches de la baie de Saint-Georges présentent des espèces de coraux plus sensibles à la MPTC. Ce facteur serait une alternative possible à l'effet des activités anthropiques pour expliquer la variabilité de prévalence de la MPTC. Il s'agit d'une limite de ce projet de maîtrise et plus d'études caractérisant les espèces de coraux présents sur chaque site étudié seraient nécessaires pour exclure cette hypothèse alternative.

Selon une étude récente, la pollution des eaux diminuerait de manière significative l'activité de la phénoloxydase, une composante clé de la voie de défense immunitaire des coraux, elle est impliquée dans la synthèse de la mélanine et la cicatrisation des blessures chez les coraux (Dougan et al., 2020). Ce phénomène a permis de démontrer que les coraux devenaient immunodéficients dans ce cas de figures, ce qui augmente drastiquement le risque de maladies et autres lésions associées à des pathogènes. D'autre part, des niveaux élevés de nutriments suppriment d'importantes voies immunitaires coralliennes et contribuent vraisemblablement à l'augmentation des maladies coralliennes et à la mortalité qui s'ensuit (Dougan et al., 2020). La pollution par le cuivre à haute température peut également supprimer la capacité du système immunitaire du corail à répondre aux infections microbiennes et parasitaires (Dougan et al., 2020; Tracy et al., 2020).

Bien qu'aucune donnée n'existe sur la présence de métaux lourds dans les eaux côtières de Grenade, une étude a démontré un rejet d'eaux usées riches en ammoniacque dans la baie de Saint-Georges (Patel et al., 2010). Les récifs situés dans cette zone sont également ceux qui présentent le plus de mortalité corallienne. L'exposition prolongée à ce rejet d'eaux usées

pourrait avoir affecté le système immunitaire de ces coraux, ce qui pourrait expliquer une mortalité plus élevée dans cette zone de la région.

Des signes d'hyperpigmentation ont été observés chez 17% des individus des deux espèces de poissons étudiées sur divers sites au Sud-Ouest de la Grenade. Ce phénomène n'est pas unique à cette région, étant documenté chez plusieurs espèces sauvages dans divers contextes.

En l'absence de nécropsie chez un poisson affecté en Grenade, il est difficile de déterminer l'étiologie de ce problème. Le paragraphe suivant présentera une revue des cas d'hyperpigmentation rapportés chez des poissons en milieu naturel, en présentant les liens potentiels avec les lésions décrites chez les poissons récifaux en Grenade.

Les changements climatiques accentuent les différences de température entre les eaux de surface et les eaux profondes, intensifiant la stratification thermique. Cela rend les couches de surface moins protégées des UV, en créant des barrières plus fortes au mélange ascendant des nutriments nécessaires à la photosynthèse. Cette situation expose davantage les organismes vivants près de la surface à des niveaux accrus de rayonnement UV (Häder et al., 2015). Bien que les conséquences néfastes de ces conditions soient évidentes pour les espèces coralliennes, les poissons récifaux peuvent également être affectés. Notamment, la majorité des récifs coralliens des Caraïbes se situe entre 0 et 40 mètres de profondeur (Robertson et al., 2022). Ainsi, l'hypothèse du rayonnement UV ne peut être écartée pour expliquer l'origine de l'hyperpigmentation des poissons en Grenade, compte tenu de l'intensité du rayonnement UV dans ce milieu. Des études ont déjà démontré que l'excès d'UV entraînait une augmentation de la taille et de l'abondance des mélanocytes chez les poissons, ce qui provoque l'hyperpigmentation chez certains poissons (Adachi et al., 2005; Otręba et al., 2015). En sachant que les poissons observés en Grenade présentaient une hyperpigmentation sur la tête et au niveau de la dorsale, soit les parties les plus exposées à la lumière, il n'est pas impossible que ce facteur ait contribué à l'apparition de ces lésions sur les poissons. De plus, cette hypothèse pourrait expliquer le lien observé entre la présence d'hyperpigmentation chez les poissons et de MPTC, si on considère que ces poissons ont moins de zones d'ombre disponibles pour se protéger des UV dans des récifs affectés par la MPTC. Cette hypothèse pourrait être valide pour des coraux

tels les Acroporidae mais semble toutefois moins plausible pour les coraux de type *Diploria* sp. (coraux en forme de cerveaux) qui présentent peu d'anfractuosités utilisable comme cachettes par les poissons.

Dans les cas d'infection par des trématodes digènes à Saint-Kitts, les Acanthuridae juvéniles étaient moins fréquemment touchés que les adultes, ce qui pourrait expliquer pourquoi les cas d'hyperpigmentation en Grenade n'ont été observés que chez ces derniers (Dennis et al., 2019) si la cause de l'hyperpigmentation était la même en Grenade. En revanche, il faut noter que les cas observés en Grenade présentent des signes cliniques légèrement différents de ceux observés précédemment dans ces autres régions des Caraïbes. En effet, les lésions des poissons en Grenade ont été majoritairement retrouvées au niveau de la tête ou de la nageoire dorsale (Fig 13). À l'inverse, les lésions observées dans les études de Kohl et al., (2019) et de Dennis et al., (2019) étaient nettement plus diffuses et se retrouvent partout sur le corps des poissons. De plus, ces lésions étaient d'abord multifocales avant de devenir coalescentes, tandis que les lésions observées dans la présente étude étaient principalement focales et localement extensives. Enfin, aucun cas de lésion similaire n'a déjà été observé chez les gorettes jaunes; c'est donc une observation inédite qui a été faite en Grenade sur cette espèce. L'hypothèse du parasitisme n'est pas à écarter en Grenade, mais paraît moins probable qu'un effet des rayonnements UV.

Malgré les observations d'hyperpigmentation chez les poissons de Grenade, l'établissement de l'étiologie de ces lésions a été entravé par l'absence de nécropsies. Les nécropsies auraient été indispensables pour préciser la nature des lésions histologiques et investiguer la cause sous-jacente de l'hyperpigmentation. Malheureusement, en raison de contraintes légales (obtention de permis de capture de la faune en Grenade), la capture de poissons pour les nécropsies s'est avérée impossible. La recherche sur les mécanismes précis qui provoquent l'hyperpigmentation observée a été grandement entravée par cette limitation concernant la possibilité d'obtenir des permis. Malgré ces limites, l'approche utilisée a permis de rassembler des informations importantes sur les origines potentielles de l'hyperpigmentation dans l'environnement, soulignant l'importance d'une approche multidisciplinaire pour compenser les contraintes logistiques. Avec les autorisations appropriées, l'inclusion de nécropsies dans le protocole d'étude pourrait être bénéfique pour les recherches futures afin d'approfondir notre compréhension des



manifestations pathologiques chez les poissons récifaux de Grenade. Un partenariat a été établi dans ce but avec l'Université de Saint-Georges, en vue d'investiguer l'origine de ces lésions d'hyperpigmentation si un cas de nécropsie était présenté au service de Pathologie des animaux aquatiques. De plus, des biologistes et des pêcheurs locaux ont été sensibilisés à la pertinence de soumettre tout poisson avec ce type de lésion.

Une corrélation positive a été observée entre la prévalence moyenne de l'hyperpigmentation et le pourcentage de coraux atteints de MPTC sur la côte Sud-Ouest de la Grenade. Ces résultats suggèrent que des conditions environnementales communes pourraient contribuer à ces changements, soit en affectant le système immunitaire de l'hôte, en favorisant l'étiologie d'une maladie ou en causant des traumatismes. De plus, un lien entre la diminution de la couverture corallienne liée à la MPTC, et l'exposition accrue des poissons aux UV pourrait expliquer le développement d'hyperpigmentation chez certains individus exposés à des niveaux accrus d'UV. En raison de la faible proximité phylogénétique entre les poissons et les coraux durs, il est peu probable qu'un agent pathogène commun soit en cause.

Précédemment, aucune autre étude impliquant la MPTC n'a montré de corrélation avec une lésion chez les poissons. Les raisons potentielles sont nombreuses. Le fait que cette maladie corallienne n'a toujours aucun agent pathogène démontré complexifie le diagnostic de MPTC, qui est essentiellement descriptif (Alvarez-Filip et al., 2019). Certains indices permettent toutefois de penser qu'une bactérie ou un virus pourrait être responsable de cette maladie. Par exemple, le fait que cette maladie se propage de colonie en colonie est un signe qu'un agent pathogène pourrait se déplacer le long du récif, également, la propagation de la maladie via les eaux de ballasts est un autre signe qu'un agent pathogène ou toxique pourrait être présent (Studivan et al., 2022). L'hypothèse de 2 agents pathogènes concomitants apportés par les eaux de ballast, l'un affectant les poissons et l'autre les coraux, ne peut pas être exclus, mais semble moins probable qu'un facteur environnemental commun.

Les coraux et les poissons récifaux de Grenade sont soumis aux mêmes conditions environnementales. De ce fait, les facteurs qui ont contribué à l'apparition de maladies dans les populations étudiées pourraient se retrouver dans leur environnement, à commencer par l'excès

de radiations UV. L'excès d'UV est néfaste chez les coraux durs. Bien qu'aucune étude n'a encore démontré le lien entre les radiations UV et la MPTC, on sait que l'excès de radiations UV peut provoquer le blanchiment (McLachlan et al., 2021). Ce dernier est connu pour augmenter la prévalence de maladies coralliennes et de la mortalité (Jones, 2008; Hughes et al., 2017a; Muller et al., 2018). Par exemple, les colonies d'*A. cervicornis* seraient 27% moins résistantes à la MBB lorsqu'elles connaissent un épisode de blanchiment des coraux (Muller et al., 2018). La Grenade a subi un épisode intense de blanchiment en 2005, avec une prévalence comprise entre 45-60%, ce qui a augmenté de la MBI et la peste blanche l'année suivante (Cróquer & Weil, 2009). Il n'est donc pas impossible que l'effet soit similaire avec la MPTC. Bien qu'aucun épisode de blanchiment n'ait été enregistré en Grenade, il se peut que cela soit passé inaperçu. Ainsi, les poissons et les coraux pourraient être exposés concomitamment à des intensités élevées de rayonnement UV. Cela pourrait entraîner le développement indépendant des deux lésions (MPTC et hyperpigmentation), ou être lié à une réduction des zones d'ombre accessibles aux poissons.

En ce qui concerne la pollution de l'eau, Alvarez et al., (2019) ont déjà établi le fait qu'une eau enrichie en nutriments était un facteur aggravant la MPTC. D'autre part, une étude parue en 2010 a démontré que la concentration en *E. coli* dans la rivière Saint-Georges en Grenade était trop importante et présentait des risques sanitaires pour la population (Patel et al., 2010). Ces eaux se déversent directement dans la baie de Saint-Georges qui est aussi la zone où le plus de coraux morts et malades ont été détectés dans la présente étude. Les poissons de cette zone étaient aussi très affectés par l'hyperpigmentation puisqu'un lien de corrélations a été démontré entre l'hyperpigmentation et la prévalence de MPTC. Plusieurs études ont déjà documenté des cas d'hyperpigmentation chez les poissons-chirurgiens hawaïens (*Ctenochaetus strigosus*), les poissons-papillons (*Chaetodon multicinctus* et *C. miliaris*) et les discus (*Symphysodon aequifasciatus*) lorsqu'ils étaient exposés à des eaux enrichies en nutriment provenant de l'agriculture (Okiihiro, 1988; Tulp et al., 2008; Work & Aeby, 2014) ou bien par la présence de microplastiques dans l'eau (Blazer et al., 2020). La pollution des eaux côtières par le biais de la rivière Saint-Georges en Grenade pourrait donc être une de causes communes expliquant la prévalence de MPTC et de l'hyperpigmentation des poissons dans la région.

