

Université Pierre et Marie Curie

Ecole doctorale des Sciences de l'Environnement (ED 129)

Laboratoire d'Océanographie et du Climat : Expérimentations et Approches numériques

La dynamique temporelle des successions de communautés microperforantes et des taux de dissolution associés en milieu récifal.

Quelle influence des paramètres biotiques/abiotiques ?

Par Julie Grange

Thèse de doctorat d'écologie marine

Dirigée par Aline Tribollet et Alain Saliot

Présentée et soutenue publiquement le 12/10/2015

Devant un jury composé de :

Alain Saliot	Professeur émérite	UPMC	Directeur de thèse
Aline Tribollet	Chargée de recherche	IRD	Co-Directrice de thèse
Damien Cardinal	Professeur	UPMC	Président du Jury
Isabelle Domart-Coulon	Maître de conférences	MNHN	Rapporteur
Stjepko Golubic	Professeur émérite	Univ. Boston	Rapporteur
Pascale Cuet	Maître de conférences	Univ. La Réunion	Examinatrice
Hervé Rybarczyk	Maître de conférences	UPMC	Invité



QUAND ON NE SAIT PAS OÙ L'ON VA,
IL FAUT Y ALLER !!...
... ET LE PLUS VITE POSSIBLE.

Sommaire

AVANT-PROPOS	13
RESUME	21
ABSTRACT	23
CHAPITRE I-INTRODUCTION GENERALE	27
1.1 Les récifs coralliens	29
1.2 Le bilan des carbonates et le maintien des récifs coralliens	30
1.3 La bioérosion récifale et l'importance du processus de microbioérosion	33
1.4 Les communautés microperforantes et la microbioérosion	37
1.5 Influence des paramètres biotiques et abiotiques sur la microbioérosion	38
1.6 Les objectifs de la thèse	41
1.7 Organisation du manuscrit.....	43
CHAPITRE II-MATERIEL ET METHODES	47
2.1 Le site d'étude	49
2.1.1 Le contexte de la Nouvelle-Calédonie.....	49
2.1.2 Le climat Néo-Calédonien	51
2.1.3 L'île aux Canards et son récif.....	51
2.1.3.1 La localisation de la zone d'étude et son contexte	51
2.1.3.2 Hydrologie du site	53
2.2 Plan de l'expérience	55
2.2.1 Fabrication des blocs expérimentaux	56
2.2.1.1 Prélèvement d'une colonie corallienne vivante.....	56
2.2.1.2 Découpe de la colonie corallienne	56
2.2.1.3 Nettoyage des blocs	58
2.2.2 Installation des blocs sur des grilles à l'île aux Canards	58
2.2.3 Exposition et collecte des blocs	59
2.3 Préparation et analyse des blocs de corail	62
2.3.2 Détermination du couvert épilithique et du broutage sur les blocs	62
2.3.3 Découpe des blocs en trois sous-échantillons	64
2.3.4 Traitement des premiers sous-échantillons.....	64
2.3.4.1 Imprégnation en résine	65
2.3.4.2 Découpe et polissage des lames minces	65
2.3.4.3 Coloration des lames minces.....	65
2.3.5 Analyse des sous-échantillons 1.....	68
2.3.5.1 La pression de broutage	68

2.3.5.2 Identification des microperforants.....	69
2.3.5.2.1 Cyanophycées.....	69
2.3.5.2.2 Chlorophycées.....	70
2.3.5.2.3 Filaments mycéliens.....	71
2.3.5.3 Abondance relative des microperforants.....	72
2.3.5.4 Profondeurs de pénétration des filaments microperforants.....	72
2.3.6 Traitement des sous-échantillons 2.....	75
2.3.6.1 Elimination des algues épilithiques non calcifiantes et des filaments microperforants.....	76
2.3.6.2 Préparation des échantillons pour les observations.....	76
2.3.7 Analyse des sous-échantillons 2.....	76
2.3.7.1 Observation des blocs au Microscope Electronique à Balayage.....	76
2.3.7.2 Traitement des photos prise au MEB et calcul de la surface bioérodée.....	77
2.3.8 Calcul de la dissolution biogénique.....	78
2.4 Suivi environnemental.....	80
2.4.1 Suivi mensuel par sonde multiparamétrique : Température, Salinité, Turbidité, Fluorescence.....	80
2.4.2 Suivi mensuel par prélèvements d'eau : Chlorophylle <i>a</i> , Nutriments, Système des carbonates, Métaux lourds.....	80
2.4.2.1 Chlorophylle <i>a</i>	81
2.4.2.2 Nutriments : Nitrites, Nitrates, Phosphates.....	81
2.4.2.3 Système des carbonates.....	82
2.4.2.4 Métaux lourds.....	83
2.4.3 Suivi continu : Température, Salinité, Turbidité, Fluorescence.....	83
2.4.4 Traitement des données environnementales.....	84
2.5 Analyses statistiques.....	84
2.5.1 Tests réalisés.....	84
2.5.1.1 Comparaison de moyennes.....	84
2.5.1.2 Comparaison de pentes.....	85
2.5.1.3 Corrélations.....	85
2.5.2 Modèle.....	86
2.5.3 Analyses multivariées.....	86
2.5.3.1 non-Metric multiDimentional Scaling.....	86
2.5.3.2 Analyse en Composantes Principales.....	87
CHAPITRE III-LES TROIS ETAPES DE LA DISSOLUTION BIOGENIQUE AU COURS D'UNE ANNEE.....	91
Résumé.....	93
3.1 Introduction.....	96
3.2 Material and Methods.....	98
3.2.1 Site and experimental design description.....	98
3.2.2 Sample analyses.....	100
3.2.3 Statistical analysis.....	101
3.3 Results.....	102
3.3.1 Euendolithic species.....	102
3.3.2 Successions of communities: abundance and distribution of euendoliths.....	103
3.3.3 Surface area bioeroded and depth of penetration (P_{80}).....	105
3.3.4 Biogenic dissolution rates.....	106
3.3.5 Grazing pressure.....	109
3.4 Discussion.....	109

CHAPITRE IV-VARIABILITE TEMPORELLE DES SUCCESSIONS DE COMMUNAUTES MICROPERFORANTES : INFLUENCE DES PARAMETRES BIOTIQUES ET ABIOTIQUES..... 119

Résumé.....	121
4.1 Introduction.....	123
4.2 Material and Methods	126
4.2.1 Study site.....	126
4.2.2 Environmental monitoring.....	128
4.2.3 Experimental design.....	129
4.2.4 Coral block analyses	130
4.2.5 Data analysis	130
4.3 Results	131
4.3.1 Environmental characteristics of the study site.....	131
4.3.2 Epilithic cover	134
4.3.2.1 Summer series	134
4.3.2.2 Winter series	134
4.3.3 Microborer biodiversity	135
4.3.4 Succession of microboring communities	137
4.3.4.1 Summer series	137
4.3.4.2 Winter series	138
4.3.5 External erosion	141
4.3.5.1 Summer series	141
4.3.5.2 Winter series	141
4.3.5.3 Comparisons among seasons	142
4.4 Discussion	142

CHAPITRE V- DYNAMIQUE SAISONNIERE ET INTERANNUELLE DU PROCESSUS DE DISSOLUTION BIOGENIQUE EN MILIEU RECIFAL..... 151

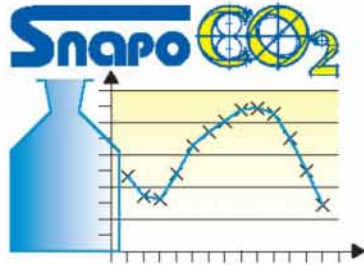
Résumé.....	153
5.1 Introduction.....	155
5.2 Material and Methods	157
5.2.1 Study site and environmental monitoring	157
5.2.2 Experimental design.....	158
5.2.3 Coral block analyzes	160
5.2.4 Quantification of the biogenic dissolution and the partial bioerosion	161
5.2.5 Statistical analyses	162
5.3 Results	163
5.3.1 Bioeroded surface area by microborers.....	163
5.3.1.1 Summer series	163
5.3.1.2 Winter series	163
5.3.1.3 Comparisons among seasons	163
5.3.2 Depth of penetration of microboring filaments.....	164
5.3.2.1 Summer series	164
5.3.2.2 Winter series	167
5.3.2.3 Comparisons among seasons	167
5.3.3 Bioerosion	167
5.3.3.1 Summer series	167
5.3.3.2 Winter series	168

5.3.3.3 Comparisons among seasons	168
5.4 Discussion	170
5.5 Supplementary materials for TA and DIC analyzes	175
CHAPITRE VI- SYNTHÈSE ET PERSPECTIVES.....	179
6.1 Synthèse des travaux réalisés	181
6.1.1 Rappel du contexte et des objectifs.....	181
6.1.2 Synthèse des principaux résultats.....	182
6.1.2.1 Successions des communautés à haute résolution temporelle	182
6.1.2.2 La dynamique de la dissolution biogénique à haute résolution temporelle	183
6.1.2.3 L'influence des facteurs externes biotiques/abiotiques	185
6.1.2.3.1 Facteurs biotiques : le broutage et le couvert épilithiques	185
6.1.2.3.2 Facteurs abiotiques : la température, la turbidité et les nutriments	186
6.1.2.4 La variabilité interannuelle et saisonnière de la microbioérosion	187
6.2 L'importance de la dissolution biogénique et de la bioérosion récifale	188
6.2.1 Implication pour les modèles biogéochimiques	188
6.2.2 L'importance de la dissolution biogénique dans la bioérosion récifale après 1 an	188
6.3. Des axes pour le futur	189
BIBLIOGRAPHIE.....	195
ANNEXES	209
A.1. Communications lors de congrès nationaux et internationaux	211
A.1.1 14 ^{ème} congrès des sédimentologues français, Paris, Novembre 2013	211
A.1.2 Ocean Sciences Meeting, Hawaii, Février 2014	213
A.1.3 Second Young Natural History Scientists' Meeting, Paris, Février 2015	214
A.1.4 Our Common Future Under Climate Change, Paris, Juillet 2015	216
A.2. CV.....	218
A2.1 Cursus académique.....	218
A2.2 Expérience professionnelle.....	219
A2.3 Expérience d'enseignement et encadrement d'étudiants	219
A2.4 Publications.....	220
A2.5 Communications scientifiques.....	221
A2.6 Implication dans des programmes de recherche.....	222
A2.7 Expertises.....	223
A2.8 Expérience de terrain.....	224
A2.9 Responsabilités	225
A.3. Microtomographie	226



Arrivée pour la première fois à l'île aux Canards. Crédit photo : J. Grange

Avant-propos



Le travail présenté ici est le résultat de trois années de recherche encadrées par Aline Tribollet et Alain Saliot et réalisées au sein du **Laboratoire d’Océanographie et du Climat, Expérimentations et Approches Numériques** dans l’équipe « Biogéochimie – Traceurs – Paléoclimat ».

Mon doctorat a été financé par une bourse du ministère de l’Enseignement Supérieur et de la Recherche que j’ai obtenue par l’école doctorale des Sciences de l’Environnement d’Ile de France (ED 129). Mes travaux de thèse ont été réalisés dans le cadre des projets **AMICAL** (financement IRD-GOPS ; 2010-2011) et **ACIDIC²** (financement INSU-EC2CO 2012-2013 et IRD, 2014) développés en Nouvelle-Calédonie par Aline Tribollet. Dans le cadre de ces projets, j’ai pu réaliser une mission de terrain en Nouvelle-Calédonie en 2013 et participer à différents congrès nationaux et internationaux (voir Annexes A.1 et A.2).

Les résultats présentés dans ce manuscrit sont le fruit d’un travail réalisé en collaboration avec :

- **Cécile Dupouy, Chargée de recherche IRD** de l’Institut Méditerranéen d’Océanographie (MIO, Nouméa). Elle a coordonné et réalisé les profils mensuel CTD sur le terrain, analysé une partie des échantillons de chlorophylle et de matière organique, réalisé la calibration de certaines données environnementales et a aidé à l’interprétation de celles-ci,
- **John Butscher, Technicien au LOCEAN** basé à Nouméa. Il a participé à de très nombreuses collectes d’échantillons sur le terrain et aux relevés de diverses sondes/capteurs,
- **David Varillon** de l’unité de service Instrumentation Moyens Analytiques, observatoire en Géophysique et Océanographie (IMAGO, Nouméa) et **Alexandre Ganachaud** du Laboratoire d’Etude en Géophysique et Océanographie Spatiales (LEGOS, Toulouse). David était en charge de la maintenance de la sonde SEABIRD multi-capteurs installée in situ et du téléchargement des données salinité/température/fluorescence. Alexandre a mis en forme les données de salinité/température et les a par ailleurs intégré au réseau ReefTEMP développé dans le Pacifique Sud pour le suivi de la température des eaux de surface dans le contexte du changement global (projet GOPS),

- **Léocadie Jamet** et **Philippe Gérard**, personnel ITA du Laboratoire des Moyens Analytiques (LAMA, Nouméa) et du MIO ont réalisé une large partie des analyses des nutriments et de chlorophylle,
- Les services à la mer et à la plongée du centre IRD de Nouméa et tout particulièrement **Armelle Renaud** et **Bertrand Bourgeois (plongeurs)** qui ont participé et apporté un soutien matériel pour les prélèvements d'échantillons tous les mois depuis 2009,
- Le **Centre d'Initiation à l'Environnement** de Nouvelle-Calédonie qui gère le sentier marin du récif de l'île aux Canards et réalise un suivi de la fréquentation et de l'état de santé général du récif depuis 2002. Il a permis l'accès et l'encrage des grilles expérimentales au niveau de la bouée 4 du sentier,
- Le **laboratoire d'Analyse et d'Environnement Marin** de Nouvelle-Calédonie (AEL) qui a réalisé les analyses des métaux lourds,
- **Hervé Rybarczyk** du laboratoire Biologie des Organismes et Ecosystèmes Aquatiques (BOREA, Paris). Il a participé à la mise en forme des données en vue de leur analyse statistique. Il m'a par ailleurs aidé à acquérir de nouvelles compétences en statistiques (analyses multivariées) et à maîtriser parfaitement le logiciel R,
- **Sandrine Caquineau** et la **Plateforme Alyzés** du centre IRD France Nord (Bondy) qui m'a formée à l'utilisation d'un microscope électronique à balayage environnemental,
- Le **Service National d'Analyse des Paramètres Océaniques du CO₂** de l'Institut National des Sciences de l'Univers situé au LOCEAN (Paris) où j'ai été formée aux mesures des paramètres du système des carbonates,

- L'entreprise **BIOCENOSE MARINE SARL** et son directeur Grégory Lasne, qui a participé au suivi de l'état de santé du récif étudié à l'île aux Canards en 2013.

Enfin, au cours de ma thèse j'ai eu l'occasion de participer à d'autres projets de recherche qui m'ont ouverte à de nouvelles collaborations :

- Le projet **MIDACOR** financé par le Ministère de l'Ecologie (2011-2014) et piloté par A. Tribollet. Ce projet avait pour but d'étudier le rôle des microperforants dans les récifs coralliens à l'échelle mondiale dans le contexte du changement climatique, en collaboration notamment avec A. Andersson (Bermuda Institute of Ocean Sciences puis SCRIPPS, USA) et P. Cuet (UMR Ecologie marine TRopicale des Océans Pacifique et IndiEn). Dans le cadre de ce projet, j'ai participé à l'encadrement d'une étudiante de Master 2 (J. Toncin, UPMC), avec A. Tribollet. Il s'agissait d'étudier la microflore perforante dans des échantillons de corail mort des Bermudes et de l'île de la Réunion.
- Le projet post-doctoral **BIOREEF Response** financé par l'Ile-de-France (R2DS ; 2013-2014) et piloté par A. Tribollet. J'ai ainsi pu interagir avec la post-doctorante C. Brahmi recrutée par A. Tribollet. Ce projet avait pour objectif d'étudier l'influence de la microflore perforante sur les proxies géochimiques. Dans ce cadre j'ai apporté mon expertise sur l'identification des principales espèces microperforantes et les successions de communautés au cours du temps dans du corail mort, données qui seront intégrées prochainement dans une publication scientifique (Brahmi et al. en prép.).
- Le projet **CORALBOUCLE** financé par Sorbonne Universités (2015) et coordonné par I. Domart-Coulon (MNHN, UMR MCAM) en collaboration avec A. Tribollet. L'objectif de ce projet est l'étude des interactions fonctionnelles tissu-microorganismes perforants au cours du bourgeonnement clonal de la colonie corallienne. Dans ce cadre, j'ai participé à l'encadrement d'une étudiante de Master 2 (A. Massé, Univ. Aix-Marseille) avec A. Tribollet en lui apportant mon aide pour l'inclusion des échantillons au laboratoire de Bondy et leur observation au microscope photonique.

Les résultats présentés dans ce manuscrit font déjà l'objet d'une publication scientifique disponible en ligne et actuellement sous presse :

- **Grange J.S.**, Rybarczyk H., Tribollet A. (2015). The three steps of the carbonate biogenic dissolution process by microborers in coral reefs (New Caledonia). *Environmental Science and Pollution Research: Microbial Ecology of the Continental and Coastal Environment*. DOI: 10.1007/s11356-014-4069-z.