Il y a plusieurs limites importantes dans l'étude présentée. Tout d'abord, l'absence de tests d'eau a été un obstacle important, car il n'y avait pas de matériel approuvé et valide pour évaluer directement les paramètres de l'eau environnante. La compréhension approfondie des conditions environnementales spécifiques aux sites d'étude est entravée par cette limitation. De plus, en raison de l'incapacité à réaliser des nécropsies de poissons, l'origine exacte de l'hyperpigmentation observée chez les poissons en Grenade reste inconnue. Notre capacité à identifier les causes spécifiques de cette manifestation pathologique a été limitée par l'absence de ces examens, laissant une lacune dans la compréhension des mécanismes sous-jacents. En outre, la recherche sur les cas de MPTC pourrait avoir été biaisée par le fait qu'il est difficile de différencier la maladie avec d'autres maladies coralliennes connues comme la peste blanche notamment. Enfin, une identification précise de chaque espèce corallienne aurait été un atout pour investiguer l'effet de la distribution spécifique des coraux à différents sites sur la prévalence de MPTC.

## **Conclusion**

Bien que détectée sur les communautés récifales de Grenade, la MPTC présente toujours une prévalence plus faible sur la côte ouest de Grenade que ce qui a été observé dans d'autres régions des Caraïbes. Il se pourrait que la composition corallienne des eaux côtières de Grenade soit l'une des explications les plus plausibles expliquant cette différence de prévalence, en effet, la Grenade possède une moyenne plus élevée d'espèces résistantes telle que *P. asteroides* que le reste des Caraïbes.

Une corrélation a été confirmée entre la MPTC et des cas d'hyperpigmentation de certains poissons récifaux en Grenade. Bien qu'il soit impossible de déterminer qu'il y ait un lien de cause à effet entre les deux, il est possible que des facteurs communs comme les radiations UV, la pollution de l'eau ou encore les transports d'agents pathogènes par les activités nautiques puissent être responsables de la présence de ces maladies. Plus d'études sur la qualité d'eau sur les côtes de Grenade seraient nécessaires afin d'investiguer plus précisément les facteurs de risque du MPTC.

Le lien démontré entre ces deux maladies est un point d'ancrage pour d'autres études incluant la MPTC et d'autres maladies touchant les poissons. Des études longitudinales en Grenade et

ailleurs en mer des Caraïbes dans les prochaines années permettraient d'investiguer de façon plus fine les facteurs de MPTC dans cette région et la progression de cette maladie au cours du temps.

## Références bibliographiques

- Achituv, Y, & Dubinsky, Z. (1990). Evolution and zoogeography of coral reefs. *Ecosystems of the world*, 25, 1-9.
- Adachi, K, Kato, K, Wakamatsu, K, Ito, S, Ishimaru, K, Hirata, T, Murata, O, & Kumai, H. (2005). The histological analysis, colorimetric evaluation, and chemical quantification of melanin content in 'suntanned' fish. *Pigment Cell Research*, 18(6), 465-468.
- Adlard, R, & Lester, R. (1994). Dynamics of the interaction between the parasitic isopod, *Anilocra pomacentri*, and the coral reef fish, *Chromis nitida*. *Parasitology*, 109(3), 311-324.
- Aeby, GS, Shore, A, Jensen, T, Ziegler, M, Work, T, & Voolstra, CR. (2021). A comparative baseline of coral disease in three regions along the Saudi Arabian coast of the central Red Sea. *PLoS One*, 16(7), e0246854.
- Aeby, GS, Ushijima, B, Campbell, JE, Jones, S, Williams, GJ, Meyer, JL, Häse, C, & Paul, VJ. (2019). Pathogenesis of a tissue loss disease affecting multiple species of corals along the Florida Reef Tract. *Frontiers in Marine Science*, 6, 678.
- AGRR. (2019). *AGRAA summary Dashboard*. Retrieved 2023 20 november from <https://www.arcgis.com/apps/dashboards/bdb35a48e40b49a6b12267e38633fd67>
- Aguirre-Macedo, ML, Vidal-Martinez, VM, Herrera-Silveira, JA, Valdés-Lozano, DS, Herrera-Rodríguez, M, & Olvera-Novoa, MA. (2008). Ballast water as a vector of coral pathogens in the Gulf of Mexico: The case of the Cayo Arcas coral reef. *Marine Pollution Bulletin*, 56(9), 1570-1577.
- Ahlmann-Eltze, C, & Patil, I. (2021). ggsignif: R Package for Displaying Significance Brackets for 'ggplot2'.
- Almany, GR. (2004). Does increased habitat complexity reduce predation and competition in coral reef fish assemblages? *Oikos*, 106(2), 275-284.
- Alvarez-Filip, L, Estrada-Saldívar, N, Pérez-Cervantes, E, Molina-Hernández, A, & González-Barrios, FJ. (2019). A rapid spread of the stony coral tissue loss disease outbreak in the Mexican Caribbean. *PeerJ*, 7, e8069.
- Anderson, DA, Walz, ME, Weil, E, Tonellato, P, & Smith, MC. (2016). RNA-Seq of the Caribbean reef-building coral *Orbicella faveolata* (Scleractinia-Merulinidae) under bleaching and disease stress expands models of coral innate immunity. *PeerJ*, 4, e1616.
- Ansell, A, Gibson, R, Barnes, M, & Press, U. (1998). The ecological implications of small body size among coral-reef fishes. *Oceanography and marine biology: an annual review*, 36, 373-411.
- Antonius, A. (1973). New observations on coral destruction in reefs. Tenth meeting of the association of Island Marine Laboratories of the Caribbean, *Revista de Biología Tropical*, 60, 3.
- Antonius, A. (1981a). The 'band' diseases in coral reefs. *Proc 4th int coral reef symp*, 2, 7-14.
- Antonius, A. (1981b). Coral reef pathology: a review. 4. International Coral Reef Symposium, Manila (Philippines), 18-22 May 1983,
- Antonius, A. (1988). Distribution and dynamics of coral diseases in the Eastern Red Sea. *Proc 6th Int Coral Reef Symp*,
- ArcGisOnline. (2023). *Modified ArcGis Online map of southwest Grenada*. Retrieved May 2023 from <https://www.arcgis.com/apps/mapviewer/index.html>

- Aronson, RB, & Precht, WF. (1997). Stasis, biological disturbance, and community structure of a Holocene coral reef. *Paleobiology*, 23(3), 326-346.
- Aronson, RB, & Precht, WF. (2001). White-band disease and the changing face of Caribbean coral reefs. *The ecology and etiology of newly emerging marine diseases*, 25-38.
- Baird, AH, Pratchett, MS, Hoey, A, Herdiana, Y, & Campbell, SJ. (2013). *Acanthaster planci* is a major cause of coral mortality in Indonesia. *Coral Reefs*, 32, 803-812.
- Ban, SS, Graham, NA, & Connolly, SR. (2014). Evidence for multiple stressor interactions and effects on coral reefs. *Global change biology*, 20(3), 681-697.
- Banaszak, AT. (2021). Contamination of coral reefs in the Mexican Caribbean. *Anthropogenic Pollution of Aquatic Ecosystems*, 113-129.
- Banin, E, Ben-Haim, Y, Israely, T, Loya, Y, & Rosenberg, E. (2000). Effect of the environment on the bacterial bleaching of corals. *Environmental Challenges*, 337-352.
- Barker, NH, & Roberts, CM. (2004). Scuba diver behaviour and the management of diving impacts on coral reefs. *Biological conservation*, 120(4), 481-489.
- Bell, J, & Galzin, R. (1984). Influence of live coral cover on coral-reef fish communities. *Marine Ecology Progress Series*, 15(3), 265-274.
- Bernal, MA, Floeter, SR, Gaither, MR, Longo, GO, Morais, R, Ferreira, CE, Vermeij, MJ, & Rocha, LA. (2016). High prevalence of dermal parasites among coral reef fishes of Curaçao. *Marine Biodiversity*, 46, 67-74.
- Berntson, EA, France, SC, & Mullineaux, LS. (1999). Phylogenetic relationships within the class Anthozoa (phylum Cnidaria) based on nuclear 18S rDNA sequences. *Molecular phylogenetics and evolution*, 13(2), 417-433.
- Beukers, JS, & Jones, GP. (1998). Habitat complexity modifies the impact of piscivores on a coral reef fish population. *Oecologia*, 114, 50-59.
- Binning, SA, Roche, DG, Grutter, AS, Colosio, S, Sun, D, Miest, J, & Bshary, R. (2018). Cleaner wrasse indirectly affect the cognitive performance of a damselfish through ectoparasite removal. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 285(1874), 20172447.
- Birkeland, C. (1982). Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea). *Marine Biology*, 69, 175-185.
- Birkeland, C. (2015). *Coral reefs in the anthropocene*. In: Birkeland, C. (ed) *Corals Reefs in the Anthropocene*. Springer, Dordrecht, Netherlands. pp. 1-15
- Blazer, V, Young, K, Smith, G, Sperry, A, & Iwanowicz, L. (2020). Hyperpigmented melanistic skin lesions of smallmouth bass *Micropterus dolomieu* from the Chesapeake Bay watershed. *Diseases of aquatic organisms*, 139, 199-212.
- Boilard, A, Dubé, CE, Gruet, C, Mercière, A, Hernandez-Agreda, A, & Derome, N. (2020). Defining coral bleaching as a microbial dysbiosis within the coral holobiont. *Microorganisms*, 8(11), 1682.
- Bolker, JA, & Hill, C. (2000). Pigmentation development in hatchery-reared flatfishes. *Journal of Fish Biology*, 56(5), 1029-1052.
- Booth, D, & Beretta, G. (1994). Seasonal recruitment, habitat associations and survival of pomacentrid reef fish in the US Virgin Islands. *Coral Reefs*, 13, 81-89.
- Borger, JL. (2003). Three scleractinian coral diseases in Dominica, West Indies: distribution, infection patterns and contribution to coral tissue mortality. *Revista de biología tropical*, 51(4), 25-38.

- Bortman, ML. (1997). *Trends in land use, sewage, and stormwater and their relationship with coastal water quality in St. Thomas, U.S.V.I.*
- Bouchon-Navaro, Y, & Bouchon, C. (1989). Correlations between chaetodontid fishes and coral communities of the Gulf of Aqaba (Red Sea). *Environmental Biology of Fishes*, 25, 47-60.
- Brandt, ME, Ennis, RS, Meiling, SS, Townsend, J, Cobleigh, K, Glahn, A, Quetel, J, Brandtneris, V, Henderson, LM, & Smith, TB. (2021). The emergence and initial impact of stony coral tissue loss disease (SCTLD) in the United States Virgin Islands. *Frontiers in Marine Science*, 8, 715329.
- Brodie, JE. (1992). Enhancement of larval and juvenile survival and recruitment in *Acanthaster planci* from the effects of terrestrial runoff: a review. *Marine and Freshwater Research*, 43(3), 539-553.
- Brown, B. (1997). Coral bleaching: causes and consequences. *Coral Reefs*, 16, S129-S138.
- Brown, B, Le Tissier, M, Scoffin, T, & Tudhope, A. (1990). Evaluation of the environmental impact of dredging on intertidal coral reefs at Ko Phuket, Thailand, using ecological and physiological parameters. *Marine Ecology Progress Series*, 273-281.
- Bruckner, A. (2018). *Florida Coral Disease Response Research & Epidemiology Team*. Retrieved September 26, 2023 from [https://floridadep.gov/sites/default/files/Copy%20of%20StonyCoralTissueLossDisease\\_CaseDefinition%20final%2010022018.pdf](https://floridadep.gov/sites/default/files/Copy%20of%20StonyCoralTissueLossDisease_CaseDefinition%20final%2010022018.pdf)
- Bruno, JF, & Selig, ER. (2007). Regional decline of coral cover in the Indo-Pacific: timing, extent, and subregional comparisons. *PLoS One*, 2(8), e711.
- Bunkley-Williams, L, Williams Jr, EH, & Bashirullah, AK. (2006). Isopods (Isopoda: Aegidae, Cymothoidae, Gnathiidae) associated with Venezuelan marine fishes (Elasmobranchii, Actinopterygii). *Revista de biología tropical*, 54, 175-188.
- Burke, L, Reynter, K, Spalding, M, & Perry, A. (2011). *Reefs at risk revisited*. Washington, DC: World Resources Institute.
- Burke, S, Pottier, P, Lagisz, M, Macartney, EL, Ainsworth, T, Drobniak, SM, & Nakagawa, S. (2023). The impact of rising temperatures on the prevalence of coral diseases and its predictability: A global meta-analysis. *Ecology letters*, 26, 1446-1481.
- Bythell, J, Barer, M, Cooney, R, Guest, J, & Donnell, A. (2002). O. Pantos & M. Le Tissier. Histopathological methods for the investigation of microbial communities associated with disease lesions in reef corals. *Letters in Applied Microbiology*, 34, 111-116.
- Bythell, J, Pantos, O, & Richardson, L. (2004). *White plague, white band, and other "white" diseases*. In: Rosenberg, C, Loya, Y (eds) *Coral health and disease*. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 351-365.
- Candy, AS, Taylor Parkins, SK, Van Duyl, FC, Mueller, B, Arts, MG, Barnes, W, Carstensen, M, Scholten, YJ, El-Khaled, YC, & Wild, C. (2023). Small-scale oxygen distribution patterns in a coral reef. *Frontiers in Marine Science*, 10, 1135686.
- Castelló Escandell, J, Bitar, G, & Zibrowius, H. (2020). Isopoda (crustacea) from the Levantine Sea with comments on the biogeography of mediterranean isopods. *Mediterranean Marine Science*, 21, 308-339.
- Cereja, R, Mendonça, V, Dias, M, Vinagre, C, Gil, F, & Diniz, M. (2018). Physiological effects of cymothoid parasitization in the fish host *Pomatoschistus microps* (Krøyer, 1838) under increasing ocean temperatures. *Ecological Indicators*, 95, 176-182.

- Cerrano, C, Bavestrello, G, Bianchi, CN, Cattaneo-vietti, R, Bava, S, Morganti, C, Morri, C, Picco, P, Sara, G, & Schiaparelli, S. (2000). A catastrophic mass-mortality episode of gorgonians and other organisms in the Ligurian Sea (North-western Mediterranean), summer 1999. *Ecology letters*, 3(4), 284-293.
- Chabanet, P, Ralambondrainy, H, Amanieu, M, Faure, G, & Galzin, R. (1997). Relationships between coral reef substrata and fish. *Coral Reefs*, 16, 93-102.
- Chauka, LJ, Steinert, G, & Mtolera, M. (2016). Influence of local environmental conditions and bleaching histories on the diversity and distribution of Symbiodinium in reef-building corals in Tanzania. *African Journal of Marine Science*, 38(1), 57-64.
- Chislock, MF, Doster, E, Zitomer, RA, & Wilson, AE. (2013). Eutrophication: causes, consequences, and controls in aquatic ecosystems. *Nature Education Knowledge*, 4(4), 10.
- Cinner, JE, McClanahan, TR, Daw, TM, Graham, NA, Maina, J, Wilson, SK, & Hughes, TP. (2009). Linking social and ecological systems to sustain coral reef fisheries. *Current Biology*, 19(3), 206-212.
- Clements, KD, German, DP, Piché, J, Tribollet, A, & Choat, JH. (2017). Integrating ecological roles and trophic diversification on coral reefs: multiple lines of evidence identify parrotfishes as microphages. *Biological Journal of the Linnean Society*, 120(4), 729-751.
- Coile, A, Welicky, R, & Sikkel, P. (2014). Female *Gnathia marleyi* (Isopoda: Gnathiidae) feeding on more susceptible fish hosts produce larger but not more offspring. *Parasitology research*, 113(10), 3875-3880.
- Connell, JH. (1973). Population ecology of reef-building corals. *Biology and geology of coral reefs*, 2, 205-245.
- Cooper, T, Gilmour, J, & Fabricius, K. (2009). Bioindicators of changes in water quality on coral reefs: review and recommendations for monitoring programmes. *Coral Reefs*, 28(3), 589-606.
- Coral Watch. (2024). *Tropical monitoring instruction*. Retrieved 2024 14 february from <https://coralwatch.org/>
- Costanza, R, De Groot, R, Sutton, P, Van der Ploeg, S, Anderson, SJ, Kubiszewski, I, Farber, S, & Turner, RK. (2014). Changes in the global value of ecosystem services. *Global environmental change*, 26, 152-158.
- Council, MS. (2022). Climate change and fishing. In: Marine Stewardship Council. Retrieved 2023 12 november from <https://www.msc.org/what-we-are-doing/oceans-at-risk/climate-change-and-fishing>
- Cróquer, A, & Weil, E. (2009). Changes in Caribbean coral disease prevalence after the 2005 bleaching event. *Diseases of aquatic organisms*, 87(1-2), 33-43.
- Cróquer, A, Weil, E, & Rogers, CS. (2021). Similarities and differences between two deadly Caribbean coral diseases: white plague and stony coral tissue loss disease. *Frontiers in Marine Science*, 8, 709544.
- Czaran, V, Edwards, J, Buchweitz, J, Finney, C, Chikweto, A, Butler, BP, & Marancik, D. (2022). Occurrence of histamine toxicity and metal and mineral contaminants in invasive lionfish (*Pterois volitans*) in Grenada, West Indies. *Caribbean Journal of Science*, 52(1), 114-125.
- Dalton, SJ, & Carroll, AG. (2011). Monitoring Coral Health to Determine Coral Bleaching Response at High Latitude Eastern Australian Reefs: An Applied Model for A Changing Climate. *Diversity*, 3(4), 592-610.



- Dao, HN, Vu, HT, Kay, S, & Sailley, S. (2021). Impact of seawater temperature on coral reefs in the context of climate change. a case study of Cu Lao Cham–Hoi an biosphere reserve. *Frontiers in Marine Science*, 1057.
- De'Ath, G, Fabricius, KE, Sweatman, H, & 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*, 109(44), 17995-17999.
- Decostere, A, Haesebrouck, F, Turnbull, J, & Charlier, G. (1999). Influence of water quality and temperature on adhesion of high and low virulence *Flavobacterium columnare* strains to isolated gill arches. *Journal of Fish Diseases*, 22(1), 1-11.
- Dennis, MM, Izquierdo, A, Conan, A, Johnson, K, Giardi, S, Frye, P, & Freeman, MA. (2019). Scaphanocephalus-associated dermatitis as the basis for black spot disease in Acanthuridae of St. Kitts, West Indies. *Diseases of aquatic organisms*, 137(1), 53-63.
- Depczynski, M, & Bellwood, D. (2004). Microhabitat utilisation patterns in cryptobenthic coral reef fish communities. *Marine Biology*, 145, 455-463.
- Dhert, P, Lavens, P, Dehasque, M, & Sorgeloos, P. (1995). *Improvements in the larviculture of turbot Scophthalmus maximus: zootechnical and nutritional aspects, possibility for disease control*, In: Lavens, P. et al. Larvi '95: Fish & Shellfish Symposium, Gent, Belgium, September 3-7, 1995. EAS Special Publication, 24, 32-46
- Dillon, K, Burnett, W, Kim, G, Chanton, J, Corbett, DR, Elliott, K, & Kump, L. (2003). Groundwater flow and phosphate dynamics surrounding a high discharge wastewater disposal well in the Florida Keys. *Journal of Hydrology*, 284(1-4), 193-210.
- Dobbelaere, T, Muller, E, Gramer, L, & Holstein, D. (2020). Report on the Potential Origin of the SCTL in the Florida Reef Tract. *Tallahassee, FL: Florida Department of Environmental Protection*.
- Dougan, KE, Ladd, MC, Fuchs, C, Vega Thurber, R, Burkepile, DE, & Rodriguez-Lanetty, M. (2020). Nutrient pollution and predation differentially affect innate immune pathways in the coral *Porites porites*. *Frontiers in Marine Science*, 7, 563865.
- Duany, A, & Talen, E. (2002). Transect planning. *American Planning Association. Journal of the American Planning Association*, 68(3), 245.
- Dustan, P. (1977). Vitality of reef coral populations off Key Largo, Florida: recruitment and mortality. *Environmental Geology*, 2(1), 51-58.
- Edwards, PET. (2013). Summary report: the economic value of US coral reefs, 2001-2011.
- Englebert, N., Bongaerts, P., Muir, P., Hay, K. B., & Hoegh-Guldberg, O. (2015). Deepest zooxanthellate corals of the Great Barrier Reef and Coral Sea. *Marine Biodiversity*, 45, 1-2.
- El-Naggar, HA. (2020). *Human impacts on coral reef ecosystem*. In: Rhodes, E, Naser, H (eds) Corals Natual Ressources Management and BioLogical Sciences. IntechOpen, London, UK. 88841
- Erfteimeijer, PL, Riegl, B, Hoeksema, BW, & Todd, PA. (2012). Environmental impacts of dredging and other sediment disturbances on corals: a review. *Marine Pollution Bulletin*, 64(9), 1737-1765.
- Espinosa-Pérez, MdC, & Hendrickx, ME. (2002). Distribution and ecological notes on Dynoides (Isopoda: Sphaeromatidae) in the Mexican Pacific. *Revista de biología tropical*, 50(2), 643-647.