Quatre articles sont en cours de préparation dans le cadre des projets de recherche auxquels j'ai participé durant ma thèse :

- **Grange J.S.**, Rybarczyk H., Dupouy C., Saliot A., Golubic S., Tribollet A. Main biotic and abiotic factors influencing successions of microboring communities in coral reefs – a study of six series of one year. Sera soumis à *Coral reefs* avant fin 2015.
- **Grange J.S.**, Rybarczyk H., Tribollet A. Seasonal and interannual variability of the process of biogenic dissolution of carbonates by microborers in coral reefs. Sera soumis à *Global Biogeochemical Cycles* en 2015.
- Tribollet A., **Grange J.S.**, Parra H., Rodolfo-Metalpa R., Carreiro-Silva M. *In situ* effects of ocean acidification on temperate biogenic dissolution of carbonates by boring microflora: Two case studies at Ischia (Italy) and Espalamaca (Azores). Sera soumis à *Global Biogeochemical Cycles* 2015.
- Brahmi C., **Grange J.S.**, Le Cornec F., Lazareth C.E., Dissard D., Tribollet A. Experimental approach to study micro-bioerosion effects on the geochemical composition of dead *Porites* coral skeleton. Sera soumis à *Coral reefs* en 2015.

Résumé

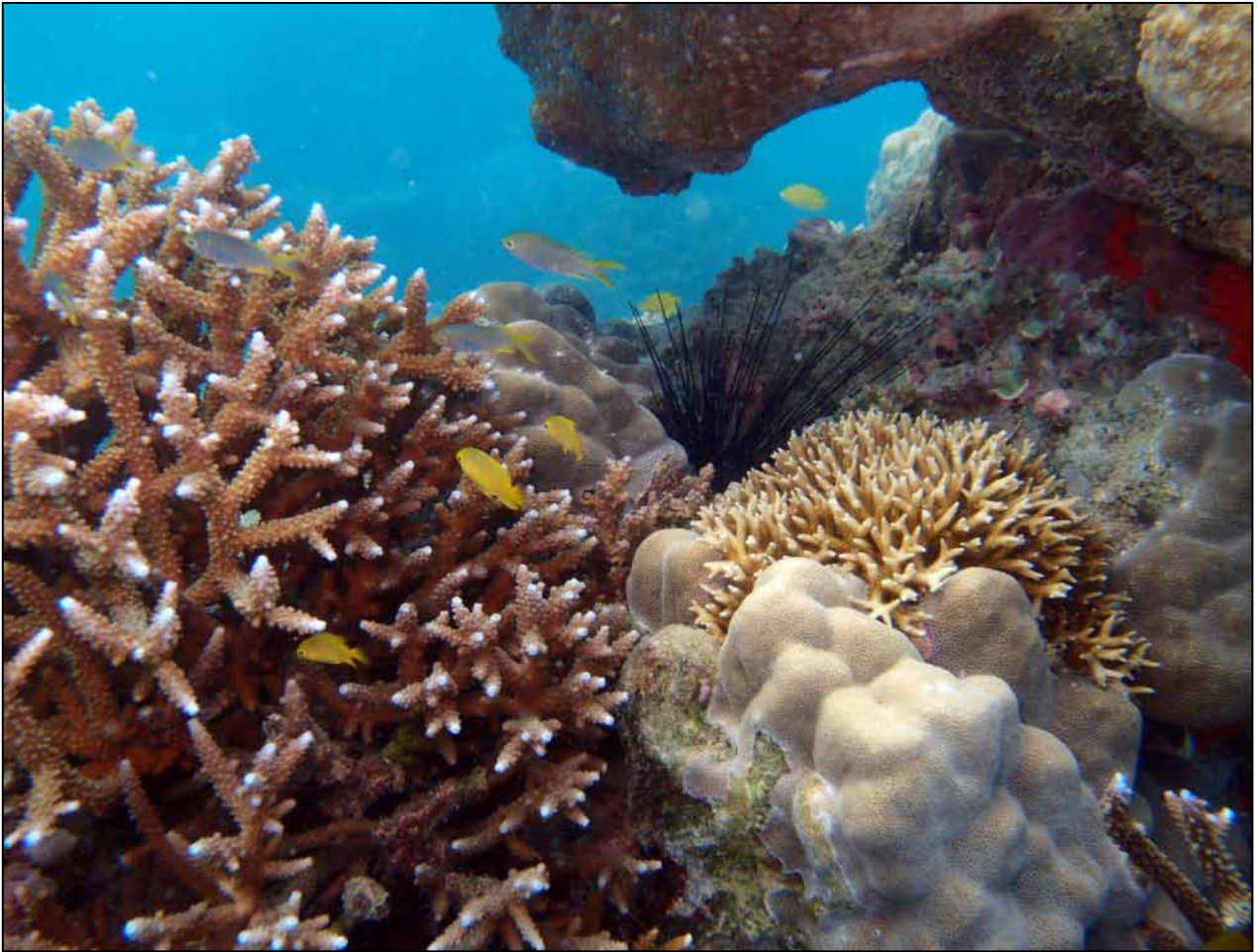
La dissolution biogénique des carbonates réalisée par les microperforants constitue une des principales forces de destruction des récifs coralliens. Ce processus, stimulé par certains facteurs du changement global comme l'acidification, est encore peu connu et donc mal intégré dans les modèles de prédiction du devenir des récifs. Pour mieux comprendre ce processus et sa dynamique temporelle, des blocs de squelette corallien ont été exposés, sur un récif en Nouvelle-Calédonie, aux microperforants entre 1 et 12 mois et au cours de six séries temporelles; trois commençant en été et trois en hiver. Ainsi, les taux de dissolution biogénique ainsi que la diversité et l'abondance des microperforants ont été déterminés. En parallèle, un suivi de paramètres externes, abiotiques et biotiques, a été réalisé. Cette étude a mis en avant i/ trois étapes dans le processus de dissolution biogénique, décrites par un modèle logistique de croissance, contrôlées par les espèces microperforantes et par l'intensité du broutage ; ii/ les interactions entre les paramètres externes et la dynamique des successions de communautés microperforantes décrites dans un modèle conceptuel ; iii/ l'influence de paramètres externes sur la dynamique temporelle de la dissolution biogénique. Ainsi, *Ostreobium quekettii*, l'agent le plus actif dans la dissolution biogénique, est recruté plus rapidement et la dissolution biogénique augmente lorsque les squelettes sont exposés à des températures plus élevées ou soumis à une augmentation des nutriments. Ces résultats suggéreraient, dans le contexte du changement global, une accélération de la dissolution biogénique fragilisant d'autant plus les récifs coralliens.

Mots clés : récifs coralliens ; dissolution biogénique des carbonates; microperforants ; Nouvelle-Calédonie ; suivi environnemental ; dynamique temporelle.

Abstract

Biogenic dissolution of carbonates due to microborers is one of the main destructive forces in coral reefs. Unfortunately this biogeochemical process received low attention and thus is considered as negligible by prediction models of coral reefs future while this process seems to be stimulated by global change factors such as acidification. In this context, dead coral skeletons were exposed, on a reef in New Caledonia, to microborers for six temporal series from 1 to 12 months of exposure (three started in summer and three in winter). Study of coral blocks allowed to determine together biogenic dissolution rates, the diversity and the abundance of microborers. In parallel, external biotic and abiotic parameters were recorded monthly and/or continuously. This experiment highlighted for the first time; I/ three steps in the temporal dynamics of the biogenic dissolution, described by a growth logistic models, driven by microborer communities and grazing intensity; II/ The interactions between microboring community successions and external parameters described by a conceptual model; III/ the influence of external parameters on the dynamic of biogenic dissolution. Thus, results showed an early installation of *Ostreobium quekettii*, the main agent of the biogenic dissolution and an increase of this process due to higher seawater temperature or nutrients. This suggests, in the context of global change, an acceleration of the biogenic dissolution weakening even more coral reef ecosystems.

Keywords: coral reefs; biogenic dissolution; microborers; New Caledonia; environmental monitoring; temporal dynamics.



Détail du récif de l'île aux Canards. Photographie prise lors de la mission de terrain. Crédit photo : A. Tribollet

Chapitre I-Introduction générale

1.1 Les récifs coralliens

Les récifs coralliens sont des écosystèmes majoritairement côtiers (Figure 1), complexes et très diversifiés (Moberg and Folke 1999, Knowlton et al. 2010) apportant des services écosystémiques majeurs.

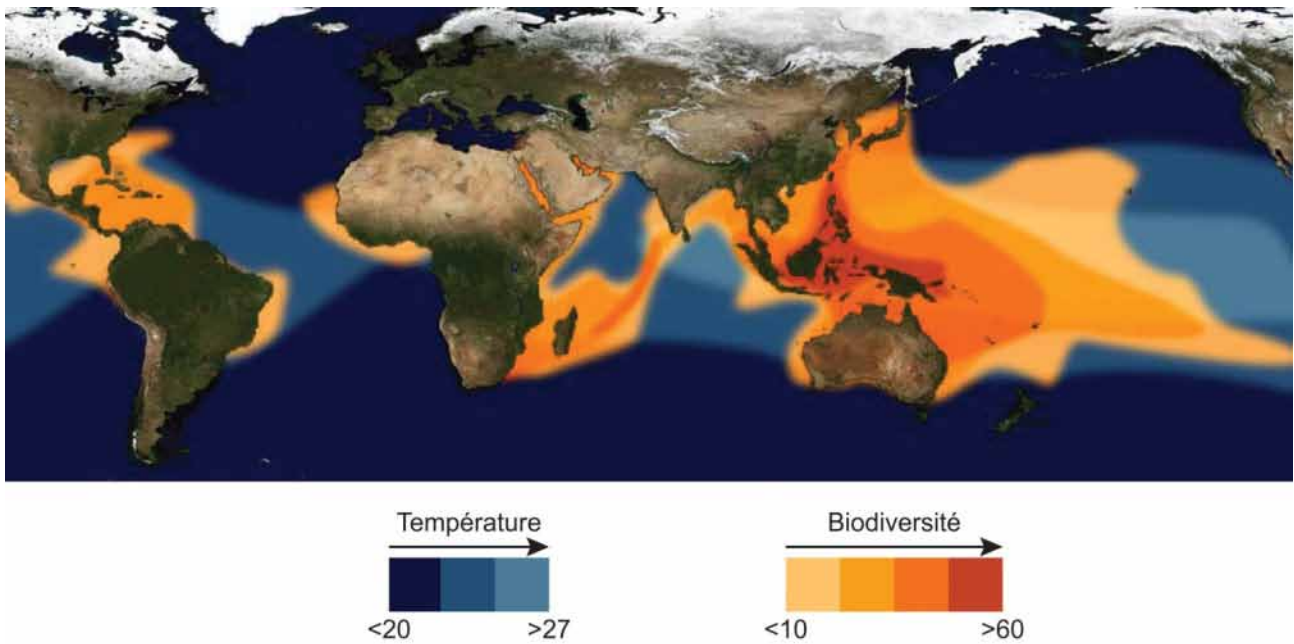


Figure 1 Carte mondiale de la répartition des récifs coralliens et de leur biodiversité (nombre de genres) dans l'Océan selon la température (adapté d'après coraux.univ-reunion.fr).

Tout d'abord, les récifs coralliens protègent plus de 150 000 km de côte (Bruke et al. 2012) en formant une barrière physique réduisant notamment l'érosion due à l'action des vagues. Cette capacité à réduire l'énergie des vagues permet la création de lagons et de dépôts sédimentaires dans ces lagons (Birkeland and Grosenbaugh 1985, Ogden 1988) favorisant la formation des mangroves et des herbiers qui sont d'autres écosystèmes majeurs (Pollard 1984, Parrish 1989, Robertson and Blaber 1992, Nagelkerken et al. 2001). Les récifs coralliens constituent un atout économique important de par leur attractivité touristique (qui constitue jusqu'à 25% du PIB de certains pays) et leurs stocks de poissons. En effet, les récifs coralliens très riches en poissons permettent à plusieurs

millions de personnes de subsister et tout particulièrement en région Indo-Pacifique où plus de 25 % des zones de pêches sont au niveau des récifs (Cesar 1996).

Les récifs sont construits principalement par des coraux scléactiniaires et des algues encroûtantes capables de produire des structures en trois dimensions de forte complexité créant une multitude d'habitats hétérogènes. Cette hétérogénéité d'habitats facilite la diversification des niches écologiques et l'évolution des espèces (Birkeland 1997, Paulay 1997). Alors que les récifs coralliens ne couvrent que 0,1 à 0,5 % de la surface océanique (Figure 1) ils présentent plus de 60 000 espèces vivantes, dont 1/3 de la biodiversité des poissons, et possèdent plus d'espèces par unité de surface que tout autre écosystème marin (McAllister 1991, Pandolfi 1992, Reaka-kudla 1994, Done et al. 1996). Ces écosystèmes présentent une production primaire importante due à la forte abondance des algues présentes (benthiques, planctoniques et symbiotiques). Les récifs coralliens sont également des sources trophiques pour de nombreux prédateurs naturels comme l'étoile de mer *Acanthaster* sp. ou certains gastéropodes comme *Drupella* sp. mais également certains poissons corallivores (Done et al. 1996, Paulay 1997, Rotjan and Lewis 2006, Mumby 2009a, Rotjan and Dimond 2010).

Les récifs coralliens sont des milieux riches à hautes valeurs écosystémiques qui méritent toute notre attention

1.2 Le bilan des carbonates et le maintien des récifs coralliens

En plus des divers rôles écosystémiques des récifs coralliens, ceux-ci ont une importance dans les processus biogéochimiques liés au cycle des carbonates. En effet, ils jouent un rôle majeur dans ce cycle en précipitant, via le processus de calcification, plus d'un tiers des carbonates apportés à l'océan (Milliman 1993). La calcification dans les récifs est principalement réalisée par les coraux scléactiniaires (appelés aussi coraux durs) (Hubbard et al. 1990). D'autres organismes tels que les algues corallines, les bivalves, les foraminifères ou encore les serpulidés réalisent également la calcification pour des contributions plus faibles (Hallock 1981, Martindale 1992, Rasser and Riegl 2002, Harney and Fletcher 2003). La calcification corallienne constitue la principale force de construction des récifs (force positive) ; elle est en moyenne de $4 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (calcification nette, voir

Kinsey 1985) mais peut atteindre des valeurs plus élevées dans certaines zones comme l'ont observé Perry et al. (2014) dans les Caraïbes avec une calcification nette de plus de $8 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$. Néanmoins, il existe un certain nombre de forces de destructions des récifs (Figure 2).

Une des forces de destruction des récifs est celle exercée par les vagues, tout particulièrement durant les tempêtes ou cyclones (Hubbard 1992, Harmelin-vivien 1994). En effet, un récif en bonne santé peut être totalement détruit après ces événements climatiques extrêmes (Woodley et al. 1981, Harmelin-Vivien and Laboute 1986, Gardner et al. 2005). Une dissolution chimique impacte également les récifs coralliens dans des zones où le pH est faible à proximité de zones de résurgences volcaniques par exemple (Hall-Spencer et al. 2008, Rodolfo-Metalpa et al. 2011) mais également via la reminéralisation des sédiments carbonatés récifaux due à l'activité bactérienne (Andersson et al. 2003, Andersson and Gledhill 2013). En plus de cette destruction mécanique ponctuelle et localisée et de la dissolution chimique considérée comme négligeable, une érosion due à des organismes vivants, appelée bioérosion, (Figure 2) impacte continuellement les récifs coralliens et est donc la principale force de destruction de ceux-ci (Scoffin et al. 1980, Harney and Fletcher 2003, Tribollet and Golubic 2011, Perry et al. 2014). Le maintien des récifs coralliens dépend alors d'un équilibre entre la calcification et l'ensemble des forces de destruction citées ci-dessus (Stearn and Scoffin 1977, Scoffin et al. 1980, Hutchings 1986, Hubbard et al. 1990, Glynn 1997, Tribollet and Golubic 2011, Perry et al. 2012, voir Figure 2). Ainsi, pour qu'un récif se maintienne, les forces de destruction ne doivent pas excéder celles de construction.

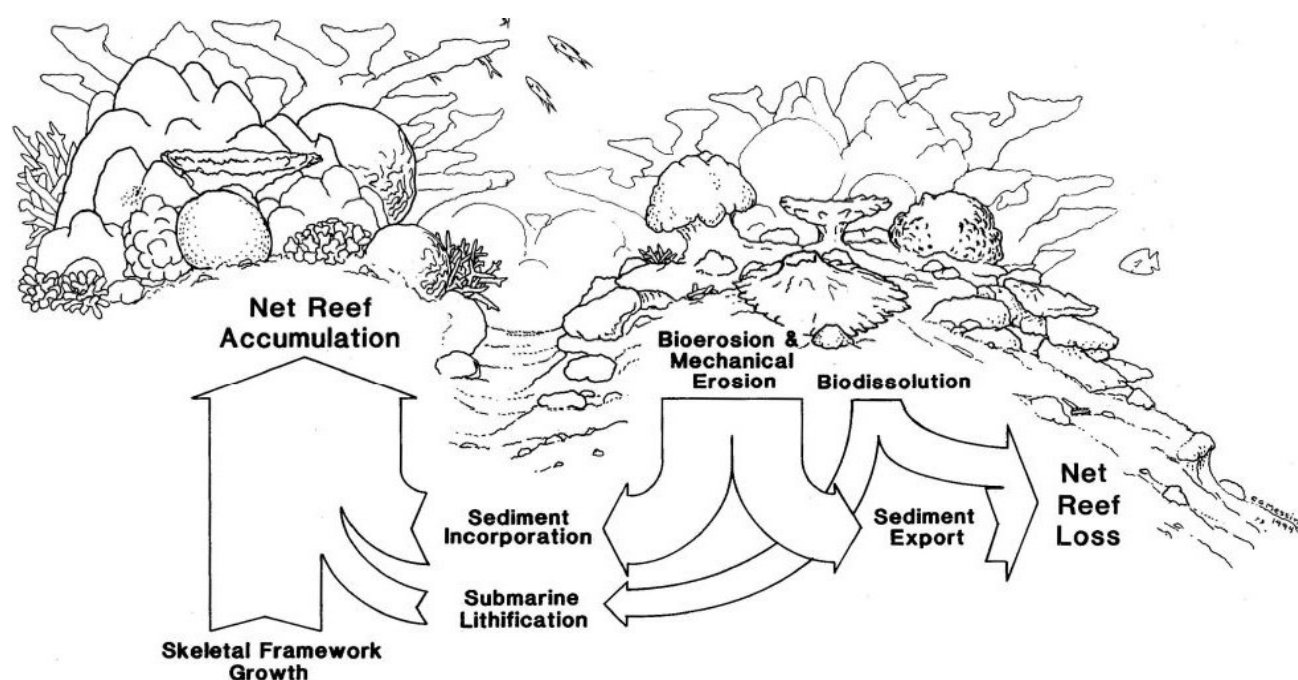


Figure 2 Les principales forces de construction et de destruction des récifs coralliens. Pour maintenir un récif, les forces de destruction ne doivent pas excéder celles de construction. D'après Glynn (1997).