- Estrada-Saldívar, N, Quiroga-García, BA, Pérez-Cervantes, E, Rivera-Garibay, OO, & Alvarez-Filip, L. (2021). Effects of the stony coral tissue loss disease outbreak on coral communities and the benthic composition of cozumel reefs. *Frontiers in Marine Science*, 8, 632777.
- Evans, R, Wilson, S, Field, S, & Moore, J. (2014). Importance of macroalgal fields as coral reef fish nursery habitat in north-west Australia. *Marine Biology*, 161, 599-607.
- Fabricius, K, Okaji, K, & De'Ath, G. (2010). Three lines of evidence to link outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation. *Coral Reefs*, 29, 593-605.
- Falkowski, PG, Jokiel, PL, & Kinzie, RA. (1990). Irradiance and corals. *Ecosystems of the world*, 25, 89-107.
- Flynn, RL, & Forrester, GE. (2019). Boat anchoring contributes substantially to coral reef degradation in the British Virgin Islands. *PeerJ*, 7, e7010.
- Fogelman, RM, Kuris, AM, & Grutter, AS. (2009). Parasitic castration of a vertebrate: effect of the cymothoid isopod, *Anilocra apogonae*, on the five-lined cardinalfish, *Cheilodipterus quinquelineatus*. *International Journal for Parasitology*, 39(5), 577-583.
- Forsman, ZH, Page, CA, Toonen, RJ, & Vaughan, D. (2015). Growing coral larger and faster: micro-colony-fusion as a strategy for accelerating coral cover. *PeerJ*, 3, e1313.
- Foster, T, Smith, A, Jury, M, & Driscoll, A. (2011). *Overview of PIANC report 108-dredging and port construction around coral reefs*. In Australasian Port and Harbour Conference (13th: 2011: Perth, WA). Barton, ACT: Engineers Australia. 370-375.
- Gagliano, M, Depczynski, M, & Siebeck, UE. (2015). Facing the environment: onset and development of UV markings in young fish. *Scientific reports*, 5(1), 13193.
- Gardiner, NM, & Jones, GP. (2005). Habitat specialisation and overlap in a guild of coral reef cardinalfishes (Apogonidae). *Marine Ecology Progress Series*, 305, 163-175.
- Gardner, TA, Côté, IM, Gill, JA, Grant, A, & Watkinson, AR. (2003). Long-term region-wide declines in Caribbean corals. *Science*, 301(5635), 958-960.
- Garzón-Ferreira, J, Gil-Agudelo, D, Barrios, L, & Zea, S. (2001). Stony coral diseases observed in southwestern Caribbean reefs. *Hydrobiologia*, 460, 65-69.
- Garzón-Ferreira, J, & Gil, D. (1998). Another unknown Caribbean coral phenomenon. *Reef Encounter*, 24(10).
- Gates, RD, Baghdasarian, G, & Muscatine, L. (1992). Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: implications for coral bleaching. *The Biological Bulletin*, 182(3), 324-332.
- Gattuso, J-P, Magnan, AK, Bopp, L, Cheung, WW, Duarte, CM, Hinkel, J, Mcleod, E, Micheli, F, Oschlies, A, & Williamson, P. (2018). Ocean solutions to address climate change and its effects on marine ecosystems. *Frontiers in Marine Science*, 337.
- Gil-Agudelo, DL, Smith, GW, Garzón-Ferreira, J, Weil, E, & Petersen, D. (2004). *Dark spots disease and yellow band disease, two poorly known coral diseases with high incidence* In: Rosenberg, C, Loya, Y (eds) Coral health and disease. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 337-349.
- Gintert, BE, Precht, WF, Fura, R, Rogers, K, Rice, M, Precht, LL, D'Alessandro, M, Croop, J, Vilmar, C, & Robbart, ML. (2019). Regional coral disease outbreak overwhelms impacts from a local dredge project. *Environmental monitoring and assessment*, 191(10), 630.

- Gladfelter, EH, Monahan, RK, & Gladfelter, WB. (1978). Growth rates of five reef-building corals in the northeastern Caribbean. *Bulletin of Marine Science*, 28(4), 728-734.
- Gladfelter, WB. (1982). White-band disease in *Acropora palmata*: implications for the structure and growth of shallow reefs. *Bulletin of Marine Science*, 32(2), 639-643.
- Glynn, P. (1987). Some ecological consequences of coral-crustacean guard mutualisms in the Indian and Pacific Oceans. *Symbiosis*, 4, 301-324.
- Glynn, PW. (1974). The impact of *Acanthaster* on corals and coral reefs in the eastern Pacific. *Environmental Conservation*, 1(4), 295-304.
- Glynn, PW. (1976). Some physical and biological determinants of coral community structure in the eastern Pacific. *Ecological monographs*, 46(4), 431-456.
- Glynn, PW. (1980). Defense by symbiotic crustacea of host corals elicited by chemical cues from predator. *Oecologia*, 47(3), 287-290.
- Glynn, PW. (1996). Coral reef bleaching: facts, hypotheses and implications. *Global change biology*, 2(6), 495-509.
- Gopi, M, Joyson Joe Jeevamani, J, Goutham, S, Simon, NT, Deepak Samuel, V, Abhilash, K, Robin, R, Hariharan, G, Muruganandam, R, & Krishnan, P. (2021). Status of health and conservation classification of tropical coral reefs in Lakshadweep archipelago. *Wetlands Ecology and Management*, 29(5), 653-668.
- Goreau, T. (1956). Histochemistry of mucopolysaccharide-like substances and alkaline phosphatase in *Madreporaria*. *Nature*, 177(4518), 1029-1030.
- Grottoli, AG, Dalcin Martins, P, Wilkins, MJ, Johnston, MD, Warner, ME, Cai, W-J, Melman, TF, Hoadley, KD, Pettay, DT, & Levas, S. (2018). Coral physiology and microbiome dynamics under combined warming and ocean acidification. *PLoS One*, 13(1), e0191156.
- GRR. (2023). *XL Catlin seaview survey data*. Retrieved 2023 22 November from <http://www.globalreefrecord.org/data>
- Grütjen, F, Lang, T, Feist, S, Bruno, D, Noguera, P, & Wosniok, W. (2013). Hyperpigmentation in North Sea dab *Limanda limanda*. I. Spatial and temporal patterns and host effects. *Diseases of aquatic organisms*, 103(1), 9-24.
- Guannel, G, Arkema, K, Ruggiero, P, & Verutes, G. (2016). The power of three: coral reefs, seagrasses and mangroves protect coastal regions and increase their resilience. *PLoS One*, 11(7), e0158094.
- Guzmán, H, & Guevara, C. (1998). Mortalidad masiva de organismos arrecifales zooxantelados durante el blanqueamiento de 1995 en Cayos Cochinos, Honduras. *Revista de biología tropical*, 46, 165-173.
- Häder, D-P, Williamson, CE, Wängberg, S-Å, Rautio, M, Rose, KC, Gao, K, Helbling, EW, Sinha, RP, & Worrest, R. (2015). Effects of UV radiation on aquatic ecosystems and interactions with other environmental factors. *Photochemical & Photobiological Sciences*, 14(1), 108-126.
- Hallock, P, Lidz, BH, Cockey-Burkhard, EM, & Donnelly, KB. (2003). Foraminifera as bioindicators in coral reef assessment and monitoring: the FORAM index. *Environmental monitoring and assessment*, 81(1), 221-238.
- Harvell, D, Altizer, S, Cattadori, IM, Harrington, L, & Weil, E. (2009). Climate change and wildlife diseases: when does the host matter the most? *Ecology*, 90(4), 912-920.
- Hatha, AM, & Lakshmanaperumalsamy, P. (1997). Prevalence of *Salmonella* in fish and crustaceans from markets in Coimbatore, South India. *Food Microbiology*, 14(2), 111-116.

- Hawkins, JP, Roberts, CM, Van'T Hof, T, De Meyer, K, Tratalos, J, & Aldam, C. (1999). Effects of recreational scuba diving on Caribbean coral and fish communities. *Conservation Biology*, 13(4), 888-897.
- Heery, EC, Hoeksema, BW, Browne, NK, Reimer, JD, Ang, PO, Huang, D, Friess, DA, Chou, LM, Loke, LH, & Saksena-Taylor, P. (2018). Urban coral reefs: Degradation and resilience of hard coral assemblages in coastal cities of East and Southeast Asia. *Marine Pollution Bulletin*, 135, 654-681.
- Hewson, I, Ritchie, IT, Evans, JS, Altera, A, Behringer, D, Bowman, E, Brandt, M, Budd, KA, Camacho, RA, & Cornwell, TO. (2023). A scuticociliate causes mass mortality of *Diadema antillarum* in the Caribbean Sea. *Science Advances*, 9(16), eadg3200.
- Hixon, MA, & Menge, BA. (1991). Species diversity: prey refuges modify the interactive effects of predation and competition. *Theoretical population biology*, 39(2), 178-200.
- Hoegh-Guldberg, O, Kennedy, EV, Beyer, HL, McClennen, C, & Possingham, HP. (2018). Securing a long-term future for coral reefs. *Trends in ecology & evolution*, 33(12), 936-944.
- Hoegh-Guldberg, O, Poloczanska, ES, Skirving, W, & Dove, S. (2017). Coral reef ecosystems under climate change and ocean acidification. *Frontiers in Marine Science*, 4, 158.
- Holbrook, SJ, Brooks, AJ, & Schmitt, RJ. (2002a). Predictability of fish assemblages on coral patch reefs. *Marine and Freshwater Research*, 53(2), 181-188.
- Holbrook, SJ, Brooks, AJ, & Schmitt, RJ. (2002b). Variation in structural attributes of patch-forming corals and in patterns of abundance of associated fishes. *Marine and Freshwater Research*, 53(7), 1045-1053.
- Holbrook, SJ, Schmitt, RJ, & Ambrose, RF. (1990). Biogenic habitat structure and characteristics of temperate reef fish assemblages. *Australian Journal of Ecology*, 15(4), 489-503.
- Holden, C. (1996). Coral disease hot spot in Florida Keys. *Science*, 274(5295), 2017.
- Horricks, RA, Tabin, SK, Edwards, JJ, Lumsden, JS, & Marancik, DP. (2019). Organic ultraviolet filters in nearshore waters and in the invasive lionfish (*Pterois volitans*) in Grenada, West Indies. *PLoS One*, 14(7), e0220280.
- Howells, EJ, Vaughan, G, Work, TM, Burt, J, & Abrego, D. (2020). Annual outbreaks of coral disease coincide with extreme seasonal warming. *Coral Reefs*, 39, 771-781.
- Huang, J-N, Wen, B, Li, X-X, Xu, L, Gao, J-Z, & Chen, Z-Z. (2023). Astaxanthin mitigates oxidative stress caused by microplastics at the expense of reduced skin pigmentation in discus fish. *Science of The Total Environment*, 874, 162494.
- Hughes, TP. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265(5178), 1547-1551.
- Hughes, TP, Anderson, KD, Connolly, SR, Heron, SF, Kerry, JT, Lough, JM, Baird, AH, Baum, JK, Berumen, ML, & Bridge, TC. (2018a). Spatial and temporal patterns of mass bleaching of corals in the Anthropocene. *Science*, 359(6371), 80-83.
- Hughes, TP, Baird, AH, Bellwood, DR, Card, M, Connolly, SR, Folke, C, Grosberg, R, Hoegh-Guldberg, O, Jackson, JB, & Kleypas, J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301(5635), 929-933.
- Hughes, TP, Barnes, ML, Bellwood, DR, Cinner, JE, Cumming, GS, Jackson, JB, Kleypas, J, Van De Leemput, IA, Lough, JM, & Morrison, TH. (2017a). Coral reefs in the Anthropocene. *Nature*, 546(7656), 82-90.