Les récifs coralliens semblent de plus en plus fragilisés par le changement climatique et les pressions anthropiques tels que la surpêche, le tourisme intensif, l'urbanisation, l'eutrophisation, l'acidification des océans ou encore l'augmentation de la température des Océans. Ainsi sous l'effet de facteurs du changement global la calcification et la croissance des coraux semblent diminuer et la mortalité corallienne croître (Brown 1987, Rogers 1990, Done 1992, Richmond 1993, Wilkinson 1993, Roberts 1995, Mumby et al. 2006, Hoegh-Guldberg et al. 2007, Hughes et al. 2007, Anthony et al. 2008, Mumby 2009b, Pandolfi et al. 2011, Huang 2012, Andersson and Gledhill 2013, Howes et al. 2015a). A ce jour, 20% des récifs ont d'ores et déjà disparu et 20% supplémentaires montrent des signes d'extinction imminente (Wilkinson 2008). En parallèle d'un affaiblissement des forces de construction des récifs il a été démontré à plusieurs reprises une stimulation de la bioérosion récifale, la principale force de destruction des récifs, sous l'effet de l'acidification, de l'eutrophisation ou encore de l'augmentation de la température de l'eau (Tribollet et al. 2009, Carreiro-Silva et al. 2012, Fang et al. 2013, Reyes-Nivia et al. 2013, Reyes-Nivia et al. 2014, Wisshak et al. 2014) ce qui pourrait conduire à un bilan négatif des carbonates dans les récifs et donc à un déclin de ceux-ci. Bien que toutes les forces impliquées dans le bilan des carbonates des récifs soient impactées par le changement climatique et les pressions anthropiques, les processus de bioérosion restent à ce jour beaucoup moins étudiés que la calcification récifale.

Le maintien des récifs coralliens dépend du fragile équilibre entre la calcification et la bioérosion récifales

1.3 La bioérosion récifale et l'importance du processus de microbioérosion

Neumann (1966) a été le premier à définir la bioérosion comme l'érosion et l'élimination de substrats carbonatés par action directe d'organismes vivants. La bioérosion est réalisée par trois types d'organismes (voir les review de Glynn 1997 et Tribollet et Golubic 2011) :

- les brouteurs, ou agents externes de la bioérosion, avec par exemple les poissons du genre *Scarus* sp. (poissons perroquets), les oursins ou encore certains mollusques comme les chitons (Figure 3).
- les macrobioérodeurs (ou macroperforants), agents internes de la bioérosion, comme certaines éponges marines du genre *Cliona* sp., bivalves du genre *Lithophaga* sp. ou polychètes (Figure 3).
- les microbioérodeurs (ou microperforants ou euendolithes, voir définition par Golubic et al. 1981), autres agents de la bioérosion interne, qui comprennent des cyanobactéries, des microalgues chlorophycées et rhodophycées, et des filaments mycéliens (Figure 3).

Les brouteurs abrasent mécaniquement la surface des substrats pour se nourrir des algues qui s'y développent en surface (appelées épilithes, Figure 4) et à l'intérieur (appelées endolithes qui comprennent les microbioérodeurs, Figure 4). Les macro- et microbioérodeurs se développent à l'intérieur des substrats par des moyens mécaniques et/ou chimiques (Lazar and Loya 1991, Bruggemann et al. 1994, Pari et al. 1998, Tribollet and Golubic 2005, Zundelevich et al. 2007, Garcia-Pichel et al. 2010).

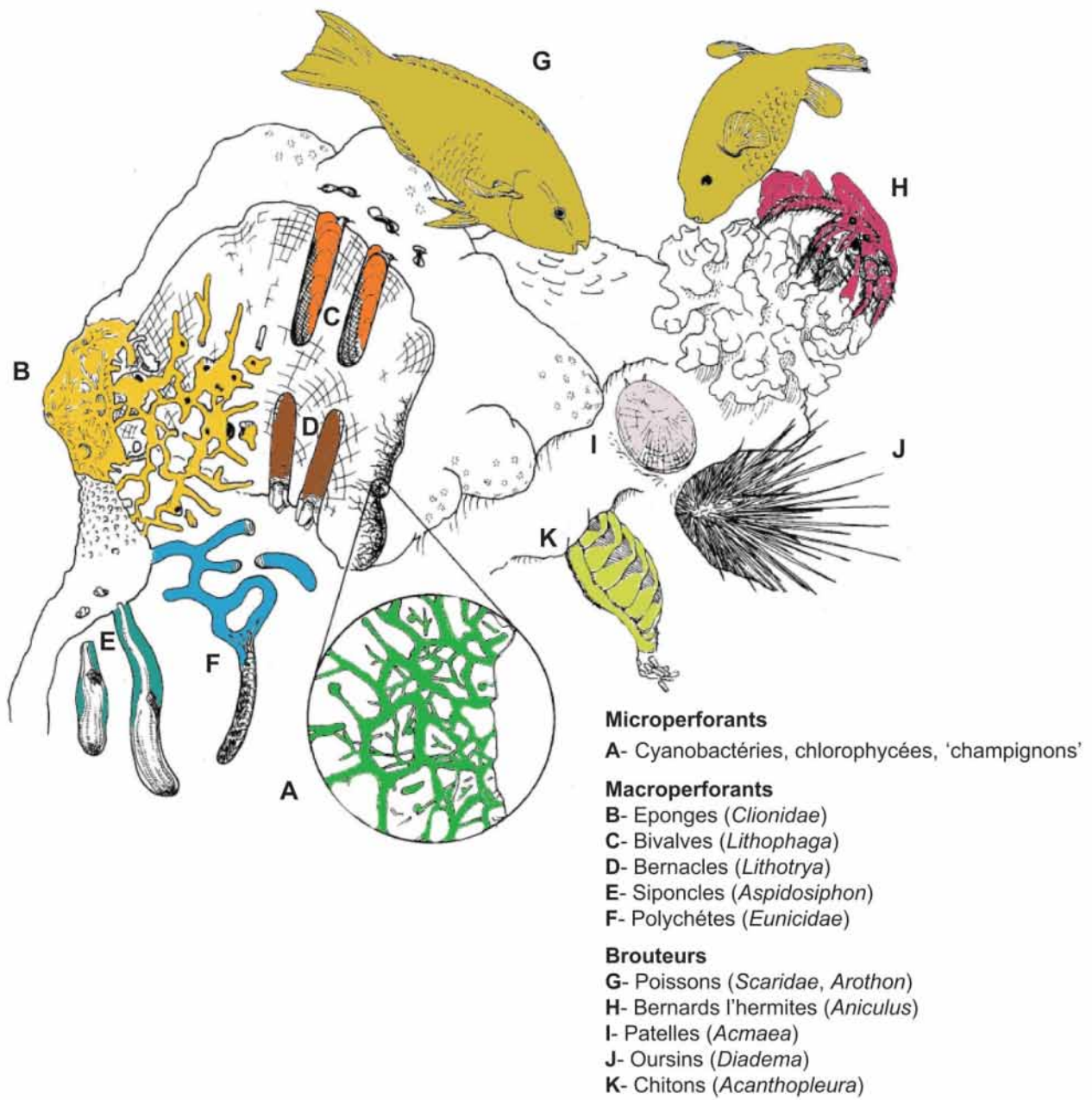


Figure 3 Les différents types de bioérodeurs rencontrés dans les récifs coralliens. Modifiée d'après Glynn (1997).

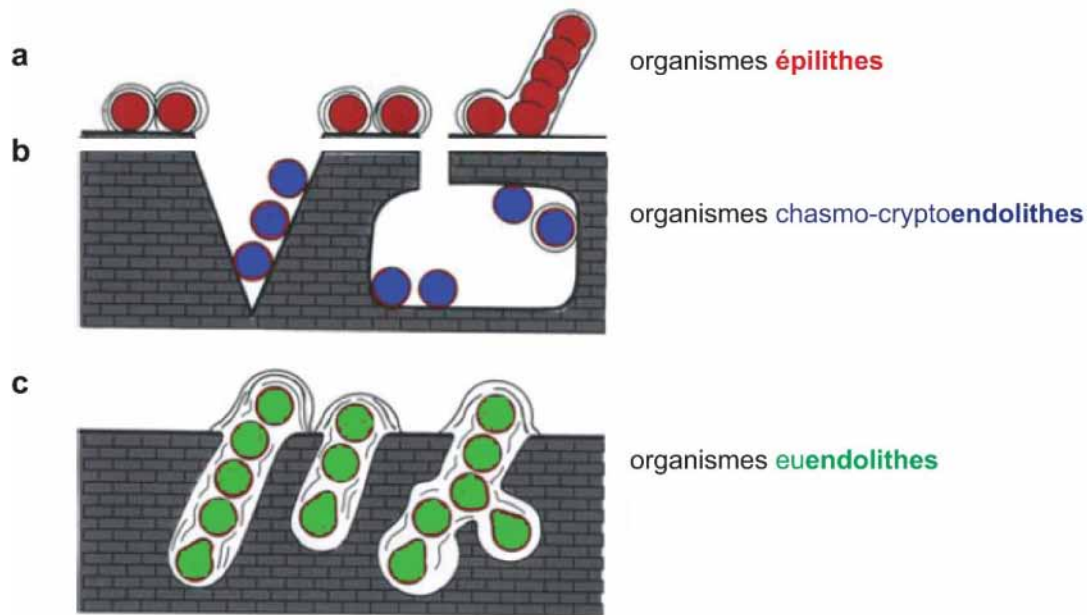


Figure 4 Représentation des micro-organismes qui se développent à la surface et dans les substrats carbonatés. a – les épilithes se développent à la surface des substrats ; b – les chasmo- ou les cripto-endolithes se développent dans les fissures et cavités des substrats ; c – les euendolithes se développent activement dans les substrats en creusant des galeries. Modifiée d'après Golubic et al. (1981).

La plupart des études concernant la bioérosion récifale a concerné les organismes brouteurs et les macrobioérodeurs car la microbioérosion peut facilement être considérée comme négligeable du fait sans doute de la taille microscopique des microperforants (diamètre allant de 1 à 20-30 μm) et de leur mode de vie cryptique les rendant difficiles à étudier (Figure 4). Pourtant, plusieurs études ont montré l'importance des microperforants dans le processus de bioérosion récifale. Les microperforants se fixent à la surface des substrats puis se développent sous forme principalement de filaments et peuvent coloniser chaque micromètre carré de substrat carbonaté exposé à la lumière présent dans les récifs coralliens (Tribollet 2008a). Tous les types de substrats carbonatés sont d'ailleurs concernés par la microbioérosion, que ce soit les grains de sable (Perry 1998) ou les squelettes d'organismes vivants ou morts comme les coraux, les algues corallines mais aussi les coquilles de mollusques (Le Campion-Alsumard et al. 1995a, Le Campion-Alsumard et al. 1995b, Mao Che et al. 1996, Tribollet and Payri 2001, Fine et al. 2005, Radtke and Golubic 2005, Reyes-Nivia et al. 2014). La colonisation des substrats carbonatés par les microperforants résulte de leur activité métabolique (photosynthèse-respiration) au niveau de la cellule apicale des filaments perforants formant ainsi un front de dissolution (Figure 5, Le Campion-Alsumard 1979, Garcia-Pichel 2006). Les mécanismes qui entrent en jeu dans ce processus de dissolution restent néanmoins

peu connus. Ce processus de dissolution des carbonates par les microbioérodeurs est appelé dissolution biogénique (Tribollet et al. (2009).

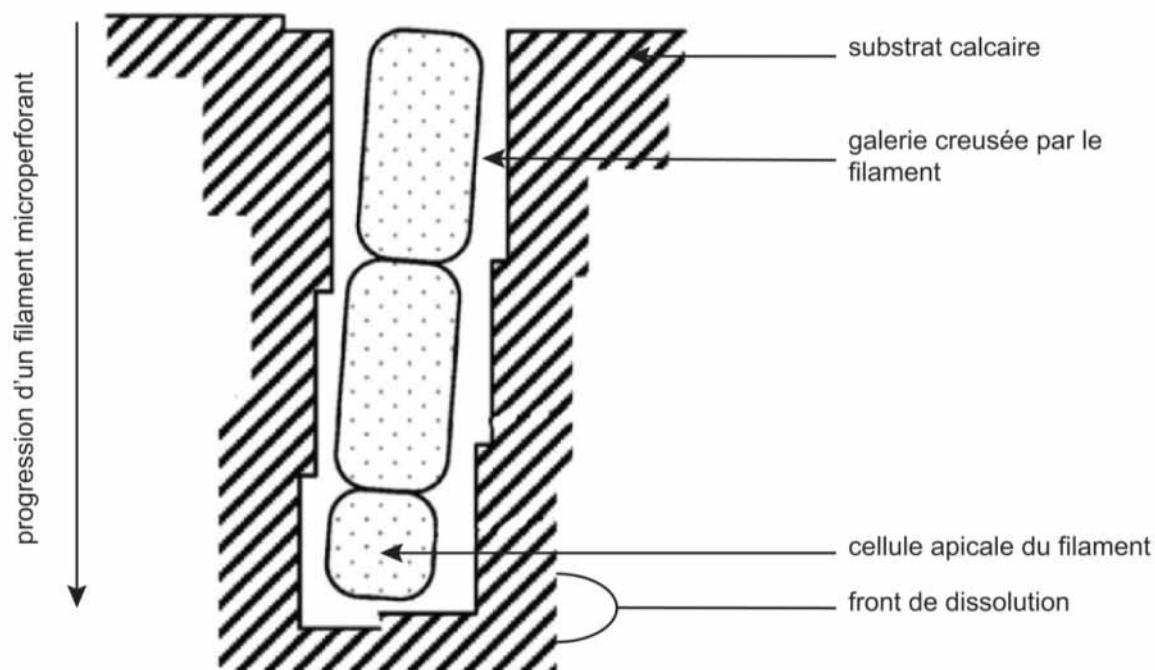


Figure 5 Progression d'un filament microperforant dans un substrat calcaire (vue transversale) par dissolution chimique au niveau de la cellule apicale. Modifiée d'après Garcia-Pichel (2006).

La première étude qui a estimé la quantité de carbonate dissous par les microperforants a été réalisée par Tudhope and Risk (1985) dans des sédiments carbonatés lagunaires. Cette première étude a mis en avant l'importance de la microbioérosion dans la dissolution des sables carbonatés en montrant que cela représente 18-30% de l'afflux de sédiments dans les lagons (moyenne sur 9000 ans). Plus tard, Tribollet and Golubic (2005) ont observé une dissolution par les microperforants pouvant aller jusqu'à plus de $1 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ dans des squelettes coralliens sur la Grande Barrière de Corail et celle-ci représenté entre 61 et 91% de la bioérosion totale (broutage + macrobioérosion + microbioérosion). En réalisant une partie significative de la bioérosion récifale les microbioérodeurs jouent un rôle important dans les processus de sédimentation et de stabilisation des récifs (Glynn 1997, Tribollet 2008a). En effet, ils fragmentent la surface des substrats en fines particules qui vont être facilement abrasées ou dissoutes (Schneider and Le Campion-Alsumard 1999). Ces particules fines pourront

être exportées en partie hors des récifs mais également participer à la formation des zones sableuses et à la cimentation des récifs (Hubbard et al. 1990, Hubbard 1992, Perry 2000).

La microbioérosion est une force majeure dans la dissolution des substrats carbonatés en milieu récifal et joue donc un rôle important dans le cycle des carbonates

1.4 Les communautés microperforantes et la microbioérosion

La microbioérosion est d'autant plus importante qu'elle agit dès qu'un nouveau substrat est disponible à la colonisation par les organismes microperforants. Quelques jours seulement sont, en effet, suffisant aux microperforants pour commencer leur colonisation sur un substrat nouvellement disponible. Le Campion-Alsumard (1975) a été la première à étudier la colonisation par des microperforants de morceaux de calcite exposés en Méditerranée. Elle a observé une colonisation dès 8 jours d'exposition par une cyanobactérie *Mastigocoleus testarum*. Trois études complémentaires ont été réalisées plus tard par Kiene et al. (1995), Gektidis (1999) et Vogel et al. (2000), au Bahamas et sur la Grande Barrière de Corail, sur différents types de substrats calcaires (squelette coralliens du genre *Porites*, blocs de calcite, coquille de *Stombus* sp. et *Tridacna* sp.) exposés durant 1, 3, 6, 12 et 24 mois à la colonisation par les microperforants. Ils ont observé la succession de deux types de communautés microperforantes : tout d'abord une communauté dite « immature » qui est dominée par des espèces pionnières photophiles à cycle de vie court qui comprennent des chlorophycées à filaments larges telles que *Eugomontia sacculata* et *Phaeophila* sp. ainsi que des cyanobactéries comme *Mastigocoleus testarum*. Les communautés immatures sont ensuite remplacées, après 1 ou 2 ans d'exposition, par des communautés dites « matures » dominées essentiellement par la chlorophycée siphonale du genre *Ostreobium* sp.. Trois études réalisées par Chazottes et al. (1995), Tribollet et al. (2006) et Tribollet (2008b) ont montré qu'*Ostreobium* pouvait être dominante dans des squelettes coralliens après une exposition de 6 à 12 mois seulement. La dominance de cette espèce induisait alors les taux de dissolution biogénique les plus élevés. Ces études ont montré la forte dépendance de l'intensité des taux de dissolution biogénique à la composition spécifique des communautés microperforantes à 2, 6, 12 et 24 mois en Polynésie française (Chazottes et al. 1995) et à 12 et 36 mois sur la Grande Barrière de Corail (Tribollet 2008b). A ce jour, seules Chazottes et al.

(1995) et Tribollet (2008b) ont étudié simultanément les successions de communautés et les taux de dissolution biogéniques sur des échantillons de corail mort mais manière discontinue ds le temps (2, 6, 12, 24 mois et 12 et 36 mois respectivement). La résolution temporelle de ces études n'a donc pas permis : (a) de mettre en évidence la période de recrutement et d'installation des différentes espèces microperforantes, et tout particulièrement celle d'*Ostreobium*, l'agent principal de la dissolution biogénique (Tribollet 2008b), (b) de déterminer la variabilité saisonnière et inter-annuelle des successions de communautés, et (c) de révéler la dynamique de la dissolution biogénique des carbonates à différentes échelles temporelles (mensuelle, saisonnière et annuelle). En outre, ces deux études n'ont pas étudié les effets de l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques pouvant influencer les communautés microperforantes et les taux de dissolution biogénique associés.

Alors que l'intensité de la microbioérosion est régit par les espèces microperforantes présentes dans le substrat ; leur période d'installation ainsi que les successions de ces organismes sont peu connues

1.5 Influence des paramètres biotiques et abiotiques sur la microbioérosion

Les taux de dissolution biogénique dépendent des espèces microperforantes présentes dans les substrats colonisés à un instant « t », comme décrit ci-dessus, mais également de certains paramètres biotiques et abiotiques. Le paramètre biotique qui semble à ce jour influencer le plus la microbioérosion est le broutage (Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005). Les microperforants se développent en profondeur dans le substrat colonisé jusqu'à atteindre leur profondeur de compensation (profondeur à laquelle la photosynthèse = respiration, Figure 6). L'abrasion des substrats par les brouteurs élimine une couche de substrat et augmente ainsi les apports lumineux. Ce nouvel apport relance la croissance en profondeur des filaments microperforants et augmente donc la microbioérosion (Tribollet and Golubic 2005). En revanche, quand la pression de broutage est trop intense, les brouteurs éliminent continuellement les filaments des microperforants qui n'ont alors pas le temps de se développer en profondeur, réduisant ainsi la microbioérosion (Chazottes et al. 1995, Chazottes et al. 2002). La microbioérosion mesurée est dite

« résiduelle » puisque les techniques d'étude ne permettent de quantifier que le volume occupé par les filaments perforants dans les substrats, et non dans la partie du substrat qui a été broutée.

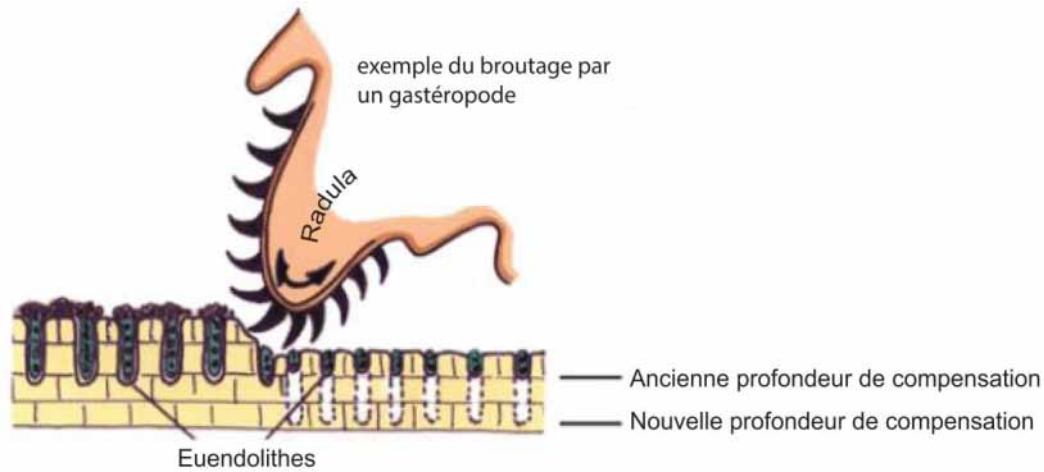


Figure 6 Représentation de la synergie entre les microperforants et les brouteurs (exemple ici d'un mollusque). Modifiée d'après Schneider and Torunski (1983).

Le couvert épilithique est un autre paramètre biotique qui semble influencer la microbioérosion. (Chazottes et al. 2002) ont quantifié dans des squelettes coralliens exposés un an des taux annuels de microbioérosion plus élevés lorsque ces substrats étaient couverts par des algues corallines encroûtantes. Les algues corallines encroûtantes favoriseraient le développement d'*Ostreobium quekettii* qui est une espèce photophile alors que les turfs algaux ont favoriseraient le développement de microperforants photophile tel que *Mastigocoleus testarum* qui requiert des niveaux lumineux plus élevés (Chazottes et al. 2002). Cependant, cette étude couplait les effets du broutage, du couvert épilithique ainsi que de l'eutrophisation. L'effet du couvert épilithique demande donc à être confirmé. De plus, la dynamique des successions de communautés et des épilithes en parallèle n'a pas été réalisée dans cette étude.

En plus de ces paramètres biotiques, des paramètres abiotiques tels que la lumière ou la concentration en nutriments peuvent influencer fortement le développement des microbioérodeurs et donc les taux de dissolution biogénique des carbonates. Le développement des microperforants photosynthétiques (microalgues chlorophycées et cyanobactéries) est contrôlé par les apports lumineux. C'est d'ailleurs l'effet de ce paramètre qui a été le plus étudié dans plusieurs récifs (Lukas

1974, Radtke et al. 1996, Gektidis 1999, Vogel et al. 2000, Perry and Macdonald 2002). En effet, certaines espèces, comme les espèces pionnières, sont photophiles et requièrent une forte intensité lumineuse. Ces espèces sont alors retrouvées en surface dans les substrats et dans les récifs. En revanche, *O. quekettii* est une espèce sciaphile possédant des systèmes photosynthétiques adaptés à des niveaux lumineux très bas (Fork and Larkum 1989, Shashar and Stambler 1992, Koehne et al. 1999, Fine et al. 2005, Tribollet et al. 2006). Cette espèce peut alors être observée jusqu'à 300 m de profondeur (Lukas 1978, Vogel et al. 2000).

Par ailleurs, les concentrations en nutriments peuvent impacter la microbioérosion. Deux études, réalisées en milieu naturel, dans des récifs de l'île de la Réunion et de Belize, sur des substrats carbonatés exposés 2 mois ou 1 an, ont montré l'effet stimulant de l'enrichissement en nutriments sur la microbioérosion (x1,4 à x4, Chazottes et al. 2002, Carreiro-Silva et al. 2005, 2009, Carreiro-Silva et al. 2012). Enfin, Tribollet et al. (2009) et Reyes-Nivia et al. (2013) ont observé une stimulation du développement de la chlorophycée *Ostreobium sp.* sous une pression partielle en dioxyde de carbone élevée simulant celle prédite pour la fin du siècle ($p\text{CO}_2$ de 750 ppm ; condition d'acidification). La croissance d'*Ostreobium* en profondeur dans les substrats exposés à une forte $p\text{CO}_2$ a entraîné une augmentation de 50 à 90 % de la dissolution biogénique. Quelle serait l'effet combinés d'autres paramètres environnementaux en condition *in situ* sur les successions de communautés microporeuses et les taux de dissolution biogénique ?

Les connaissances actuelles concernant le processus de microbioérosion à haute résolution temporelle au stade pionniers (les premiers mois de colonisation) et l'influence de divers paramètres biotiques et abiotiques aux différents stades de développement des communautés microporeuses sont très incomplètes. Pourtant ces informations seraient essentielles à la compréhension de ce processus et au développement d'un premier modèle de dissolution biogénique dans le but d'intégrer le processus de dissolution biogénique dans les modèles biogéochimiques permettant de prédire le devenir des récifs coralliens. A ce jour, les modèles existants négligent ou considèrent comme négligeable ce processus (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011).

Les études de la microbioérosion ont montré jusqu'à maintenant l'influence de quelques paramètres environnementaux mais aucune étude multiparamétrique à haute résolution temporelle et à long terme n'a été réalisée

1.6 Les objectifs de la thèse

Afin d'apporter des éléments de réponses aux questionnements qui persistent à l'heure actuelle sur la compréhension de la dynamique temporelle du processus de microbioérosion dans le contexte du changement climatique, mais également de développer un premier modèle de cette dynamique, j'ai mené une étude de la dissolution biogénique des carbonates par les microperforantes à long terme. Pour cela six séries temporelles d'un an et à haute résolution ont été étudiées au niveau d'un récif corallien de Nouvelle-Calédonie. En parallèle les principaux facteurs biotiques (broutage et couvert épilithique) et la plupart des facteurs abiotiques (T°C, salinité, pH, nutriments, turbidité, fluorescence, chlorophylle a, métaux lourds, ...) ont été étudiés afin de mettre en évidence les principaux facteurs seuls ou combinés influençant les communautés microperforantes et les taux de dissolution biogénique associés. Plus précisément, les objectifs de ma thèse étaient de (Figure 7) :

- 1) Observer les successions de communautés microperforantes à long terme en étudiant plusieurs séries annuelles d'échantillons de corail mort exposés de 1 à 12 mois à la colonisation par les organismes épilithes et microperforants. Certains échantillons ont été exposés à la colonisation en été et d'autres en hiver afin d'étudier la variabilité saisonnière potentielle du recrutement et du développement des espèces dominant les communautés, et en particulier d'*Ostreobium* sp.
- 2) Déterminer l'influence de la variabilité saisonnière et inter-annuelle de la composition spécifique des communautés microperforantes et sur les taux de dissolution biogénique.
- 3) Modéliser la dynamique du processus de dissolution biogénique des carbonates étudié à haute résolution temporelle (mois) au cours d'une série annuelle,
- 4) Mettre en évidence les facteurs biotiques et abiotiques influençant principalement le développement des communautés microperforantes à long terme, et en particulier, celui de l'agent majeur de la dissolution biogénique, la chlorophycée siphonale du genre *Ostreobium*, et les conséquences potentielles sur le processus de dissolution biogénique à l'échelle

récifale. Cela permettra ainsi de faire évoluer le premier modèle de dynamique de la dissolution biogénique établi sur une année d'étude.

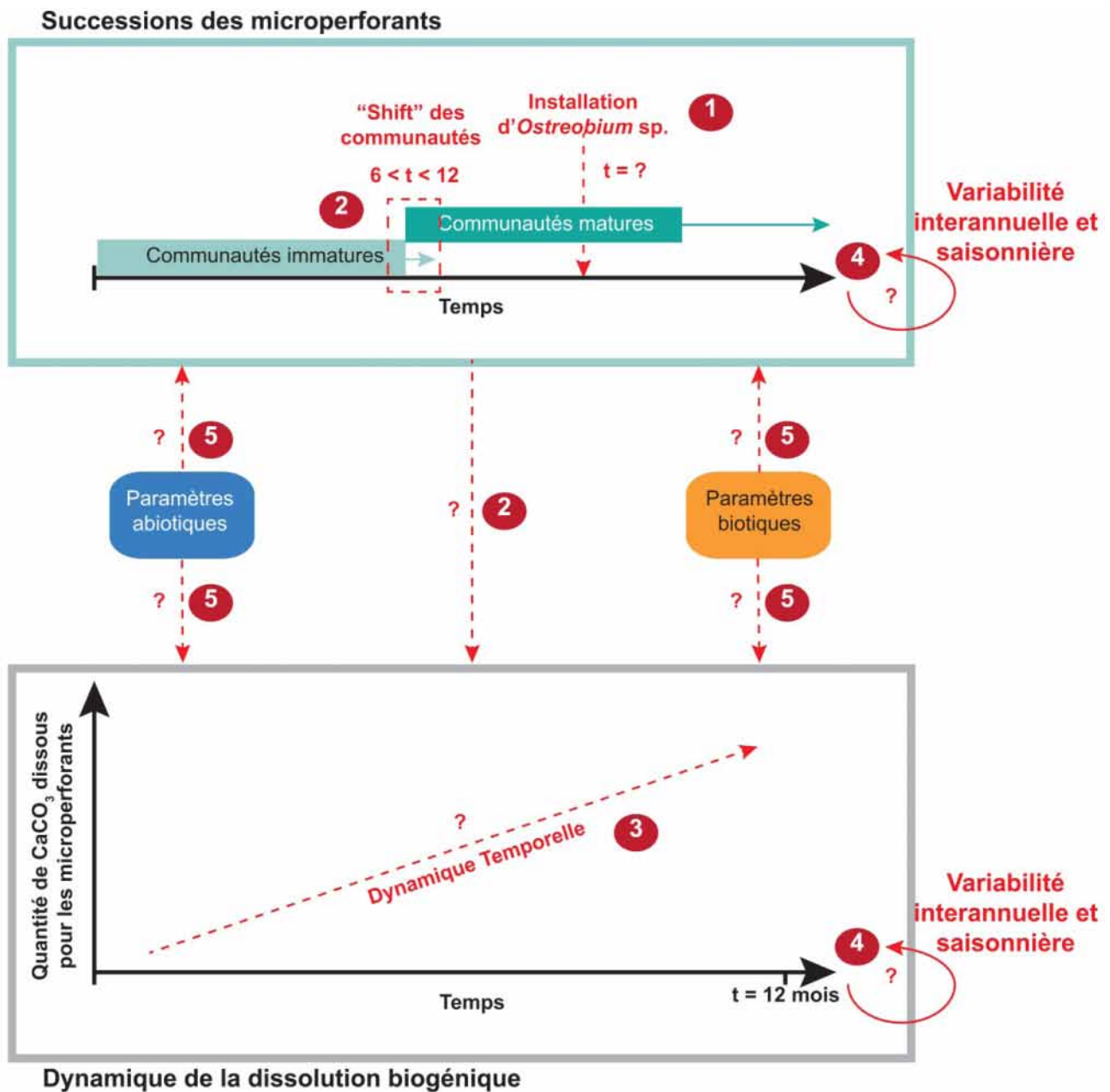


Figure 7 Les différents questionnements concernant la microbioérosion récifale auxquels ces travaux de thèses répondent dans les chapitres suivants. 1 – observation de la dynamique temporelle de l'espèce *O. quekettii* au sein des communautés microperforantes; 2 – décrire la dynamique temporelle des successions de communautés microperforantes à l'échelle mensuelle et annuelle et son influence sur les taux dissolution biogénique ; 3 – observer la dynamique temporelle de la dissolution biogénique à l'échelle mensuelle et annuelle ; 4 – observer la variabilité interannuelle et saisonnière des successions de communautés microperforantes et de la dissolution biogénique ; 5 – décrire l'influence

des paramètres biotiques et abiotiques sur les successions de communautés microperforantes et sur la dissolution biogénique.

1.7 Organisation du manuscrit

Le chapitre II (p. 47) présente le matériel et les méthodes utilisés dans le but de répondre aux objectifs présentés ci-dessus.

Le chapitre III (p. 91) présente les successions de communautés, les taux de microbioérosion à l'échelle mensuelle sur une série temporelle d'un an ainsi qu'un premier modèle de la dynamique temporelle de la microbioérosion. Ce chapitre a fait l'objet d'une publication sous presse dans le numéro spécial *Microbial Ecology of the Continental and Coastal Environments* de la revue *Environmental Sciences and Pollution Research*.

Le chapitre IV (p. 119) présente l'influence des principaux paramètres biotiques et abiotiques sur les successions de communautés microperforantes étudiées au cours de six séries temporelles d'un an ainsi qu'un modèle conceptuel. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'un article scientifique qui sera soumis d'ici fin 2015.

Le chapitre V (p. 151) présente la dynamique temporelle du processus de dissolution biogénique des carbonates à long terme. Ce chapitre est rédigé sous la forme d'une publication scientifique qui sera soumise courant 2016.

Le chapitre VI (p. 179) présente enfin la synthèse des principaux résultats issus des travaux de thèse ainsi que leurs perspectives.

Afin d'éviter les redondances les références bibliographiques ont été compilées en une seule liste placée à la fin du manuscrit.