- Hughes, TP, Graham, NA, Jackson, JB, Mumby, PJ, & Steneck, RS. (2010). Rising to the challenge of sustaining coral reef resilience. *Trends in ecology & evolution*, 25(11), 633-642.
- Hughes, TP, Kerry, JT, Álvarez-Noriega, M, Álvarez-Romero, JG, Anderson, KD, Baird, AH, Babcock, RC, Beger, M, Bellwood, DR, & Berkelmans, R. (2017). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373-377.
- Hughes, TP, Kerry, JT, Álvarez-Noriega, M, Álvarez-Romero, JG, Anderson, KD, Baird, AH, Babcock, RC, Beger, M, Bellwood, DR, & Berkelmans, R. (2017b). Global warming and recurrent mass bleaching of corals. *Nature*, 543(7645), 373-377.
- Hughes, TP, Kerry, JT, Baird, AH, Connolly, SR, Chase, TJ, Dietzel, A, Hill, T, Hoey, AS, Hoogenboom, MO, & Jacobson, M. (2019). Global warming impairs stock–recruitment dynamics of corals. *Nature*, 568(7752), 387-390.
- Hughes, TP, Kerry, JT, Baird, AH, Connolly, SR, Dietzel, A, Eakin, CM, Heron, SF, Hoey, AS, Hoogenboom, MO, & Liu, G. (2018b). Global warming transforms coral reef assemblages. *Nature*, 556(7702), 492-496.
- Huisman, J, Codd, GA, Paerl, HW, Ibelings, BW, Verspagen, JM, & Visser, PM. (2018). Cyanobacterial blooms. *Nature Reviews Microbiology*, 16(8), 471-483.
- Irawan, H, & Mahasri, G. (2021). Corelation of water quality to the prevalence of ectoparasite in milkfish (*Chanos chanos*) in Sedati District, Sidoarjo. IOP Conference Series: *Earth and Environmental Science*, 1, 012049.
- Iwata, N, & Kikuchi, K. (1998). Effects of sandy substrate and light on hypermelanosis of the blind side in cultured Japanese flounder *Paralichthys olivaceus*. *Fish biology in Japan: an anthology in honour of Hiroya Kawanabe*, 291-297.
- Jenkins, WG, Demopoulos, AW, & Sikkil, PC. (2018). Effects of host injury on susceptibility of marine reef fishes to ectoparasitic gnathiid isopods. *Symbiosis*, 75(2), 113-121.
- Johnson, JV, Dick, JT, & Pincheira-Donoso, D. (2022). Marine protected areas do not buffer corals from bleaching under global warming. *BMC ecology and evolution*, 22(1), 1-8.
- Jokiel, PL. (2004). Temperature stress and coral bleaching. *Coral health and disease*, 401-425.
- Jones, GP, McCormick, MI, Srinivasan, M, & Eagle, JV. (2004). Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 101(21), 8251-8253.
- Jones, RJ. (2008). Coral bleaching, bleaching-induced mortality, and the adaptive significance of the bleaching response. *Marine Biology*, 154, 65-80.
- Joyner, JL, Sutherland, KP, Kemp, DW, Berry, B, Griffin, A, Porter, JW, Amador, MH, Noren, HK, & Lipp, EK. (2015). Systematic analysis of white pox disease in *Acropora palmata* of the Florida Keys and role of *Serratia marcescens*. *Applied and environmental microbiology*, 81(13), 4451-4457.
- Kaczmarzsky, LT, Draud, M, & Williams, EH. (2005). Is there a relationship between proximity to sewage effluent and the prevalence of coral disease. *Caribbean Journal of Science*, 41(1), 124-137.
- Kenyon, JC, Brainard, RE, Hoeke, RK, Parrish, FA, & Wilkinson, CB. (2006). Towed-diver surveys, a method for mesoscale spatial assessment of benthic reef habitat: a case study at Midway Atoll in the Hawaiian Archipelago. *Coastal Management*, 34(3), 339-349.
- Kim, K, & Harvell, CD. (2004). The rise and fall of a six-year coral-fungal epizootic. *the american naturalist*, 164(S5), S52-S63.

- Kocan, R, Hershberger, P, Sanders, G, & Winton, J. (2009). Effects of temperature on disease progression and swimming stamina in Ichthyophonus-infected rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). *Journal of Fish Diseases*, 32(10), 835-843.
- Kohl, ZF, Calhoun, DM, Elmer, F, Peachey, RB, Leslie, KL, Tkach, V, Kinsella, JM, & Johnson, PT. (2019). Black-spot syndrome in Caribbean fishes linked to trematode parasite infection (*Scaphanocephalus expansus*). *Coral Reefs*, 38(5), 917-930.
- Kokita, T, & Nakazono, A. (2001). Rapid response of an obligately corallivorous filefish *Oxymonacanthus longirostris* (Monacanthidae) to a mass coral bleaching event. *Coral Reefs*, 20, 155-158.
- Kolodziej, G, Studivan, MS, Gleason, AC, Langdon, C, Enochs, IC, & Manzello, DP. (2021). Impacts of stony coral tissue loss disease (SCTLD) on coral community structure at an inshore patch reef of the upper Florida Keys using photomosaics. *Frontiers in Marine Science*, 8, 682163.
- Komyakova, V, Jones, GP, & Munday, PL. (2018). Strong effects of coral species on the diversity and structure of reef fish communities: A multi-scale analysis. *PLoS One*, 13(8), e0202206.
- Komyakova, V, Munday, PL, & Jones, GP. (2013). Relative importance of coral cover, habitat complexity and diversity in determining the structure of reef fish communities. *PLoS One*, 8(12), e83178.
- Kramer, P, Roth, L, & Lang, J. (2019). *Map of Stony coral tissue loss disease Outbreak in the Caribbean*. Retrieved June 19 2023 from <https://www.agrra.org/coral-disease-outbreak/>
- Kurihara, H, Takahashi, A, Reyes-Bermudez, A, & Hidaka, M. (2018). Intraspecific variation in the response of the scleractinian coral *Acropora digitifera* to ocean acidification. *Marine Biology*, 165(2), 1-11.
- Kvennefors, ECE, Leggat, W, Kerr, CC, Ainsworth, TD, Hoegh-Guldberg, O, & Barnes, AC. (2010). Analysis of evolutionarily conserved innate immune components in coral links immunity and symbiosis. *Developmental & Comparative Immunology*, 34(11), 1219-1229.
- Lam, K, Shin, PK, Bradbeer, R, Randall, D, Ku, KK, Hodgson, P, & Cheung, SG. (2006). A comparison of video and point intercept transect methods for monitoring subtropical coral communities. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 333(1), 115-128.
- Landsberg, JH, Kiryu, Y, Peters, EC, Wilson, PW, Perry, N, Waters, Y, Maxwell, KE, Huebner, LK, & Work, TM. (2020). Stony coral tissue loss disease in Florida is associated with disruption of host-zooxanthellae physiology. *Frontiers in Marine Science*, 7, 576013.
- Lang, JC, Marks, KW, Kramer, PA, Kramer, PR, & Ginsburg, RN. (2010). AGGRR protocols version 5.4. *AGGRR Program*, 1-31.
- Leiper, IA, Siebeck, UE, Marshall, NJ, & Phinn, SR. (2009). Coral health monitoring: linking coral colour and remote sensing techniques. *Canadian Journal of Remote Sensing*, 35(3), 276-286. <https://doi.org/10.5589/m09-016>
- Leitão, M, Hackradt, CW, Silva, Íle, Ciancio, JE, & Félix-Hackradt, FC. (2023). Effect of human impact on coral reef herbivorous fish niche. *Marine Biology*, 170(5), 59.
- Leray, M, Béraud, M, Anker, A, Chancerelle, Y, & Mills, SC. (2012). *Acanthaster planci* outbreak: decline in coral health, coral size structure modification and consequences for obligate decapod assemblages. *PLoS One*, 7(4), e35456.
- Levy, S, Elek, A, Grau-Bové, X, Menéndez-Bravo, S, Iglesias, M, Tanay, A, Mass, T, & Sebé-Pedrós, A. (2021). A stony coral cell atlas illuminates the molecular and cellular basis of coral symbiosis, calcification, and immunity. *Cell*, 184(11), 2973-2987. e2918.

- Levy, S, & Mass, T. (2022). The Skeleton and Biomineralization Mechanism as Part of the Innate Immune System of Stony Corals. *Frontiers in Immunology*, *13*, 850338.
- Liberman, T, Genin, A, & Loya, Y. (1995). Effects on growth and reproduction of the coral *Stylophora pistillata* by the mutualistic damselfish *Dascyllus marginatus*. *Marine Biology*, *121*, 741-746.
- Libro, S, Kaluziak, ST, & Vollmer, SV. (2013). RNA-seq profiles of immune related genes in the staghorn coral *Acropora cervicornis* infected with white band disease. *PLoS One*, *8*(11), e81821.
- Lucas, J. (1973). Reproductive and larval biology of *Acanthaster planci* (L.) in Great Barrier Reef waters. *Micronesica*, *9*(2), 197-203.
- Luck, DG, Forsman, ZH, Toonen, RJ, Leicht, SJ, & Kahng, SE. (2013). Polyphyly and hidden species among Hawai'i's dominant mesophotic coral genera, *Leptoseris* and *Pavona* (Scleractinia: Agariciidae). *PeerJ*, *1*, e132.
- Luckhurst, B, & Luckhurst, K. (1978). Analysis of the influence of substrate variables on coral reef fish communities. *Marine Biology*, *49*, 317-323.
- Madin, JS, Anderson, KD, Andreasen, MH, Bridge, TC, Cairns, SD, Connolly, SR, Darling, ES, Diaz, M, Falster, DS, & Franklin, EC. (2016). The Coral Trait Database, a curated database of trait information for coral species from the global oceans. *Scientific Data*, *3*(1), 1-22.
- Magel, JM, Burns, JH, Gates, RD, & Baum, JK. (2019). Effects of bleaching-associated mass coral mortality on reef structural complexity across a gradient of local disturbance. *Scientific reports*, *9*(1), 2512.
- Mahichi, F, & Arii, K. (2013). Impacts of climate change on coral reef ecosystems: a case study of Okinawa, Japan. Welcome to Asia Pacific Conference 2013 (APC 2013),
- Mansyur, S, Umar, M, Yasir, I, Yanti, A, Rahmani, P, Aprianto, R, Tuwo, A, & Tresnati, J. (2021). Intensive caught parrotfish *Chlorurus bleekeri* (de Beaufort, 1940) in Wallace Line, Makassar Strait, Indonesia. IOP Conference Series: Earth and Environmental Science,
- Maynard, J, Van Hoodonk, R, Eakin, CM, Puotinen, M, Garren, M, Williams, G, Heron, SF, Lamb, J, Weil, E, & Willis, B. (2015). Projections of climate conditions that increase coral disease susceptibility and pathogen abundance and virulence. *Nature Climate Change*, *5*(7), 688-694.
- McEvoy, L, Naess, T, Bell, J, & Lie, Ø. (1998). Lipid and fatty acid composition of normal and malpigmented Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) fed enriched Artemia: a comparison with fry fed wild copepods. *Aquaculture*, *163*(3-4), 237-250.
- McLachlan, RH, Dobson, KL, Schmeltzer, ER, Thurber, RV, & Grottoli, AG. (2021). A review of coral bleaching specimen collection, preservation, and laboratory processing methods. *PeerJ*, *9*, e11763.
- Meehl, GA, Stocker, TF, Collins, WD, Friedlingstein, P, Gaye, AT, Gregory, JM, Kitoh, A, Knutti, R, Murphy, JM, & Noda, A. (2007). Global climate projections. Chapter 10.
- Meiling, S, Muller, EM, Smith, TB, & Brandt, ME. (2020). 3D photogrammetry reveals dynamics of stony coral tissue loss disease (SCTLD) lesion progression across a thermal stress event. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 597643.
- Meiling, SS, Muller, EM, Lasseigne, D, Rossin, A, Veglia, AJ, MacKnight, N, Dimos, B, Huntley, N, Correa, A, & Smith, TB. (2021). Variable species responses to experimental stony coral tissue loss disease (SCTLD) exposure. *Frontiers in Marine Science*, *8*, 464.