La sonde multi-paramètres fixée à l'île aux Canards qui a permis un suivi en continu de la température, la salinité, la turbidité et la fluorescence. Crédit photo : A. Tribollet

Chapitre II-Matériel et Méthodes

2.1 Le site d'étude

2.1.1 Le contexte de la Nouvelle-Calédonie

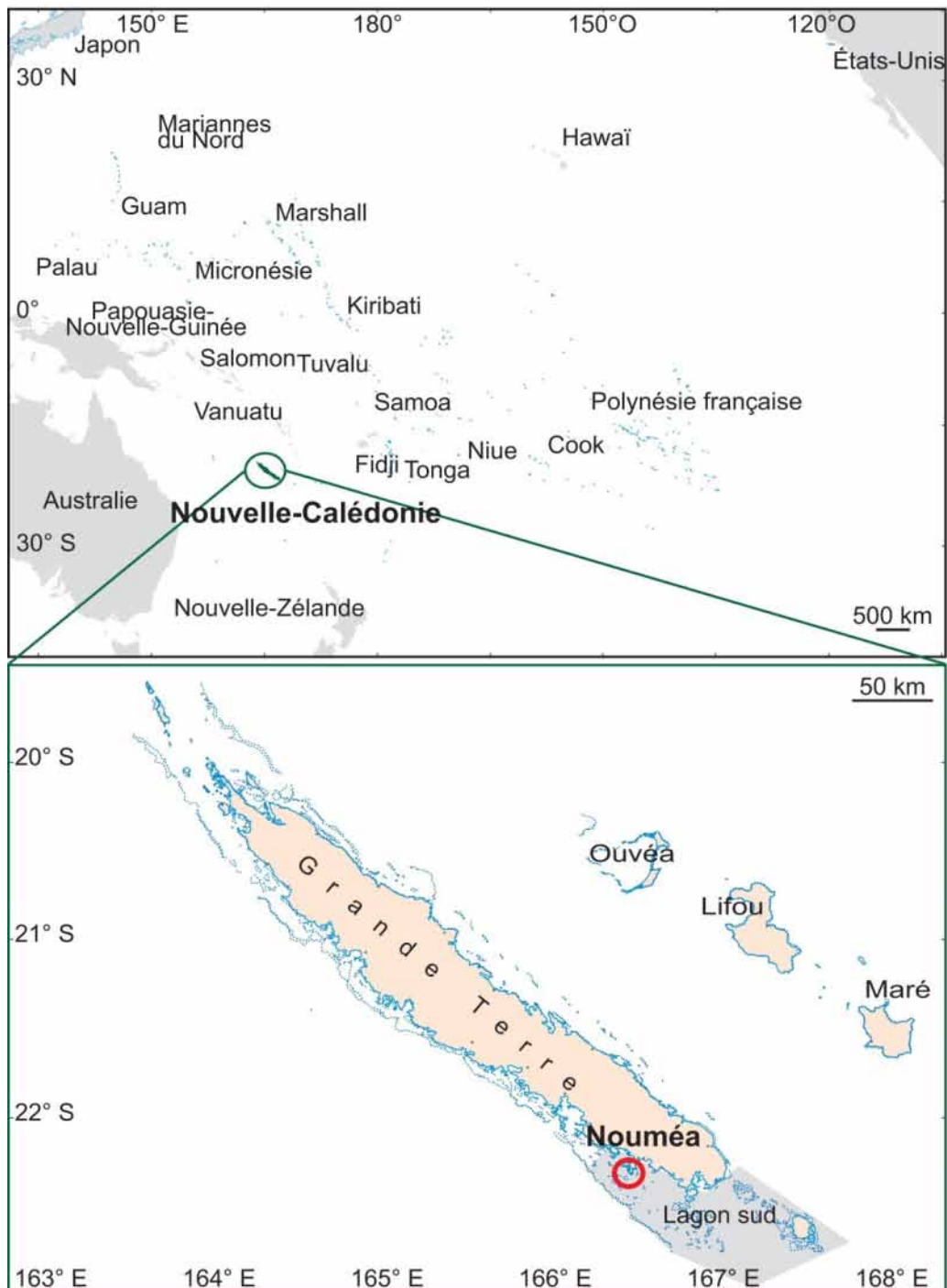


Figure 8 Localisation de la Nouvelle-Calédonie dans le Pacifique Sud et du site d'étude dans le lagon sud de la Nouvelle-Calédonie (cercle rouge ; voir aussi la Figure 10 pour plus de détails).

L'étude de la dynamique du processus de dissolution biogénique des carbonates récifaux a été réalisée dans l'archipel de Nouvelle-Calédonie situé dans le Pacifique Sud-Ouest (lat. 22°31'S, long. 166°43'E, Figure 8), et plus précisément dans le lagon sud de la plus grande des îles, 'Grande terre' (Figure 8). Cette île est entourée de la plus grande barrière de corail continue au monde (1600 km de long), délimitant un large lagon découpé en plusieurs zones géographiques (Bonvallet et al. 2012).

La Nouvelle-Calédonie abrite le deuxième plus grand récif corallien au monde après la Grande Barrière de Corail en Australie, avec une surface de 4537 km² (Andréfouët et al. 2009). Plus de 60% des récifs calédoniens sont inscrits au patrimoine mondial de l'UNESCO depuis 2008 (Figure 9) du fait de leur beauté, de leur état de préservation et de leur biodiversité. Malgré ces attraits il est intéressant de noter que peu d'études ont concerné à ce jour la santé de ces récifs (Work et al. 2014, Aeby et al. *in press*) et aucune n'a porté sur le cycle des carbonates et la bioérosion récifale.

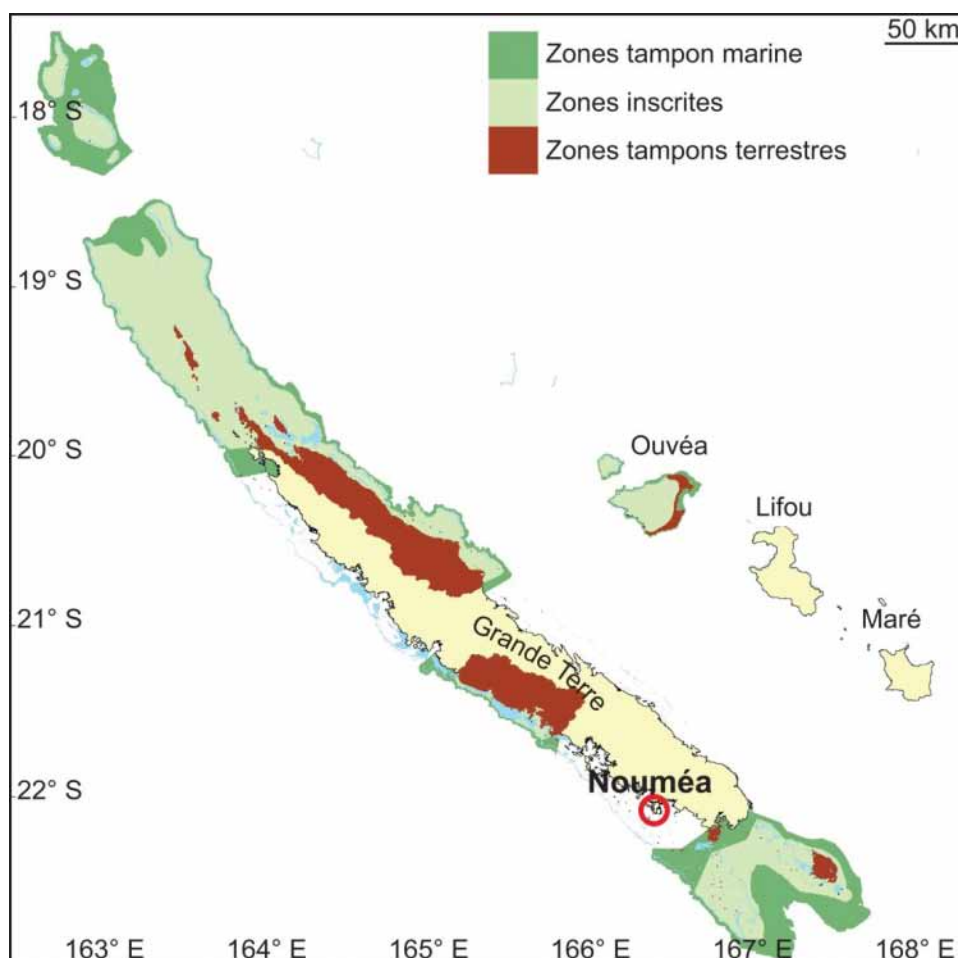


Figure 9 Les zones lagunaires de Nouvelle-Calédonie protégées et inscrites au patrimoine mondial de l'UNESCO (source : whc.unesco.org/fr).

2.1.2 Le climat Néo-Calédonien

Du fait de sa proximité avec le tropique du Capricorne, le climat de la Nouvelle-Calédonie est considéré comme semi-tropical (Grenz et al. 2013). Ce climat est caractérisé par l'alternance de deux saisons marquées: une saison fraîche présentant des pluies occasionnelles de mai à octobre (hiver austral) et une saison chaude caractérisée par des pluies fréquentes et des cyclones (1,5 cyclone par an en moyenne, Grenz et al. 2013) de novembre à avril (été austral). La Nouvelle-Calédonie est sous l'influence de vents provenant principalement du Sud-Est et en direction de l'Ouest avec une variabilité saisonnière marquée. De octobre à mai les vents d'Est sont plutôt faibles ($\sim 7 \text{ m s}^{-1}$) ; puis de juin à septembre l'orientation des vents peut varier et ils sont plus forts (Ouillon et al. 2005, Ouillon et al. 2010).

La Nouvelle-Calédonie est également sous influence d'ENSO (El Niño Southern Oscillation). Ce phénomène climatique impacte l'ensemble du Pacifique équatorial mais a également des répercussions globales qui affecte le régime des vents, la température océanique et les précipitations. Dans le cas de la Nouvelle-Calédonie, lors d'une anomalie de ce phénomène appelée période d'El Niño (périodicité de 2-7 ans) on observe une forte augmentation des vents, et une diminution franche des températures océaniques et des précipitations (Delcroix and Hénin 1997, Ouillon et al. 2010, Ganachaud et al. 2011). Durant la période d'expérimentation, de 2009 à 2013, six cyclones ont touché la Nouvelle-Calédonie (source : Météo France) mais seul le cyclone Vania de Janvier 2011 a causé des dégâts significatifs dans le lagon sud de la Nouvelle Calédonie.

2.1.3 L'île aux Canards et son récif

2.1.3.1 La localisation de la zone d'étude et son contexte

Cette étude a été réalisée au niveau du récif de l'île aux Canards situé dans le lagon sud de l'île Grande Terre (lat. $22^{\circ}18'46''\text{S}$, long. $166^{\circ}23'03''\text{E}$, Figure 10). L'île aux Canards est localisée en face de l'Anse Vata de la ville de Nouméa, principale ville calédonienne qui compte environ 100 000 habitants (source : site web de la ville de Nouméa). Ce site a été choisi car il est sous influence anthropique (nombreux touristes visitant le sentier marin et effluents de la ville arrivant de part et d'autre de l'Anse Vata) et se trouve à seulement 5-10 minutes en bateau du Centre IRD de Nouméa

et donc du laboratoire facilitant la collecte, les suivis environnementaux et la préservation des échantillons. En outre, le site d'étude choisi se trouve au niveau d'un sentier marin géré par une association œuvrant pour la protection des récifs coralliens (CIE : Centre d'Initiation à l'Environnement de Nouvelle-Calédonie). De ce fait, le récif étudié est bien développé et en relative bonne santé. Pour limiter le potentiel impact direct des touristes sur l'expérience, le récif situé au niveau de la bouée 4 du sentier marin, à quelques dizaines de mètres de la plage et dans 3-4 m d'eau a été sélectionné.

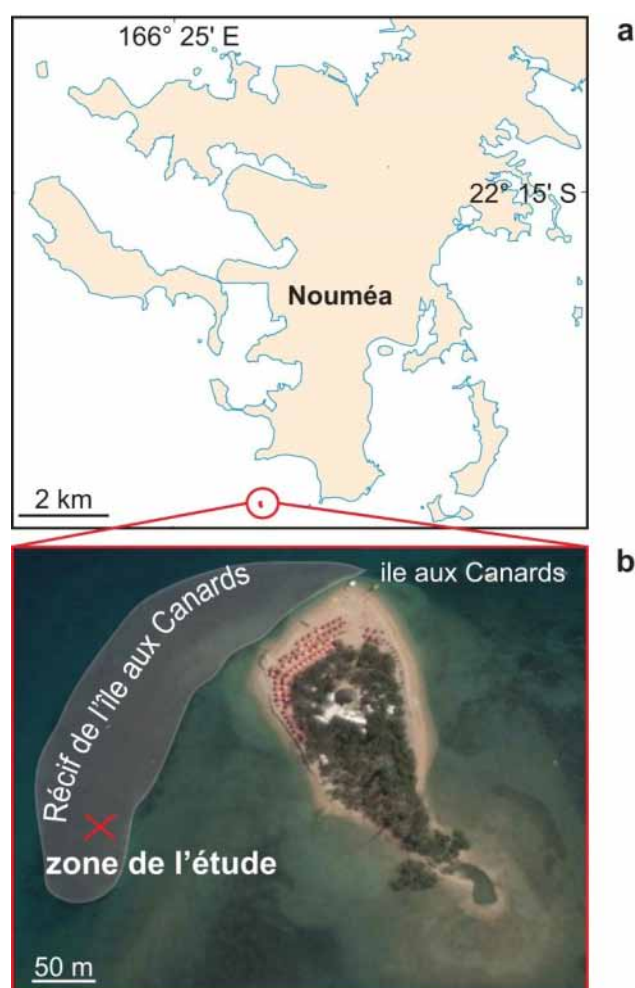


Figure 10 La zone d'étude située à environ 1 km de Nouméa (a) au sein du récif de l'île aux Canards (b).

En outre, le récif de l'île aux Canards est classé sous la catégorie « aire de gestion durable des ressources » dans laquelle aucune pêche n'est autorisée (source : agence des aires marines protégées). Grâce à son statut d'AMP, le récif est en bon état malgré l'activité touristique de l'île qui génère plus de 30 000 visites annuelles (Bunce 2013) et sa proximité avec Nouméa. Ainsi, un

recensement de la biodiversité corallienne ainsi que des oursins et des éponges a été réalisé le long de trois transects de 20 m de long (méthode Line-Intercept Transect) en mars 2013 par Grégory Lasne (BIOCENOSE MARINE SARL) et Aline Tribollet. Cette étude a révélé un couvert corallien important (environ 60% de la surface étudiée) composé principalement de coraux branchus du genre *Acropora*. Des coraux massifs tels que des colonies de *Porites* sp. ont également été observés en abondance.

2.1.3.2 Hydrologie du site

Le récif de l'île aux Canards est un récif peu profond (3-6 m) et fortement influencé par la marée (~1,5 m de marnage). Le site est situé dans une zone à fort courant marin (jusqu'à plus de $0,5 \text{ m s}^{-1}$, observations personnelles). Ce courant résulte de la force de la marée combinée à la circulation générale dans le lagon Sud-Ouest et à la géomorphologie de l'île (Figure 11).

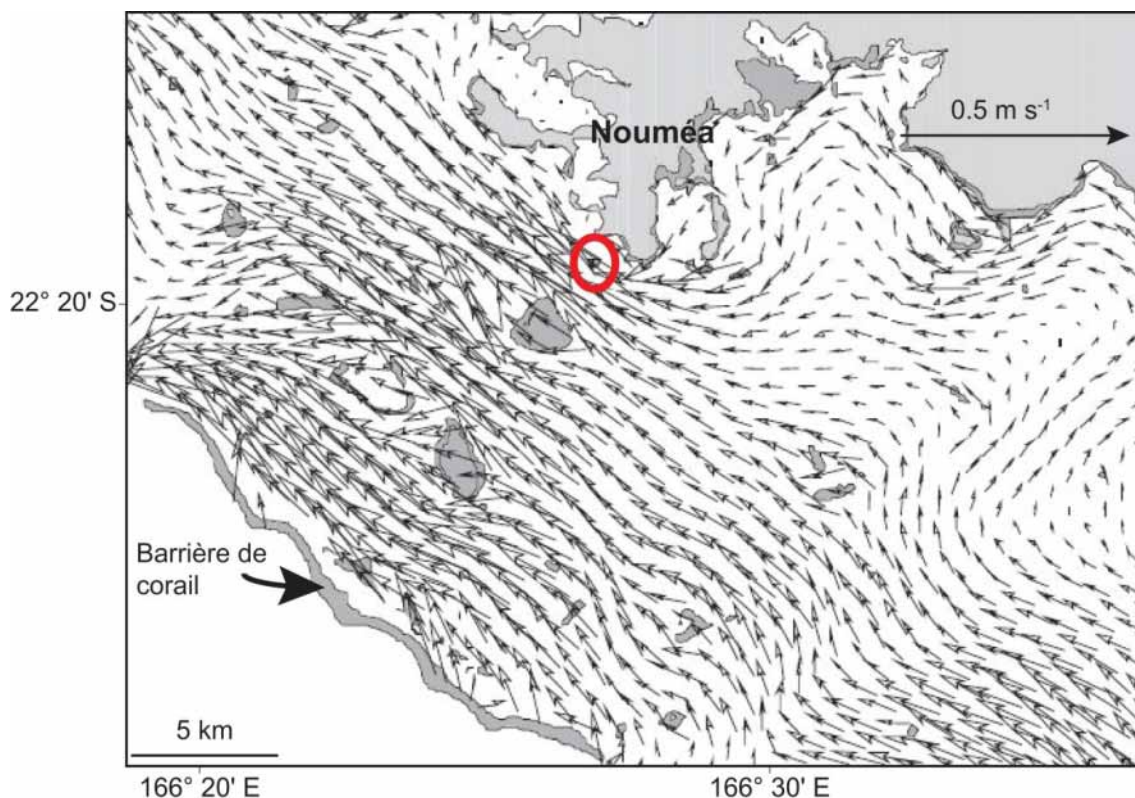


Figure 11 Courants moyens observés dans le lagon sud-ouest de Nouvelle-Calédonie. L'île aux Canards est indiquée par le cercle rouge. Adaptée d'après Ouillon et al. (2010).

Le courant principal observé dans le lagon sud-ouest de Grande Terre (Figure 12) amène une masse d'eau océanique oligotrophe par le canal de la Havannah via la passe/récif de Merlet au sud-est du lagon. Cette masse d'eau s'enrichit en matière organique et en nutriments au cours de son passage le long des côtes et en particulier au niveau de l'estuaire de la rivière « La Coulée » puis dans la baie de Sainte-Marie (Ouillon et al. 2010). Cette baie est régulièrement polluée par des débordements des stations d'épurations de la ville de Nouméa.

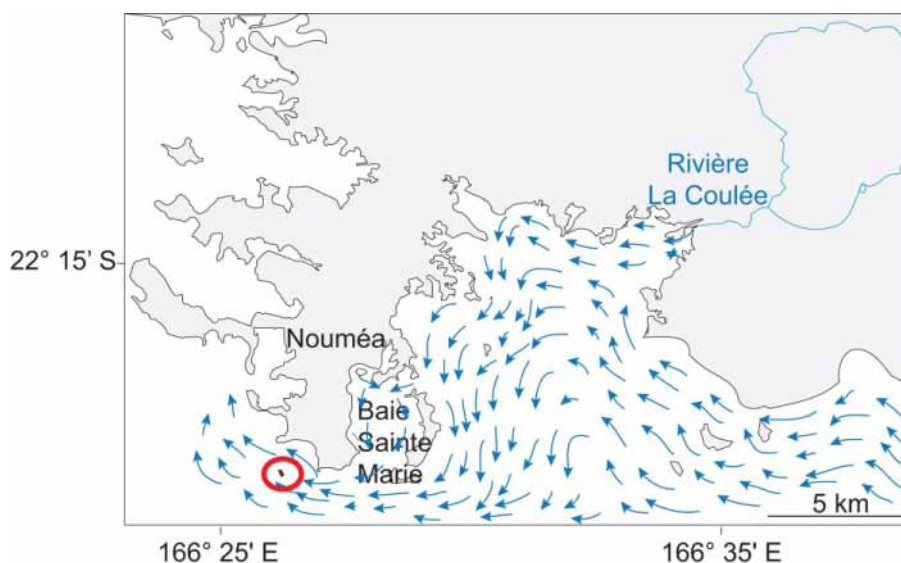


Figure 12 Origines des masses d'eaux impactant le site d'étude (cercle rouge) à l'île aux Canards. Adaptée d'après Ouillon et al. 2010.

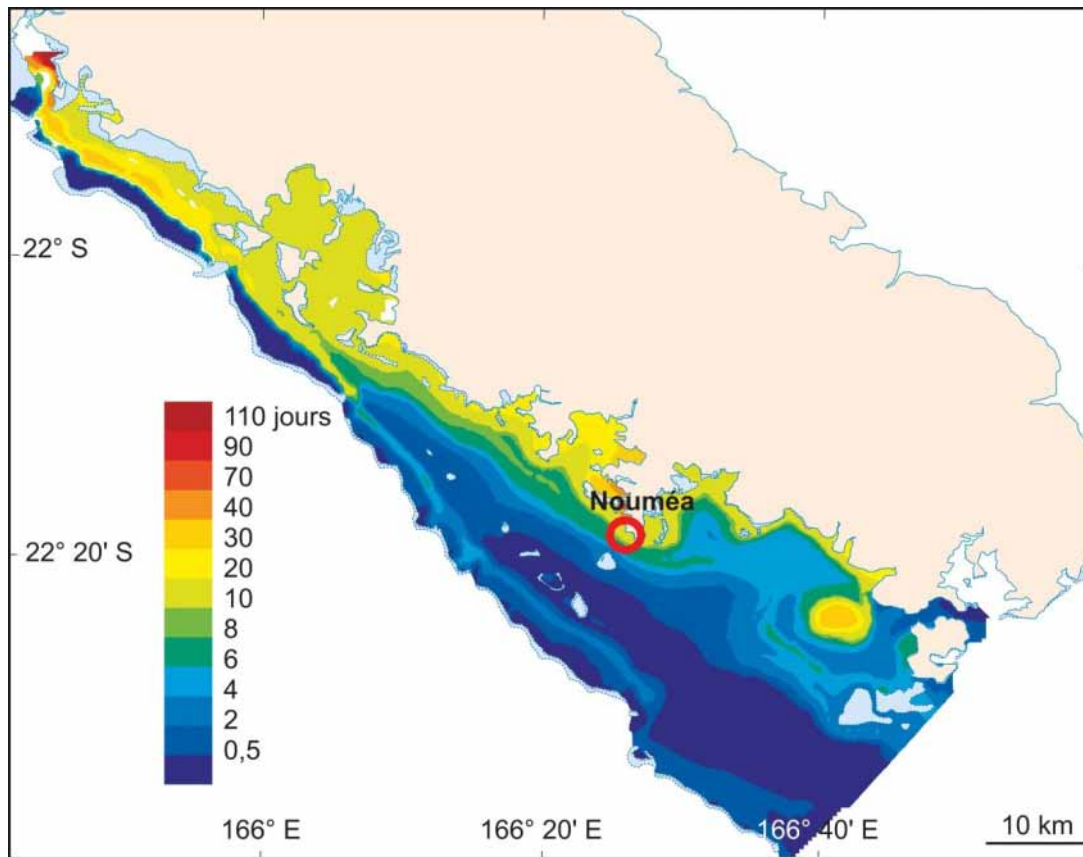


Figure 13 Temps de renouvellement des eaux dans le lagon Sud de la Nouvelle-Calédonie à partir d'observations réalisées par l'IRD entre 1988 et 2006. D'après Bonvallot et al. (2012).

Le courant existant dans le lagon permet un renouvellement rapide des eaux (temps de résidence ~ 10 jours ; Figure 13 ; Migon et al. (2007), Ouillon et al. (2010)). La circulation des eaux et le courant principal du lagon sud entraînent régulièrement une remise en suspension des sédiments carbonatés et de la matière organique accumulés au niveau du récif étudié, générant une turbidité importante (visibilité souvent inférieure à 5 m, observations personnelles).

2.2 Plan de l'expérience

Afin d'étudier la dynamique temporelle des communautés microperforantes et des taux de dissolution biogénique des carbonates associés, des blocs constitués de squelette corallien provenant

d'un corail massif du genre *Porites* ont été exposés à la colonisation par les micro-organismes perforants sur le récif de l'Île aux Canards de fin 2009 à mi-2013. *Porites* sp a été utilisé car ce genre corallien domine ou est très abondant dans les récifs coralliens (Hopley 2011) et a été employé de nombreuses fois dans des études portant sur la bioérosion récifale (Kiene and Hutchings 1994, Chazottes et al. 1995, Pari et al. 1998, Edinger et al. 2000, Schoenberg 2001, Chazottes et al. 2002, Tribollet and Golubic 2005, Tribollet 2008b ; Tribollet et al. 2009). Ainsi les résultats obtenus dans le cadre de cette étude peuvent être comparés à ceux de la littérature. En outre, les colonies massives de *Porites* sp. peuvent atteindre plusieurs mètres de diamètre, ce qui permet de découper facilement des blocs de dimension constante et dépourvus de toute trace de bioérosion initiale.

2.2.1 Fabrication des blocs expérimentaux

2.2.1.1 Prélèvement d'une colonie corallienne vivante

L'étude présentée ici a été entièrement réalisée avec une seule colonie massive de *Porites* sp. d'environ 80 cm de diamètre, prélevée sur la pente externe de la barrière de corail de la Nouvelle-Calédonie (lat. 22°10'17''S, long. 166°5'57''E). Ainsi il n'y a pas de biais dû à des différences de densité de squelette. La colonie sélectionnée était en bonne santé et ne présentait aucune trace apparente de macrobioérosion ou de broutage.

2.2.1.2 Découpe de la colonie corallienne

Ce corail a d'abord été découpé longitudinalement en tranches d'environ 8 cm d'épaisseur parallèlement à l'axe principal de croissance de la colonie grâce à une scie lapidaire (Figure 14). Cette découpe a révélé quelques traces de macrobioérosion et de diagénèse à la base de la colonie (c.a.d. au niveau du substrat de fixation). Ces zones ont été évitées pour la découpe des blocs expérimentaux (720 blocs, ~2 cm x 2 cm x 2 cm, Figure 14). Les quelques centimètres de squelette situés sous les tissus vivants ont également été évités. En effet, il est connu que les microperforants vivants forment une bande verte de quelques millimètres d'épaisseur sous la surface des tissus coralliens de colonies massives du genre *Porites* (Le Campion-Alsumard et al. 1995a). Afin donc

d'éviter toute microbioérosion initiale significative, cette zone de la colonie a été évitée. Lors de la découpe des blocs selon l'axe de croissance central à la colonie corallienne, l'orientation a été préservée afin que la face supérieure de tous les blocs (orientée vers les tissus coralliens) soit exposée à la lumière en milieu naturel. Il est possible toutefois que la lumière ait moins pénétré à l'intérieur de certains blocs du fait de l'inclinaison des pores du squelette corallien. En effet, les blocs découpés au centre de la colonie corallienne, en plein dans l'axe central de croissance, présentaient des pores verticaux, pouvant permettre la pénétration de la lumière en profondeur dans le corail. En revanche, les blocs découpés de part et d'autre de l'axe central de croissance de la colonie, présentaient des pores inclinés limitant un peu la pénétration de la lumière dans le squelette corallien. Ce biais peut potentiellement influencer la pénétration des filaments microperforants dans les squelettes coralliens. Pour le limiter au maximum, l'expérience *in situ* a été réalisée à faible profondeur bathymétrique pour mettre une forte exposition des blocs à la lumière, et les blocs ont été répartis de manière totalement aléatoire sur les grilles fixées au récif.

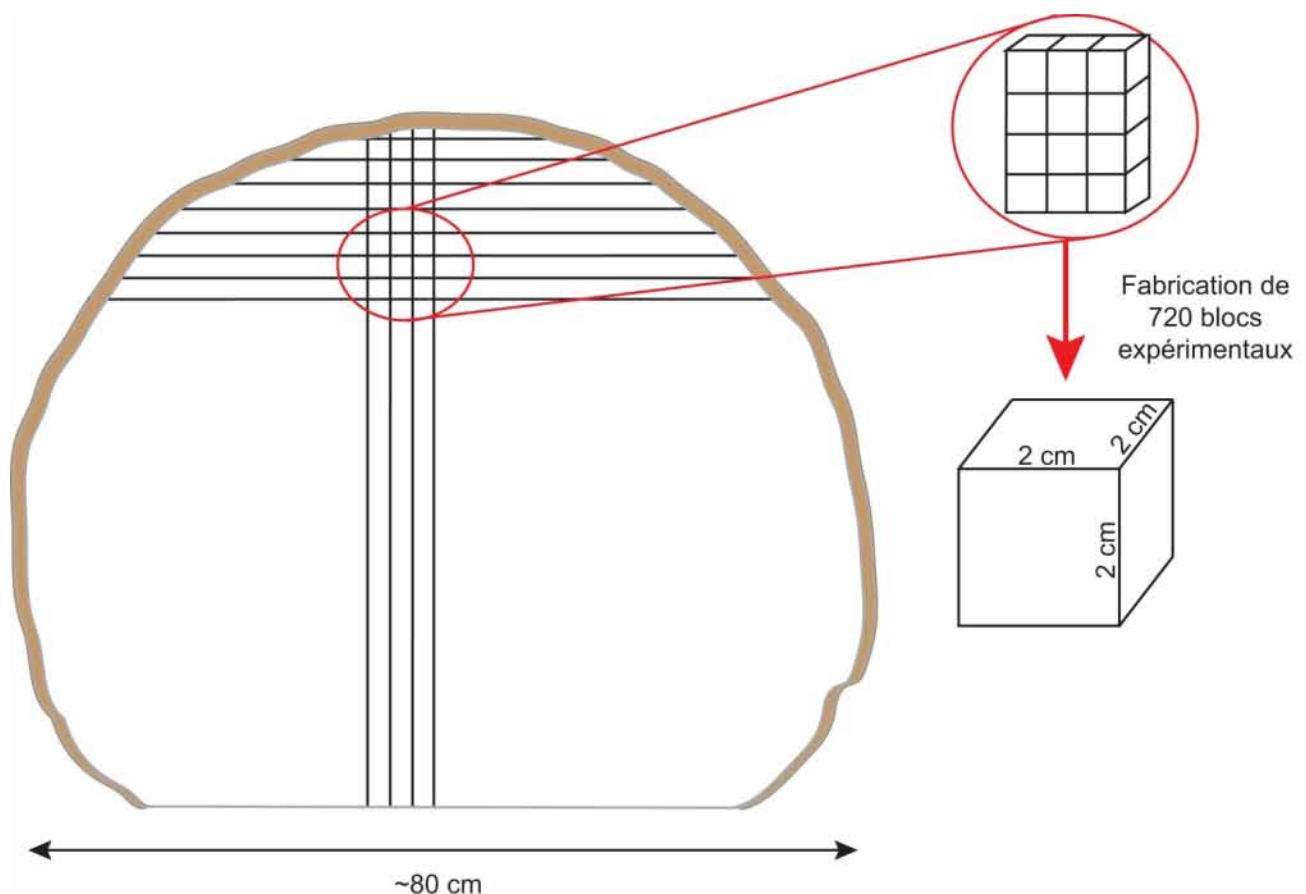


Figure 14 Découpe des blocs expérimentaux dans une tranche (coupe longitudinale) d'une colonie de *Porites* sp.. Au total 720 blocs ont été obtenus.

2.2.1.3 Nettoyage des blocs

Avant exposition en milieu naturel, et afin d'éliminer toute trace de matière organique pouvant influencer la croissance des microbioérotteurs, les blocs ont subi un bain d'hypochlorite de sodium non dilué durant 10 jours, puis ils ont été rincés abondamment à l'eau claire et séchés à l'air.

2.2.2 Installation des blocs sur des grilles à l'île aux Canards

Les blocs ont ensuite été fixés sur des supports en plastique avec une résine résistante à l'eau (Epcon C8 Extreme). Ce support a permis l'installation des blocs sur des grilles inoxydables en aluminium d'un mètre carré à l'aide de câbles plastiques (Figure 15).

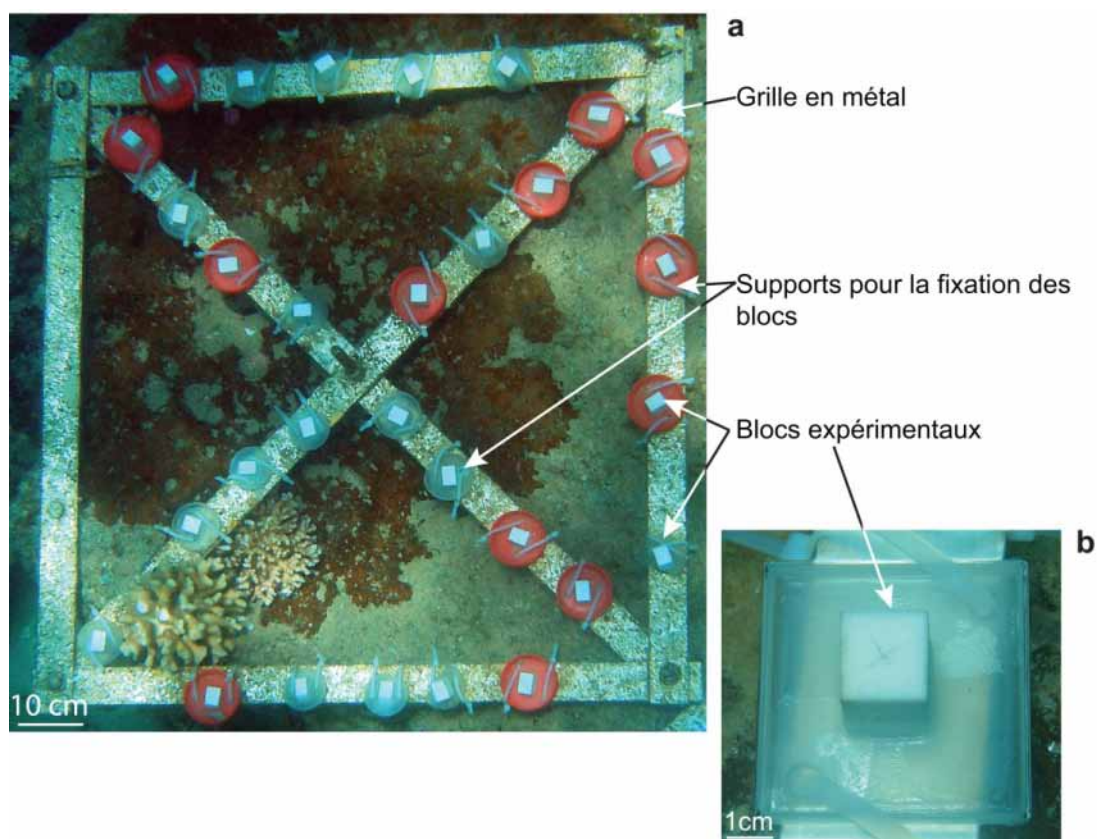


Figure 15 Exemple d'une des quatre grilles fixées sur du substrat mort à environ 3 m de profondeur à l'île aux Canards (a). Sur cette grille sont fixés 30 blocs expérimentaux (b).

Quatre grilles, nommées A, B, C et D, ont donc été installées à l'île aux Canards à environ 3-4 m de profondeur (Figure 15). Les grilles étaient espacées d'environ 2 - 3 m pour éviter qu'elles ne soient soumises à des conditions environnementales différentes, limitant ainsi la variabilité inter-grilles des paramètres biologiques mesurés.

2.2.3 Exposition et collecte des blocs

Les premiers blocs des grilles A et B ont été fixés au récif à la saison chaude, en décembre 2009. Ensuite un nouveau set de blocs a été installé à la saison fraîche, en juillet 2010, sur les grilles C et D. A chaque fois, sur chacune des grilles, trente blocs ont été installés (Figure 15). Les blocs étaient exposés à la colonisation durant 1 à 12 mois (collecte mensuelle aléatoire de 5 blocs ; Figure 16). Tous les mois de décembre et de juillet entre fin 2009 et mi-2013, de nouveaux sets de blocs (n = 60 par saison) étaient installés. Ce design expérimental a permis d'étudier la variabilité saisonnière et inter-annuelle du recrutement, de l'installation et des successions de communautés microperforantes, de même que des taux de dissolution biogénique. Le tableau 1 présente les 3 séries d'été (saison chaude ; S1, S2 et S3) et les trois séries d'hiver (saison fraîche ; W1, W2 et W3) étudiées dans le cadre de mon projet de thèse.