- Meyer, JL, Castellanos-Gell, J, Aeby, GS, Häse, CC, Ushijima, B, & Paul, VJ. (2019). Microbial community shifts associated with the ongoing stony coral tissue loss disease outbreak on the Florida Reef Tract. *Frontiers in Microbiology*, 2244.
- Miller, J, Rogers, C, & Waara, R. (2003). Monitoring the coral disease, plague type II, on coral reefs in St. John, US Virgin Islands. *Revista de biología tropical*, 51(4), 47-55.
- Mitchell, K, Forde, M, & Neptune, A. (2019). *Water Quality in the Americas : Caribbean-Grenada*. In G. Roldán, K. Vammen, H. Vaux, E. González, R. Izurieta, J. Fábrega, & P. Pastén González (Eds.), *Water Quality in the Americas Risks and Opportunities* (pp. 354-365). The Inter-American Network of Academies of Sciences (IANAS-IAP). 354-365
- Mohamed, A, Cumbo, V, Harii, S, Shinzato, C, Chan, C, Ragan, M, Bourne, D, Willis, B, Ball, E, & Satoh, N. (2016). The transcriptomic response of the coral *Acropora digitifera* to a competent Symbiodinium strain: the symbiosome as an arrested early phagosome. *Molecular Ecology*, 25(13), 3127-3141.
- Möller, H, & Anders, K. (1992). Epidemiology of fish diseases in the Wadden Sea. *ICES Journal of Marine Science*, 49(2), 199-208.
- Moran, PJ. (1986). The acanthaster phenomenon. *Oceanography and Marine Biology*, 24, 379-480.
- Moran, Y, Genikhovich, G, Gordon, D, Wienkoop, S, Zenkert, C, Özbek, S, Technau, U, & Gurevitz, M. (2012). Neurotoxin localization to ectodermal gland cells uncovers an alternative mechanism of venom delivery in sea anemones. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 279(1732), 1351-1358.
- Morrow, K, Muller, E, & Lesser, M. (2018). How does the coral microbiome cause, respond to, or modulate the bleaching process? *Coral bleaching: patterns, processes, causes and consequences*, 153-188.
- Muller, EM, Bartels, E, & Baums, IB. (2018). Bleaching causes loss of disease resistance within the threatened coral species *Acropora cervicornis*. *Elife*, 7, e35066.
- Muller, EM, Rogers, CS, Spitzack, AS, & Van Woesik, R. (2008). Bleaching increases likelihood of disease on *Acropora palmata* (Lamarck) in Hawksnest Bay, St John, US virgin islands. *Coral Reefs*, 27, 191-195.
- Muller, EM, Sartor, C, Alcaraz, NI, & Van Woesik, R. (2020). Spatial epidemiology of the stony-coral-tissue-loss disease in Florida. *Frontiers in Marine Science*, 7, 163.
- Mumby, PJ. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*, 28(3), 683-690.
- Munday, PL. (2004). Habitat loss, resource specialization, and extinction on coral reefs. *Global change biology*, 10(10), 1642-1647.
- Munday, PL, Jones, GP, & Caley, MJ. (1997). Habitat specialisation and the distribution and abundance of coral-dwelling gobies. *Marine Ecology Progress Series*, 152, 227-239.
- Muscatine, L. (1990). The role of symbiotic algae in carbon and energy flux in reef corals. *Coral Reefs*.
- Muscatine, L, & Porter, JW. (1977). Reef corals: mutualistic symbioses adapted to nutrient-poor environments. *Bioscience*, 27(7), 454-460.
- Mydlarz, LD, Holthouse, SF, Peters, EC, & Harvell, CD. (2008). Cellular responses in sea fan corals: granular amoebocytes react to pathogen and climate stressors. *PLoS One*, 3(3), e1811.



- Nagel, L, & Grutter, A. (2007). Host preference and specialization in *Gnathia* sp., a common parasitic isopod of coral reef fishes. *Journal of Fish Biology*, 70(2), 497-508.
- Navarro-Barranco, C, Tierno De Figueroa, JM, Ros, M, & Guerra García, JM. (2019). Influence of Marine Protected Areas on parasitic prevalence: the case of the isopod "*Anilocra physodes*" as a parasite of the fish "*Lithognathus mormyrus*". *Journal of Zoology*, 308(4), 280-292.
- Neely, KL, Shea, CP, Macaulay, KA, Hower, EK, & Dobler, MA. (2021). Short-and long-term effectiveness of coral disease treatments. *Frontiers in Marine Science*, 1031.
- Nelson, HR, & Altieri, AH. (2019). Oxygen: the universal currency on coral reefs. *Coral Reefs*, 38(2), 177-198.
- NOAA. (2023). *Stony coral tissue loss disease (SCTLD)*. Retrieved August 2023 from <https://cdhc.noaa.gov/coral-disease/characterized-diseases/stony-coral-tissue-loss-disease-sctld/>
- Noonan, KR, & Childress, MJ. (2020). Association of butterflyfishes and stony coral tissue loss disease in the Florida Keys. *Coral Reefs*, 39(6), 1581-1590.
- Nugraha, W, Handoko, A, & Effendy, M. (2019). Prevalence and bacteria associated with white band disease on *Acropora* sp. from Gili Labak Island Sumenep District Indonesia. IOP conference series: earth and environmental science, In *IOP conference series: earth and environmental science*, 276, 012063.
- Nugues, MM. (2002). Impact of a coral disease outbreak on coral communities in St. Lucia: What and how much has been lost? *Marine Ecology Progress Series*, 229, 61-71.
- Obura, DO, Aeby, G, Amornthammarong, N, Appeltans, W, Bax, N, Bishop, J, Brainard, RE, Chan, S, Fletcher, P, & Gordon, TA. (2019). Coral reef monitoring, reef assessment technologies, and ecosystem-based management. *Frontiers in Marine Science*, 6, 580.
- Öhman, MC, Munday, PL, Jones, GP, & Caley, MJ. (1998). Settlement strategies and distribution patterns of coral-reef fishes. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 225(2), 219-238.
- Okamoto, N, Nakase, K, & Sano, T. (1987). Relations between water temperature, fish size, infection dose and *Ichthyophonus* infection of Rainbow-trout. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 53(4), 581-584.
- Okihiro, M. (1988). Chromatophoromas in two species of Hawaiian butterflyfish, *Chaetodon multicinctus* and *C. miliaris*. *Veterinary Pathology*, 25(6), 422-431.
- Öktener, A, Torcu-Koç, H, Erdoğan, Z, & Trilles, JP. (2010). Scuba diving photography: A useful method for taxonomic and ecologic studies on fish parasites (Cymothoidae). *Journal of Marine Animals and Their Ecology*, 3(2), 3-9.
- Osman, EO, Suggett, DJ, Voolstra, CR, Pettay, DT, Clark, DR, Pogoreutz, C, Sampayo, EM, Warner, ME, & Smith, DJ. (2020). Coral microbiome composition along the northern Red Sea suggests high plasticity of bacterial and specificity of endosymbiotic dinoflagellate communities. *Microbiome*, 8(1), 1-16.
- Otręba, M, Wrześniok, D, Beberok, A, Rok, J, & Buszman, E. (2015). Melanogenesis and antioxidant defense system in normal human melanocytes cultured in the presence of chlorpromazine. *Toxicology in Vitro*, 29(1), 221-227.
- Overstreet, RM, & Hawkins, WE. (2017). Diseases and mortalities of fishes and other animals in the Gulf of Mexico. *Habitats and Biota of the Gulf of Mexico: Before the Deepwater*

- Horizon Oil Spill: Volume 2: Fish Resources, Fisheries, Sea Turtles, Avian Resources, Marine Mammals, Diseases and Mortalities*, 1589-1738.
- Palmer, CV, Bythell, JC, & Willis, BL. (2010). Levels of immunity parameters underpin bleaching and disease susceptibility of reef corals. *The FASEB Journal*, 24(6), 1935-1946.
- Palmer, CV, Traylor-Knowles, NG, Willis, BL, & Bythell, JC. (2011). Corals use similar immune cells and wound-healing processes as those of higher organisms. *PLoS One*, 6(8), e23992.
- Pandolfi, JM, Connolly, SR, Marshall, DJ, & Cohen, AL. (2011). Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science*, 333(6041), 418-422.
- Patel, RH, Pedersen, K, & Kotelnikova, S. (2010). International perspective : The Bacteriological Analysis and Health Risks in the Urban Estuary of St. George's Bay, Grenada, West Indies. *Journal of Environmental Health*, 73(2), 22-27.
- Patterson, KL, Porter, JW, Ritchie, KB, Polson, SW, Mueller, E, Peters, EC, Santavy, DL, & Smith, GW. (2002). The etiology of white pox, a lethal disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 99(13), 8725-8730.
- Peters, E. (1993). Diseases of other invertebrate phyla: *Porifera*. *Cnidaria, Ctenophora*.
- Peters, EC. (2015). Diseases of coral reef organisms. *Coral reefs in the Anthropocene*, 147-178.
- Pimm, SL. (1979). The structure of food webs. *Theoretical population biology*, 16(2), 144-158.
- Piniak, GA, Fogarty, ND, Addison, CM, & Kenworthy, WJ. (2005). Fluorescence census techniques for coral recruits. *Coral Reefs*, 24(3), 496-500.
- Pinzón, C, Beach-Letendre, J, Weil, E, & Mydlarz, L. (2014). Relationship between Phylogeny and Immunity Suggests Older Caribbean Coral Lineages Are More Resistant to Disease. *PLoS one*, 9(8), e104787.
- Porter, JW, Dustan, P, Jaap, WC, Patterson, KL, Kosmynin, V, Meier, OW, Patterson, ME, & Parsons, M. (2001). Patterns of spread of coral disease in the Florida Keys. *The ecology and etiology of newly emerging marine diseases*, 1-24.
- Pratchett, M. (2010). Changes in coral assemblages during an outbreak of *Acanthaster planci* at Lizard Island, northern Great Barrier Reef (1995–1999). *Coral Reefs*, 29(3), 717-725.
- Pratchett, M, Schenk, T, Baine, M, Syms, C, & Baird, A. (2009). Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea. *Marine Environmental Research*, 67(4-5), 230-236.
- Pratchett, M, Vytopil, E, & Parks, P. (2000). Coral crabs influence the feeding patterns of crown-of-thorns starfish. *Coral Reefs*, 19, 36-36.
- Pratchett, MS. (2001). Influence of coral symbionts on feeding preferences of crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* in the western Pacific. *Marine Ecology Progress Series*, 214, 111-119.
- Pratchett, MS, Munday, P, Wilson, SK, Graham, N, Cinner, JE, Bellwood, DR, Jones, GP, Polunin, N, & McClanahan, T. (2008). Effects of climate-induced coral bleaching on coral-reef fishes. *Ecological and economic consequences. Oceanography and Marine Biology: Annual Review*, 46, 251-296.
- Pratchett, MS, Wilson, S, & Baird, A. (2006). Declines in the abundance of Chaetodon butterflyfishes following extensive coral depletion. *Journal of Fish Biology*, 69(5), 1269-1280.
- Precht, W. (2021). Failure to respond to a coral disease epizootic in Florida: causes and consequences. *Rethinking Ecology*, 6, 1-47.

- Precht, WF, Gintert, BE, Robbart, ML, Fura, R, & Van Woesik, R. (2016). Unprecedented disease-related coral mortality in Southeastern Florida. *Scientific reports*, 6(1), 31374.
- Putnam, HM, Barott, KL, Ainsworth, TD, & Gates, RD. (2017). The vulnerability and resilience of reef-building corals. *Current Biology*, 27(11), R528-R540.
- Ralph, PJ, Gademann, R, & Larkum, AW. (2001). Zooxanthellae expelled from bleached corals at 338C are photosynthetically competent. *Marine Ecology Progress Series*, 220, 163-168.
- Randall, CJ, & van Woesik, R. (2015). Contemporary white-band disease in Caribbean corals driven by climate change. *Nature Climate Change*, 5(4), 375-379.
- Rassweiler, A, Dubel, A, Hernan, G, Kushner, D, Caselle, J, Sprague, J, Kui, L, Lamy, T, Lester, S, & Miller, R. (2020). Roving divers surveying fish in fixed areas capture similar patterns in biogeography but different estimates of density when compared with belt transects. *Frontiers in Marine Science*, 7, 272.
- ReefCheck. (2023). *Tropical monitoring instruction*. Retrieved 2023 22 November from <https://www.reefcheck.org/tropical-program/tropical-monitoring-instruction/>
- Remily, ER, & Richardson, LL. (2006). Ecological physiology of a coral pathogen and the coral reef environment. *Microbial Ecology*, 51, 345-352.
- Renzi, JJ, Shaver, EC, Burkepile, DE, & Silliman, BR. (2022). The role of predators in coral disease dynamics. *Coral Reefs*, 41(2), 405-422.
- Rhyne, AL, Tlusty, MF, & Kaufman, L. (2014). Is sustainable exploitation of coral reefs possible? A view from the standpoint of the marine aquarium trade. *Current Opinion in Environmental Sustainability*, 7, 101-107.
- Richards, ZT. (2013). A comparison of proxy performance in coral biodiversity monitoring. *Coral Reefs*, 32(1), 287-292.
- Richardson, L. (1996). Horizontal and vertical migration patterns of *Phorridium corallyticum* and *Beggiatoa* spp. associated with black-band disease of corals. *Microbial Ecology*, 32, 323-335.
- Richardson, LL. (1998). Coral diseases: what is really known? *Trends in ecology & evolution*, 13(11), 438-443.
- Richardson, LL. (2004). *Black band disease*. In: Rosenberg, C, Loya, Y (eds) Coral health and disease. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 325-336.
- Richardson, LL, Goldberg, WM, Carlton, RG, & Halas, JC. (1998). Coral disease outbreak in the Florida Keys: plague type II. *Revista de biología tropical*, 46(S5), 187-198.
- Richardson, LL, Smith, GW, Ritchie, KB, & Carlton, RG. (2001). Integrating microbiological, microsensor, molecular, and physiologic techniques in the study of coral disease pathogenesis. *Hydrobiologia*, 460, 71-89.
- Richmond, RH. (1993). Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbance. *American Zoologist*, 33(6), 524-536.
- Riegl, B. (2002). Effects of the 1996 and 1998 positive sea-surface temperature anomalies on corals, coral diseases and fish in the Arabian Gulf (Dubai, UAE). *Marine Biology*, 140, 29-40.
- Rippe, JP, Kriefall, NG, Davies, SW, & Castillo, KD. (2019). Differential disease incidence and mortality of inner and outer reef corals of the upper Florida Keys in association with a white syndrome outbreak. *Bulletin of Marine Science*, 95(2), 305-316.

- Risk, MJ. (1972). Fish diversity on a coral reef in the Virgin Islands. *Atoll Research Bulletin*, 153, 1-4.
- Ritchie, K, & Smith, G. (1998). Type II white-band disease. *Revista de biología tropical*, 46(S5), 199-203.
- Ritchie, KB, & Smith, GW. (1995a). Carbon-source utilization patterns of coral-associated marine heterotrophs. *Journal of marine biotechnology*, 3, 105-107.
- Ritchie, KB, & Smith, GW. (1995b). Preferential carbon utilization by surface bacterial communities from water mass, normal, and white-band diseased *Acropora*. *Molecular Marine Biology and Biotechnology*, 4, 345-352.
- Roberts, CM, & Ormond, RF. (1987). Habitat complexity and coral reef fish diversity and abundance on Red Sea fringing reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 1-8.
- Robertson, DR, Tornabene, L, Lardizabal, CC, & Baldwin, CC. (2022). Submersibles greatly enhance research on the diversity of deep-reef fishes in the Greater Caribbean. *Frontiers in Marine Science*, 8, 800250.
- Roche, DG, Strong, LE, & Binning, SA. (2013b). Prevalence of the parasitic cymothoid isopod *Anilocra nemipteri* on its fish host at Lizard Island, Great Barrier Reef. *Australian Journal of Zoology*, 60(5), 330-333.
- Rodriguez-Martinez, R, Banaszak, A, & Jordan-Dahlgren, E. (2001). Necrotic patches affect *Acropora palmata* (Scleractinia: acroporidae) in the Mexican Caribbean. *Diseases of aquatic organisms*, 47(3), 229-234.
- Roff, G. (2020). Reef accretion and coral growth rates are decoupled in Holocene reef frameworks. *Marine Geology*, 419, 106065.
- Roff, G, & Mumby, PJ. (2012). Global disparity in the resilience of coral reefs. *Trends in ecology & evolution*, 27(7), 404-413.
- Rogers, CS. (1990). Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 62(1), 185-202.
- Rønnestad, I, Hemre, G-I, Finn, R, & Lie, Ø. (1998). Alternate sources and dynamics of vitamin A and its incorporation into the eyes during the early endotrophic and exotrophic larval stages of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 119(3), 787-793.
- Rosales, SM, Clark, AS, Huebner, LK, Ruzicka, RR, & Muller, EM. (2020). Rhodobacterales and Rhizobiales are associated with stony coral tissue loss disease and its suspected sources of transmission. *Frontiers in Microbiology*, 11, 681.
- Rosales, SM, Huebner, LK, Evans, JS, Apprill, A, Baker, AC, Becker, CC, Bellantuono, AJ, Brandt, ME, Clark, AS, & Del Campo, J. (2023). A meta-analysis of the stony coral tissue loss disease microbiome finds key bacteria in unaffected and lesion tissue in diseased colonies. *ISME commun*, 3(1), 19.
- Rosenau, NA, Gignoux-Wolfsohn, S, Everett, RA, Miller, AW, Minton, MS, & Ruiz, GM. (2021). Considering commercial vessels as potential vectors of stony coral tissue loss disease. *Frontiers in Marine Science*, 8, 709764.
- Rosenberg, E, Koren, O, Reshef, L, Efrony, R, & Zilber-Rosenberg, I. (2007). The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. *Nature Reviews Microbiology*, 5(5), 355-362.

- Rützler, K, Santavy, D, & Antonius, A. (1983). The black band disease of Atlantic reef corals, III: Distribution, ecology, and development. *Marine Ecology*, 4(4), 301-319.
- Sala-Bozano, M, Van Oosterhout, C, & Mariani, S. (2012). Impact of a mouth parasite in a marine fish differs between geographical areas. *Biological Journal of the Linnean Society*, 105(4), 842-852.
- Sale, PF, & Douglas, WA. (1984). Temporal variability in the community structure of fish on coral patch reefs and the relation of community structure to reef structure. *Ecology*, 65(2), 409-422.
- Sanders, D, & Baron-Szabo, RC. (2005). Scleractinian assemblages under sediment input: their characteristics and relation to the nutrient input concept. *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 216(1-2), 139-181.
- Sano, M, Shimizu, M, & Nose, Y. (1984). Changes in structure of coral reef fish communities by destruction of hermatypic corals: observational and experimental views. *Pacific Science*, 38(1), 51-79.
- Sano, M, Shimizu, M, & Nose, Y. (1987). Long-term effects of destruction of hermatypic corals by *Acanthaster planci* infestation on reef fish communities at Iriomote Island, Japan. *Marine Ecology Progress Series*, 37, 191-199.
- Santavy, D, Mueller, E, Peters, E, MacLaughlin, L, Porter, J, Patterson, K, & Campbell, J. (2001). Quantitative assessment of coral diseases in the Florida Keys: strategy and methodology. *The ecology and etiology of newly emerging marine diseases*, 39-52.
- Santavy, DL, & Peters, EC. (1997). Microbial pests: coral disease in the Western Atlantic. *Proceedings of the 8th International Coral Reef Symposium*, 1, 607-612.
- Sargent, J, McEvoy, L, & Bell, J. (1997). Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larval feeds. *Aquaculture*, 155(1-4), 117-127.
- Schmidt-Roach, S, Kunzmann, A, & Arbizu, PM. (2008). *In situ* observation of coral recruitment using fluorescence census techniques. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 367(1), 37-40.
- Schmitt, E, Sluka, R, & Sullivan-Sealey, K. (2002). Evaluating the use of roving diver and transect surveys to assess the coral reef fish assemblage off southeastern Hispaniola. *Coral Reefs*, 21(2), 216-223.
- Schmitt, E, & Sullivan, K. (1996). Analysis of a volunteer method for collecting fish presence and abundance data in the Florida Keys. *Bulletin of Marine Science*, 59(2), 404-416.
- Schueth, JD, & Frank, TD. (2008). Reef foraminifera as bioindicators of coral reef health: Low Isles Reef, northern Great Barrier Reef, Australia. *The Journal of Foraminiferal Research*, 38(1), 11-22.
- Schuetzenmeister, A, & Dufey, F. (2022). *VCA: Variance Component Analysis*. R package version 1.4.5. Retrieved October 2023 from <https://CRAN.R-project.org/package=VCA>
- Schul, MD, Anastasious, D-E, Spiers, LJ, Meyer, JL, Frazer, TK, & Brown, AL. (2023). Concordance of microbial and visual health indicators of white-band disease in nursery reared Caribbean coral *Acropora cervicornis*. *PeerJ*, 11, e15170.
- Shnit-Orland, M, & Kushmaro, A. (2009). Coral mucus-associated bacteria: a possible first line of defense. *FEMS microbiology ecology*, 67(3), 371-380.
- Siung-Chang, A. (1997). A review of marine pollution issues in the Caribbean. *Environmental Geochemistry and Health*, 19(2), 45-55.