Tableau 1 Présentation des six séries temporelles étudiées.

Séries temporelles	Dénomination
	Décembre 2009 – Décembre 2010
Eté	Décembre 2010 – Décembre 2011
	Décembre 2011 – Décembre 2012
	Juillet 2010 – Juillet 2011
Hiver	Juillet 2011 – Juillet 2012
	Juillet 2012 – Juillet 2013

Sur les cinq blocs collectés mensuellement, seuls trois ont servi à l'étude de la dynamique de la dissolution biogénique des carbonates récifaux (n total = 156). Juste après collecte, les blocs ont été préservés dans du formaldéhyde (3%) tamponné à l'eau de mer et au borax, en attendant d'être envoyés au laboratoire LOCEAN (Bondy) puis analysés (Figure 16). Du fait du temps imparti à la thèse et nécessaire pour analyser chaque échantillon seuls les blocs collectés durant les six premiers mois de chaque série temporelle ainsi que ceux récoltés après 9 et 12 mois d'exposition ont été étudiés. Ce choix d'échantillonnage est basé sur les études précédentes (Le Campion-Alsumard 1975, Chazottes et al. 1995) montrant que la colonisation des substrats carbonatés par les espèces pionnières microperforantes a été réalisée au cours des premiers mois. L'observation d'échantillons dans les six premiers mois de colonisation permet de suivre l'installation et les successions précoces des différentes espèces microperforantes. De plus, l'observation de blocs exposés durant 12 mois permet une comparaison des communautés et des taux de dissolutions avec ceux donnés dans la littérature (Chazottes et al. 1995, Chazottes et al. 2002, Tribollet et al. 2002, Tribollet and Golubic 2005, Tribollet 2008a, Tribollet et al. 2009). Dans le but d'avoir un point intermédiaire entre les six premiers mois de colonisation et 12 mois, les blocs exposés 9 mois à la colonisation ont également été analysés. Enfin, les blocs exposés entre 1 et 12 mois de la série d'été 2011 ont tous été étudiés afin d'observer la dynamique complète des successions de communautés microperforantes et des taux de dissolution biogénique sur un an. Afin de compléter des résultats incomplets concernant les successions de communautés microperforants démarrant en hiver, des blocs exposés 7 et 8 mois à la colonisation par les microperforants durant la série d'hiver 2012-2013 ont également été observés.

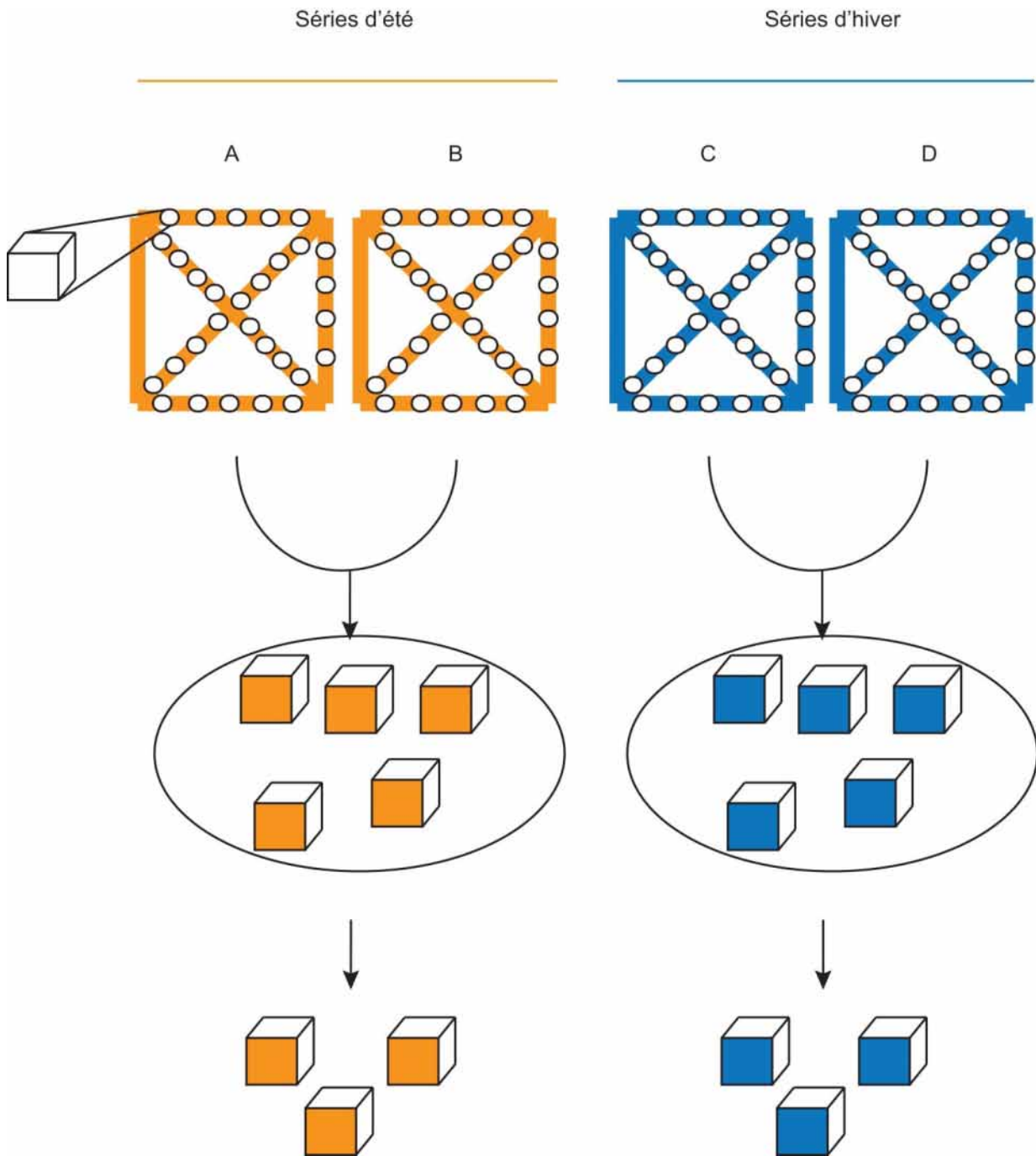


Figure 16 Stratégie de prélèvements des blocs pour les séries d'été (orange) et les séries d'hiver (bleu) : Chaque mois, durant 1 an, 5 blocs parmi les 60 sont prélevés au hasard puis 3 blocs parmi les 5 sont choisis au hasard pour analyse.

2.3 Préparation et analyse des blocs de corail

Dans le but de caractériser les espèces microperforantes présentes qui se sont installées sur les blocs au cours du temps, leur succession temporelle ainsi que les taux de dissolution biogénique associés j'ai déterminé les variables biologiques suivantes à l'aide de diverses méthodes décrites ci-après: la diversité des espèces microperforantes et leur abondance relative dans les communautés, la surface bioérodée par les filaments microperforants à la surface supérieure des blocs, leur profondeur de pénétration dans les substrats, et les taux de dissolution biogénique des carbonates. Le type de couvert épilithique et l'intensité de l'érosion externe (ici le broutage) au niveau des faces supérieures des blocs expérimentaux ont également été déterminés.

2.3.2 Détermination du couvert épilithique et du broutage sur les blocs

Avant d'étudier les communautés microperforantes dans les blocs de corail et donc de les découper, le pourcentage d'abondance relatif de chaque grands groupes d'épilithes et les taux de broutage (bioérosion externe) ont été estimés en microscopie optique.

Après rinçage à l'eau des blocs pour éliminer le formaldéhyde, les faces supérieures des blocs ont été observées à la loupe binoculaire (Wild M3C, Leica) équipée d'un appareil photographique (Camera Digital D5100 avec un objectif AF-S Micro Nikkor 60 mm, Nikon). Grâce à cet appareil toute la face supérieure des blocs a été photographiée. A partir de ces photos, cinq types/groupes de couverts épilithiques ont été déterminés :

- Substrat nu : aucun épilithe n'a été observé à la surface du bloc,
- « Turfs » éparses : filaments courts et rares de cyanobactéries et d'algues formant un biofilm de quelques millimètres en patch à la surface de l'échantillon,
- « Turfs » courts : filaments courts mais abondants de cyanobactéries et de microalgues formant comme un tapis de quelques mm d'épaisseur à la surface des blocs,

- Algues corallines : des thalles d'algues calcaires encroûtantes de quelques mm d'épaisseur maximum ont été observés,
- Macroalgues : présence d'algues non calcifiées à la surface des blocs (souvent à l'état juvénile)

A l'aide d'un quadrat placé dans l'objectif de la loupe binoculaire (0,5 cm x 0,5 cm, Figure 17), le pourcentage d'abondance relative de chaque groupe épilithique a été déterminé. Dans chaque quadrat pour un type d'épilithe déterminé un rang a été attribué (ex : rang 2, <10%, Tableau 2). Ce rang est associé à un intervalle de pourcentage. Le pourcentage relatif de chaque type de couvert épilithique sur un bloc a ensuite été calculé en faisant la moyenne des médianes mesurées sur tous les quadrats de ce bloc (Tableau 2). Ces mesures ont été réalisées sur trois blocs pour chaque temps d'exposition étudié (Tableau 3). La moyenne par temps d'exposition et l'intervalle de confiance à 95% ont été alors calculés.

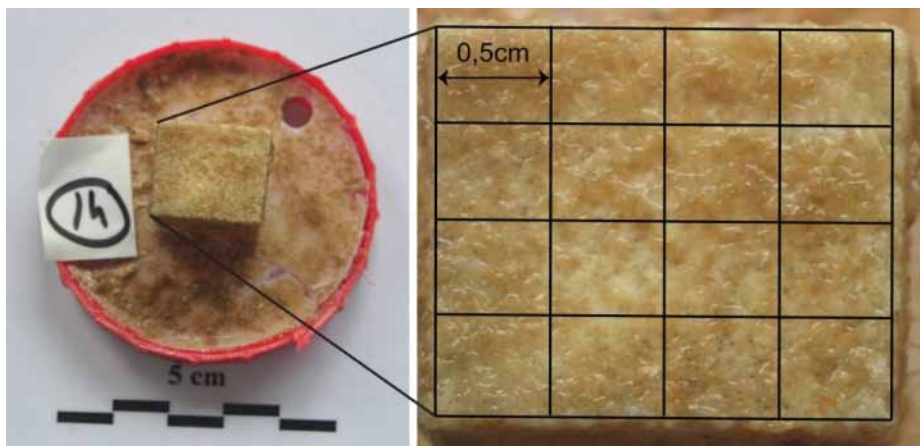


Figure 17 Détermination du couvert épilithique sur le squelette corallien. a – exemple de la face supérieure d'un bloc colonisé durant 2 mois, b – Plan rapproché de la face supérieure du bloc et représentation des quadrats utilisés pour déterminer le pourcentage de couvert épilithique total (tous groupes confondus).

Tableau 2 Détermination des abondances relative des épilithes et des microperforants: Rang, intervalle (en %) et médiane (en %) correspondants.

Rang	Intervalle (%)	Médiane (%)
1	0	0
2	<10	5
3	10-25	17,5
4	25-50	37,5
5	50-75	62,5
6	>75	87.5

2.3.3 Découpe des blocs en trois sous-échantillons

Une fois l'étude du couvert épilithique réalisée, les trois blocs collectés par mois ont été découpés pour obtenir trois sous-échantillons à l'aide d'une scie type « Dremel » muni d'un disque de tronçonnage diamanté (Figure 18). Un des trois sous-échantillons a été conservé dans de l'éthanol à 70% pour d'éventuelles analyses ultérieures. Pour des raisons pratiques et de matériels disponibles les blocs ont été traités par lot de 24 échantillons au maximum.

2.3.4 Traitement des premiers sous-échantillons

Des lames minces ont été réalisées à partir du premier sous-échantillon de chaque bloc (156 au total). Ces lames minces ont permis à la fois de déterminer le taux de broutage, la diversité des microperforants, l'abondance relative de chaque espèce microperforante dans les communautés étudiées ainsi que les profondeurs de pénétration des filaments dans le substrat.

2.3.4.1 Imprégnation en résine

Le premier sous-échantillon (~0,8 cm x 2 cm x 2 cm, Figure 18) a subi deux bains de déshydratation successifs à l'éthanol 50% durant 24 h puis à l'éthanol 95% durant 3 h minimum. Le sous-échantillon a été ensuite recouvert d'une résine époxy (kit Specifix 20, Struers) et placé sous vide durant 1 h (Struers, 600mmHg, CitoVac) afin de faire pénétrer la résine dans les pores du squelette corallien. L'échantillon a ensuite été laissé à polymériser durant trois jours à température ambiante.

2.3.4.2 Découpe et polissage des lames minces

Après polymérisation, le sous-échantillon inclus en résine a été découpé transversalement par rapport à la face supérieure à l'aide d'une scie linéaire (Buehler, IsoMet 5000) équipé d'un disque de tronçonnage en carbure (épaisseur du disque = 0,76 mm). Cinq sections perpendiculaires à la face supérieure de chaque bloc ont ainsi été obtenues, d'une épaisseur d'environ 1 mm. Quatre sections seulement ont été utilisées dans cette étude. Les sections ont ensuite été fixées sur des portes lames en verre avec une résine époxy (kit Araldite, Durcapan). On appellera ici 'lame mince', une section fixée sur un porte-lame.

2.3.4.3 Coloration des lames minces

Après fixation et polymérisation durant 48 h à 60°C, les lames ont été abrasées jusqu'à une épaisseur d'environ 100 µm puis polies afin d'éliminer les rayures induites par l'abrasion jusqu'à une épaisseur de 20-30 µm. Après une décalcification superficielle à l'acide chlorhydrique (HCl <10%) pendant quelques secondes, les lames ont subi une coloration au bleu de Toluidine sur plaque chauffante (à 40°C) pendant 2 min. Le bleu de Toluidine permet de marquer toute trace de matière organique et donc de mieux repérer les filaments microperforants au sein du squelette corallien. Les lames minces ont été ensuite rincées, séchées et recouvertes d'une lamelle en verre fixée à l'aide d'une résine époxy (kit Araldite, Durcapan).

Tableau 3 Nombre de mesures réalisées pour chacun des paramètres étudiés et pour chaque bloc analysé, pour chaque temps d'exposition (soit 3 blocs), pour chaque série d'échantillons (soit 24 ou 36 blocs, selon la série) et pour toutes les séries étudiées (soit 156 blocs au total).

	Bloc	Temps d'exposition	Série d'échantillons	Total des 6 séries
		<i>Soit 3 blocs</i>	<i>Soit 24 ou 36 blocs</i>	<i>Soit 156 blocs</i>
Paramètres mesurés				
Couvert épilithique (%)	1	3	12 – 24	>160
Broutage (kg m ⁻² an ⁻¹)	4	10 – 12	80 – 96	>490
Abondance relative des microperforants (%)	12 – 24	36 – 72	288 – 864	>2 300
Profondeur de pénétration des filaments (mm)	12 – 24	36 – 72	288 – 864	> 2 300
Surface bioérodée (% ou cm ²)	20	60	480 – 720	> 3 000
Paramètre calculé				
Dissolution biogénique (kg m ⁻² an ⁻¹)	240 – 480	2160 – 4320	>17 000	> 90 000

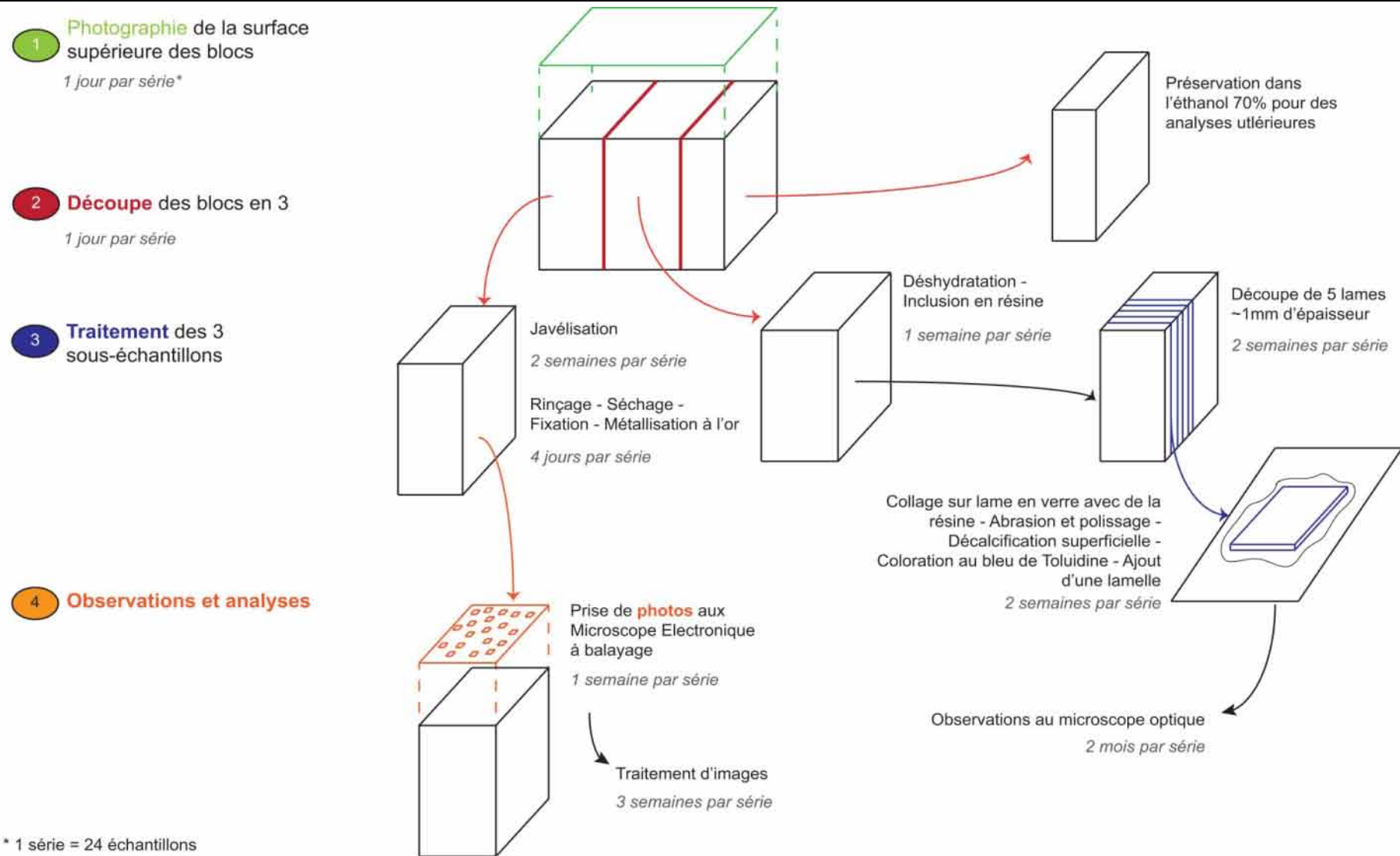


Figure 18 Etapes de traitement des blocs expérimentaux après exposition à la bioérosion et temps nécessaire à l'analyse d'une série de 24 blocs.