- Smith, T, Brandt, M, Calnan, J, Nemeth, R, Blondeau, J, Kadison, E, Taylor, M, & Rothenberger, P. (2013). Convergent mortality responses of Caribbean coral species to seawater warming. *Ecosphere* 4 (7), 1-40.
- Snyder, GA, Eliachar, S, Connelly, MT, Talice, S, Hadad, U, Gershoni-Yahalom, O, Browne, WE, Palmer, CV, Rosental, B, & Traylor-Knowles, N. (2021). Functional characterization of Hexacorallia phagocytic cells. *Frontiers in Immunology*, 12, 662803.
- Sokolow, S. (2009). Effects of a changing climate on the dynamics of coral infectious disease: a review of the evidence. *Diseases of aquatic organisms*, 87(1-2), 5-18.
- Solano, OD, Navas Suárez, G, & Moreno-Forero, SK. (1993). Blanqueamiento coralino de 1990 en el Parque Nacional Natural Corales del Rosario (Caribe, colombiano). *Boletín de Investigaciones Marinas y Costeras-INVEMAR*, 22(1), 97-111.
- Souter, D, Planes, S, Wicquart, J, Logan, M, Obura, D, & Staub, F. (2021). Status of coral reefs of the world: 2020 report. *Global Coral Reef Monitoring Network (GCRMN)/International Coral Reef Initiative (ICRI)*. Retrived July 17 2023 from <https://gcrmn.net/2020-report/>
- Souter, S, Planes, S, Wicquart, J, Logan, M, Obura, D, & Staub, F. (2020). *Statuts of Coral Reefs of the World: 2020 - Summary for Policymakers*. Retrieved July 19 2023 from <https://gcrmn.net/wp-content/uploads/2022/05/Status-of-Coral-Reefs-of-the-World-2020-Summary-for-Policymakers.pdf>
- Spadafore, R, Fura, R, Precht, WF, & Vollmer, SV. (2021). Multi-variate analyses of coral mortality from the 2014–2015 stony coral tissue loss disease outbreak off Miami-Dade County, Florida. *Frontiers in Marine Science*, 8, 723998.
- Stentiford, G, Bignell, J, Lyons, B, & Feist, S. (2009). Site-specific disease profiles in fish and their use in environmental monitoring. *Marine Ecology Progress Series*, 381, 1-15.
- Stewart, HL, Holbrook, SJ, Schmitt, RJ, & Brooks, AJ. (2006). Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments. *Coral Reefs*, 25, 609-615.
- Stickney, RR, & White, DB. (1975). Ambicoloration in tank cultured flounder, *Paralichthys dentatus*. *Transactions of the American Fisheries Society*, 104(1), 158-160.
- Stier, AC, Gil, MA, McKeon, CS, Lemer, S, Leray, M, Mills, SC, & Osenberg, CW. (2012). Housekeeping mutualisms: do more symbionts facilitate host performance? *PLoS One*, 7(4), e32079.
- Stoskopf, MK, Westmoreland, LS, & Lewbart, G. (2022). *Octocorallia, Hexacorallia, Scleratinia, and other corals*. In G. Lewbart (Ed.), *Invertebrate Medicine*, Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 65-105.
- Streelman, JT, Alfaro, M, Westneat, MW, Bellwood, DR, & Karl, S. (2002). Evolutionary history of the parrotfishes: biogeography, ecomorphology, and comparative diversity. *Evolution*, 56(5), 961-971.
- Studivan, M, Baptist, M, Molina, V, Riley, S, First, M, Soderberg, N, Rubin, E, Rossin, A, Holstein, D, & Enochs, I. (2022). Transmission of stony coral tissue loss disease (SCTLD) in simulated ballast water confirms the potential for ship-born spread. *Scientific reports*, 12(1), 19248.
- Subhan, B, Zamani, N, Rahmawati, F, Arafat, D, Bramandito, A, Khairudi, D, Santoso, P, Royhan, Q, Madduppa, H, & Rizqydiani, M. (2021). Coral diseases of mushroom coral (Fungiidae) in Pari Island, Kepulauan Seribu, Jakarta. IOP Conference Series: *Earth and Environmental Science*, 944(1), 012031.

- Sumaila, UR, & Tai, TC. (2020). End overfishing and increase the resilience of the ocean to climate change. *Frontiers in Marine Science*, 7, 523.
- Sutherland, KP, Porter, JW, & Torres, C. (2004). Disease and immunity in Caribbean and Indo-Pacific zooxanthellate corals. *Marine Ecology Progress Series*, 266, 273-302.
- Sutherland, KP, Porter, JW, Turner, JW, Thomas, BJ, Looney, EE, Luna, TP, Meyers, MK, Futch, JC, & Lipp, EK. (2010). Human sewage identified as likely source of white pox disease of the threatened Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. *Environmental microbiology*, 12(5), 1122-1131.
- Sutherland, KP, & Ritchie, KB. (2004). White pox disease of the Caribbean elkhorn coral, *Acropora palmata*. In: Rosenberg, C, Loya, Y (eds) Coral health and disease. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany, 289-300.
- Sutherland, KP, Shaban, S, Joyner, JL, Porter, JW, & Lipp, EK. (2011). Human pathogen shown to cause disease in the threatened elkhorn coral *Acropora palmata*. *PLoS One*, 6(8), e23468.
- Syms, C, & Jones, GP. (2000). Disturbance, habitat structure, and the dynamics of a coral-reef fish community. *Ecology*, 81(10), 2714-2729.
- Tambutté, S, Holcomb, M, Ferrier-Pagès, C, Reynaud, S, Tambutté, É, Zoccola, D, & Allemand, D. (2011). Coral biomineralization: From the gene to the environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 408(1-2), 58-78.
- Tardent, P. (1995). The cnidarian cnidocyte, a hightech cellular weaponry. *BioEssays*, 17(4), 351-362.
- Taylor, DL. (1983). The black band disease of Atlantic reef corals. II. Isolation, cultivation, and growth of *Phormidium corallyticum*. *Marine Ecology*, 4(4), 321-328.
- Teague, J, Allen, MJ, Day, JC, & Scott, TB. (2020). A review of current coral monitoring tools/diagnostic methods & introducing a new tool to the coral health toolkit. *Oceans*, 3(1), 30-45.
- Thrusfield, M. (2016). *Etiology*. In C. Woodley, C. Downs, A. Bruckner, J. Porter, & S. Galloway (Eds.), Diseases of Coral. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 16-27.
- Tissot, BN, & Hallacher, LE. (2003). Effects of aquarium collectors on coral reef fishes in Kona, Hawaii. *Conservation Biology*, 17(6), 1759-1768.
- Tort, L, & Balasch, JC. (2022). *Stress and immunity in fish*. In K. Buchmann & C. Secombes (Eds.), Principles of Fish Immunology : From Cells and Molecules to Host Protection. Springer, Verlag, Berlin, Heidelberg, Germany. 609-655.
- Tracy, AM, Pielmeier, ML, Yoshioka, RM, Heron, SF, & Harvell, CD. (2019). Increases and decreases in marine disease reports in an era of global change. *Proceedings of the Royal Society B*, 286(1912), 20191718.
- Tracy, AM, Weil, E, & Harvell, CD. (2020). Warming and pollutants interact to modulate octocoral immunity and shape disease outcomes. *Ecological Applications* 30(2), e02024.
- Traylor-Knowles, N, Baker, AC, Beavers, KM, Garg, N, Guyon, JR, Hawthorn, A, MacKnight, NJ, Medina, M, Mydlarz, LD, & Peters, EC. (2022). Advances in coral immunity 'omics in response to disease outbreaks. *Frontiers in Marine Science*, 9, 952199.
- Tulp, I, Bolle, LJ, & Rijnsdorp, AD. (2008). Signals from the shallows: In search of common patterns in long-term trends in Dutch estuarine and coastal fish. *Journal of Sea Research*, 60(1-2), 54-73.

- Tyler, JC. (1971). Habitat preferences of the fishes that dwell in shrub corals on the Great Barrier Reef. *Proceedings of the Academy of Natural Sciences of Philadelphia*, 1-26.
- Ushijima, B, Gunasekera, SP, Meyer, JL, Tittl, J, Pitts, KA, Thompson, S, Sneed, JM, Ding, Y, Chen, M, & Jay Houk, L. (2023). Chemical and genomic characterization of a potential probiotic treatment for stony coral tissue loss disease. *Communications Biology*, 6(1), 248.
- van de Water, JA, Ainsworth, TD, Leggat, W, Bourne, DG, Willis, BL, & Van Oppen, MJ. (2015). The coral immune response facilitates protection against microbes during tissue regeneration. *Molecular Ecology*, 24(13), 3390-3404.
- Vethaak, A, Bucke, D, Lang, T, Wester, P, Jol, J, & Carr, M. (1992). Fish disease monitoring along a pollution transect: a case study using dab *Limanda limanda* in the German Bight. *Marine Ecology Progress Series*, 173-192.
- Vidal-Dupiol, J, Ladrière, O, Destoumieux-Garzon, D, Sautiere, P-E, Meistertzheim, A-L, Tambutté, E, Tambutté, S, Duval, D, Fouré, L, & Adjeroud, M. (2011). Innate immune responses of a scleractinian coral to vibriosis. *Journal of Biological Chemistry*, 286(25), 22688-22698.
- Voss, JD, & Richardson, LL. (2006). Nutrient enrichment enhances black band disease progression in corals. *Coral Reefs*, 25, 569-576.
- Walther, G-R, Post, E, Convey, P, Menzel, A, Parmesan, C, Beebee, TJ, Fromentin, J-M, Hoegh-Guldberg, O, & Bairlein, F. (2002). Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389-395.
- Walton, CJ, Hayes, NK, & Gilliam, DS. (2018). Impacts of a regional, multi-year, multi-species coral disease outbreak in Southeast Florida. *Frontiers in Marine Science*, 5, 323.
- Ward, JR, Kim, K, & Harvell, CD. (2007). Temperature affects coral disease resistance and pathogen growth. *Marine Ecology Progress Series*, 329, 115-121.
- Ward, JR, & Lafferty, KD. (2004). The elusive baseline of marine disease: are diseases in ocean ecosystems increasing? *PLoS biology*, 2(4), e120.
- Weil, E, & Hernández-Delgado, E. (2021). Spread of the new coral disease “SCTLD” into the Caribbean: implications for Puerto Rico. *Coral reef news*, 34(47), 38-43.
- Weil, E, Urreiztieta, I, & Garzón-Ferreira, J. (2002). Geographic variability in the incidence of coral and octocoral diseases in the wider Caribbean. In *Proceedings of the Ninth International Coral Reef Symposium, Bali, 23-27 October 2000*, 2, 1231-1237.
- Welicky, RL, Hadfield, KA, Sikkell, PC, & Smit, NJ. (2017). Molecular assessment of three species of Anilocra (Isopoda, Cymothoidae) ectoparasites from Caribbean coral reef fishes, with the description of *Anilocra brillae* sp. n. *ZooKeys*, 663, 21-43.
- Wetzer, R. (2015). Collecting and preserving marine and freshwater Isopoda (Crustacea: Peracarida). *Biodiversity Data Journal*, 3, e4912.
- Williams, D. (1986). Temporal variation in the structure of reef slope fish communities (central Great Barrier Reef): short-term effects of *Acanthaster planci* infestation. *Marine Ecology Progress Series*, 28(1-2), 157-164.
- Williams, L, Smith, TB, Burge, CA, & Brandt, ME. (2020). Species-specific susceptibility to white plague disease in three common Caribbean corals. *Coral Reefs*, 39, 27-31.
- Wilson, WH, & Woodley, CM. (2016). *Viruses and Coral Disease*. In C. Woodley, C. Downs, A. Bruckner, J. Porter, & S. Galloway (Eds.), *Diseases of Coral*. Wiley, Hoboken, New Jersey, USA, 284-292.



- Woodroffe, CD, & Webster, JM. (2014). Coral reefs and sea-level change. *Marine Geology*, 352, 248-267.
- Work, TM, & Aeby, GS. (2014). Skin pathology in Hawaiian goldring surgeonfish, *Ctenochaetus strigosus* (Bennett). *Journal of Fish Diseases*, 37(4), 357-362.
- Work, TM, Weatherby, TM, Landsberg, JH, Kiryu, Y, Cook, SM, & Peters, EC. (2021). Viral-like particles are associated with endosymbiont pathology in Florida corals affected by stony coral tissue loss disease. *Frontiers in Marine Science*, 8, 750658.