2.3.5 Analyse des sous-échantillons 1

2.3.5.1 La pression de broutage

La pression de broutage a été déterminée à partir de photographies de quatre lames minces par bloc (Nikon, Camera Digital D5100 avec un objectif AF-S Micro Nikkor 60 mm). Ces photographies ont permis de mesurer la surface ‘manquante’ au niveau des faces du bloc exposées au processus d’érosion externe, c.a.d. la face supérieure et les faces latérales visibles sur les lames minces (Figure 19). Le broutage n’a lieu qu’à la surface des substrats exposés à la bioérosion. Il est possible toutefois de le confondre avec de l’érosion mécanique (érosion physique due par exemple à l’abrasion par les sédiments remis en suspension) mais nous considérons ici que ce processus est négligeable. Les traces d’érosion à la surface des blocs étaient en effet profondes et caractéristiques du broutage. Connaissant les dimensions initiales des blocs et l’épaisseur de chaque lame mince, il a été possible de calculer le volume érodé par les brouteurs par lame mince. En multipliant ce volume par la densité du squelette corallien, un taux de broutage exprimé en quantité de carbonate de calcium (g ou kg CaCO₃) érodé par mètre carré linéaire de récif, pour un temps d’exposition donné (\pm erreur standard, Tableau 3). Voir équation ci-dessous :

$$\text{Broutage} = \frac{\text{Volume érodé} \times \text{Densité}}{\text{Surface totale du bloc}}$$

En effet, les brouteurs peuvent abraser, voire arracher, des morceaux entiers de blocs du fait de la taille macroscopique de leur appareil buccal (ex : bec pour les poissons perroquets et lanterne d’Aristote pour les oursins). La densité des blocs a été déterminée selon la technique décrite par Bucher et al. (1998). La surface totale du bloc prise en compte dans cette étude correspond à la somme des surfaces des cinq faces du bloc exposée à la bioérosion. La face inférieure des blocs était fixée au support et était donc inexploitable.

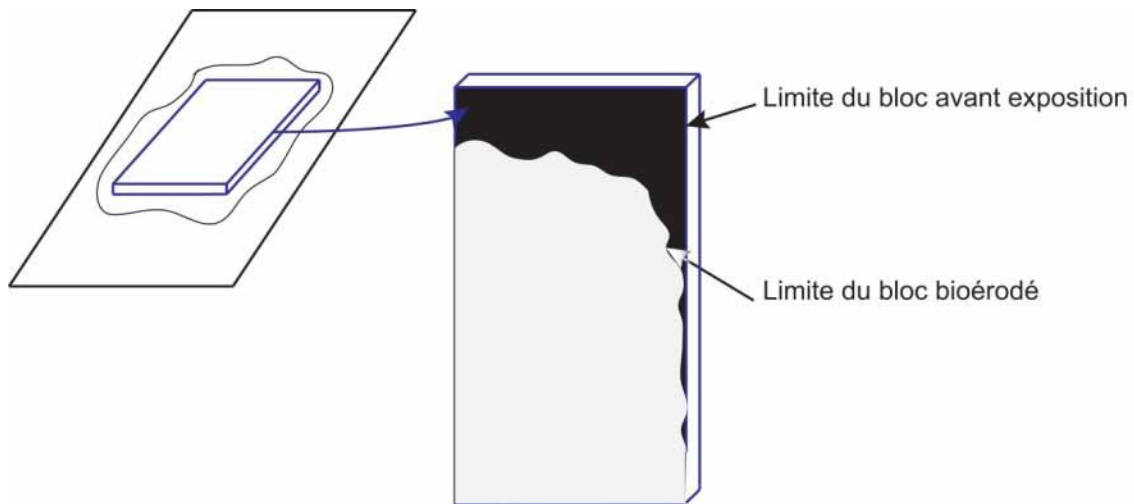


Figure 19 Représentation d'une lame mince et de la quantification du broutage : la zone grise représente la surface après exposition à la bioérosion et la zone noire représente la surface érodée par les brouteurs.

2.3.5.2 Identification des microperforants

La diversité des microperforants a été déterminée à partir de lames minces. Chaque lame mince ($n > 600$ au total) a été observée au microscope optique (Nikon, Eclipse LV100, Plateforme Alyzés) avec un grossissement x200 ou x500 sur toute sa surface. Les filaments des microperforants ont été déterminés morphologiquement grâce à des descriptions précises existant dans la littérature (Bornet and Flahault 1889, Wisshak et al. 2011b). Plusieurs organismes microperforants ont pu être déterminés jusqu'au genre, voire jusqu'à l'espèce. Parmi ces microperforants des cyanophycées, des chlorophycées et des filaments mycéliens ont été observés.

2.3.5.2.1 Cyanophycées

Deux cyanophycées ont été déterminées jusqu'à l'espèce: *Mastigocoleus testarum* et *Leptolyngbya terebrans*.

- *Mastigocoleus testarum* : Cette cyanobactérie de la famille des Hapalosiphonaceae et de l'ordre des Nostocales (Figure 20) présente des filaments isodiamétriques. Le diamètre moyen des filaments est de 5 μm . Les cellules sont faciles à observer avec une paroi épaisse, et sont entourées d'une gaine.

Les filaments présentent une forme incurvée en forme de « club de golf » et peuvent être ramifiés. Ils présentent aussi en position terminale ou latérale des hétérocystes, c.a.d. des cellules capables de fixer l'azote moléculaire (N₂).

- *Leptolyngbya terebrans* : Cette espèce de la famille des Leptolyngbyaceae et de l'ordre des Synechococcales (Figure 20) est plus connue sous le nom de *Plectonema terebrans* (nom taxonomique synonyme) qui est rattachée à l'ordre des Oscillatoriales. La position de cette cynaobactérie perforante dans l'arbre phylogénétique reste débattue. Ici nous l'appellerons *P. terebrans* car elle a toujours été rapportée sous ce nom dans les études précédentes portant sur la bioérosion récifale. Ses filaments sont isodiamétriques avec un diamètre ne dépassant pas 1-2 µm. Ils ne présentent aucune ramification et les cellules allongées sont bien distinctes. Néanmoins il n'est pas toujours possible de les distinguer au microscope optique du fait de la qualité des lames minces plus ou moins bonne et de l'abondance des filaments or c'est ce qui différencie *P. terebrans* des fines ramifications d'*Ostreobium* sp. et des filaments mycéliens.

2.3.5.2.2 Chlorophycées

Trois genres de chlorophycées ont été déterminées : *Phaeophila* sp., *Eugomontia* sp. et *Ostreobium* sp.. D'autres filaments chlorophycées ont été observés mais n'ont pas pu être classés dans un genre, ils sont classés comme « chlorophycées indéterminées ».

- *Phaeophila* sp. : Cette chlorophycée perforante, de la famille des Phaeophilaceae et de l'ordre des Ulvales (Figure 20) se caractérise par des filaments ramifiés dont les cellules sont allongées ou en forme de 'sacs' (20 µm de long par 10 µm de large en moyenne ; observ. pers.) ou en forme de sacs desquels partent de fins filaments, appelés rhizoïdes, pour maintenir la connexion avec l'environnement extérieur.

- *Eugomontia* sp. Cette chlorophycée de la famille des Gomontiaceae et de l'ordre des Ulotrichales (Figure 20) présente des filaments ramifiés de manière aléatoire et organisés en forme « d'étoile ». Les cellules sont parfois de forme comparable à celles de *Phaeophila* sp., c.a.d. cylindriques et

légèrement allongées. Néanmoins les filaments ne possèdent pas de rhizoïdes et leur diamètre est généralement supérieur à celui des filaments de *Phaeophila* ($> 20 \mu\text{m}$).

- *Ostreobium* sp. : La chlorophycée du genre *Ostreobium* appartient à la famille des Ostreobiaceae et l'ordre des Bryopsydales (Figure 20). C'est une algue siphonale, c.a.d. que ses filaments ne présentent pas de parois cellulaires (ou parfois des fausses parois) comme les autres chlorophycées filamenteuses perforantes. Les filaments sont polymorphes et fortement ramifiés conférant au genre le terme de « bois de cerf ». Le diamètre des filaments est généralement compris entre $1 \mu\text{m}$ et $10 \mu\text{m}$.

- Chlorophycées indéterminées : Un certain nombre de filaments observés n'ont pas pu être déterminés au-delà du phylum Chlorophyta (chlorophycée). Ils présentaient des filaments avec parois cellulaires d'un diamètre généralement supérieur à $20 \mu\text{m}$. Les filaments étaient difficiles à identifier car souvent, seule une petite partie était visible au microscope, juste sous la surface des substrats étudiés. Néanmoins la présence de nucléus et de nombreux chloroplastes a permis de les différencier des filaments cyanobactériens.

Sachant que les filaments fins connectés aux sacs de *Phaeophila* n'étaient pas toujours visibles et que les cellules cylindriques de *Phaeophila*, d'*Eugomontia* et des chlorophycées indéterminées pouvaient parfois être confondus, j'ai fait le choix de regrouper toutes ces chlorophycées dans une catégorie « chlorophycées autres qu'*Ostreobium* ».

2.3.5.2.3 Filaments mycéliens

Les organismes mycéliens se présentent généralement sous la forme de filaments fins isodiamétriques d'environ $1 \mu\text{m}$ de diamètre. Ces filaments ne présentent pas de cellules, ni de chloroplastes, et peuvent être ramifiés orthogonalement. Ce qui distingue tout particulièrement les filaments mycéliens des filaments de *P. terebrans* et d'*Ostreobium*, se sont les organes reproducteurs qui se présentent sous la forme de sacs ou d'un renflement du filament. Il existe un nombre inconnu d'espèces de filaments mycéliens perforants (Golubic et al. 2005). Seules quelques espèces sont généralement identifiées et ont été décrites par (Radtke and Golubic 2005) et (Wisshak et al. 2011a).

Les filaments mycéliens ainsi que ceux de *Plectonema terebrans* ont été regroupés sous le terme « filaments fins » car il n'a pas toujours été possible d'observer les cellules de *P. terebrans* et les organes reproducteurs des filaments mycéliens. En revanche, il était plus aisé de reconnaître les filaments fins d'*Ostreobium* car connectés à des filaments de diamètre plus importants et polymorphes avec présence de chloroplastes.

2.3.5.3 Abondance relative des microperforants

Après avoir effectué la détermination morphologique des microperforants, l'abondance relative des différentes espèces dans les communautés a été estimée grâce à l'observation des lames minces en microscopie optique à un grossissement x200 (n > 600 au total). Sur chaque lame mince, 4 à 8 transects (selon la surface de lame disponible après le polissage) ont été étudiés à partir de la surface et jusqu'à 4 mm de profondeur, où seuls quelques rares filaments sont observés (Figure 21). L'abondance de chaque espèce de microperforants (en pourcentage) a été mesurée à l'aide d'un quadrat monté dans l'oculaire du microscope et de dimension connu (0,5 mm x 0,5 mm). Dans chaque quadrat, un rang correspondant à un intervalle de pourcentage pour chaque espèce de microperforants présente a été déterminé (

Tableau 2). L'abondance relative de chaque espèce a ensuite été calculée en faisant la moyenne des médianes mesurées sur un transect puis sur toute la lame. Les abondances relatives moyennes (\pm intervalle de confiance à 95%) ont été calculées pour chaque temps d'exposition (Tableau 3).

2.3.5.4 Profondeurs de pénétration des filaments microperforants

Deux profondeurs ont été déterminées : la profondeur maximale de pénétration des filaments et la profondeur atteinte par 80-90% des filaments microperforants (appelée aussi P_{80} , Tribollet et al. (2009)). Cette dernière profondeur est en effet la plus représentative de la distribution en profondeur des filaments puisque seuls quelques filaments atteignent la profondeur maximale.

Les profondeurs de pénétration des filaments microperforants ont été déterminées grâce à l'observation des lames minces au microscope optique à un grossissement x200 (n > 600, Nikon, Eclipse LV100, Plateforme Alyzés). Les mesures ont été réalisées à l'aide d'un quadrat monté dans l'oculaire du microscope. Ce quadrat est divisé en 16 unités carré de taille connue (0,125 mm x 0,125

mm, Figure 21) permettant une mesure précise des profondeurs de pénétration. Les profondeurs ont été mesurées le long de 4 à 8 transects en fonction du matériel disponible sur la lame mince. Les profondeurs moyennes et leur erreur standard ont été calculées pour chaque temps d'exposition (Tableau 3).

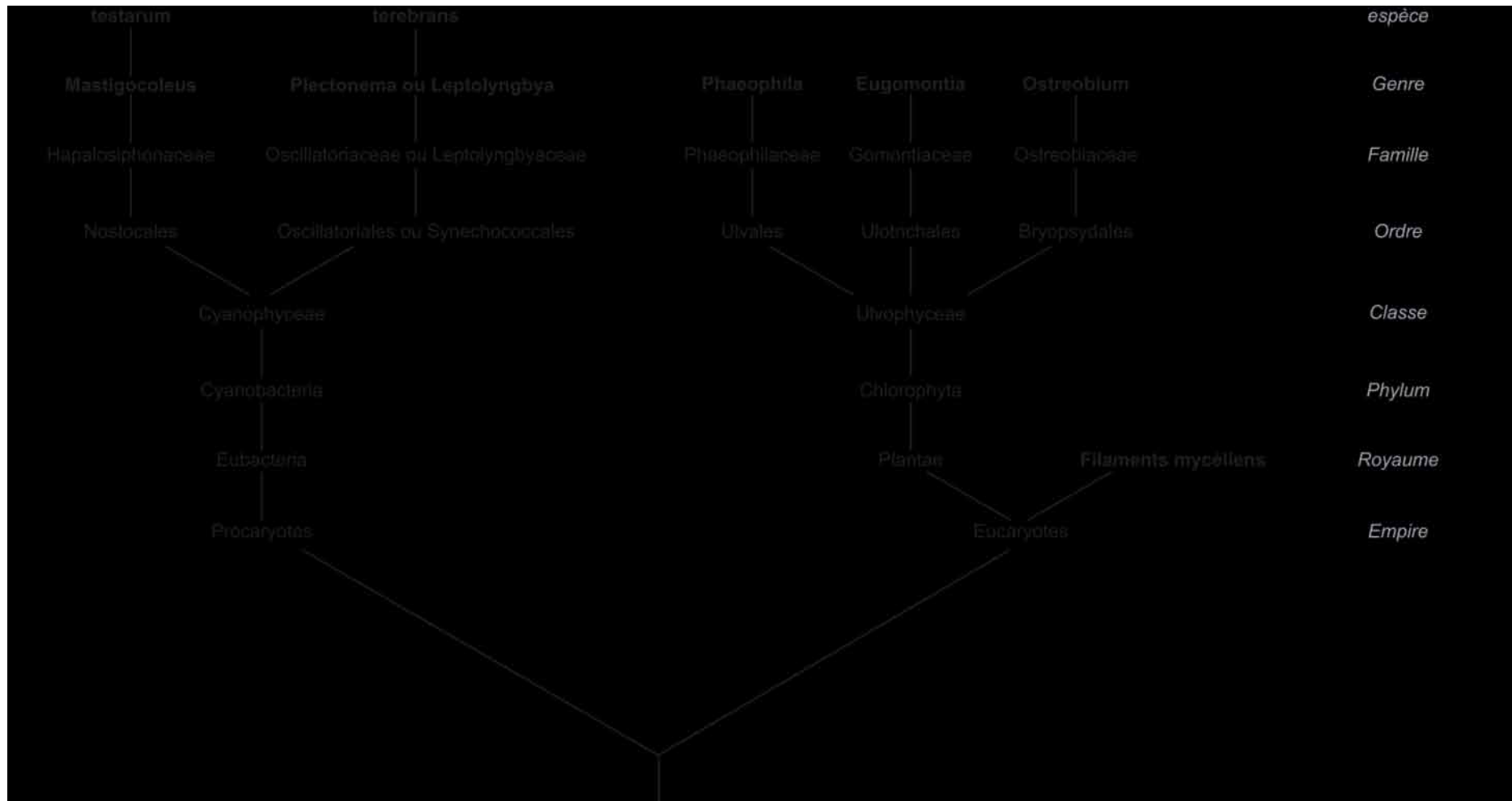


Figure 20 Représentation schématique de la classification taxonomique des principaux organismes microperforants observés dans le squelette corallien des échantillons de cette étude.

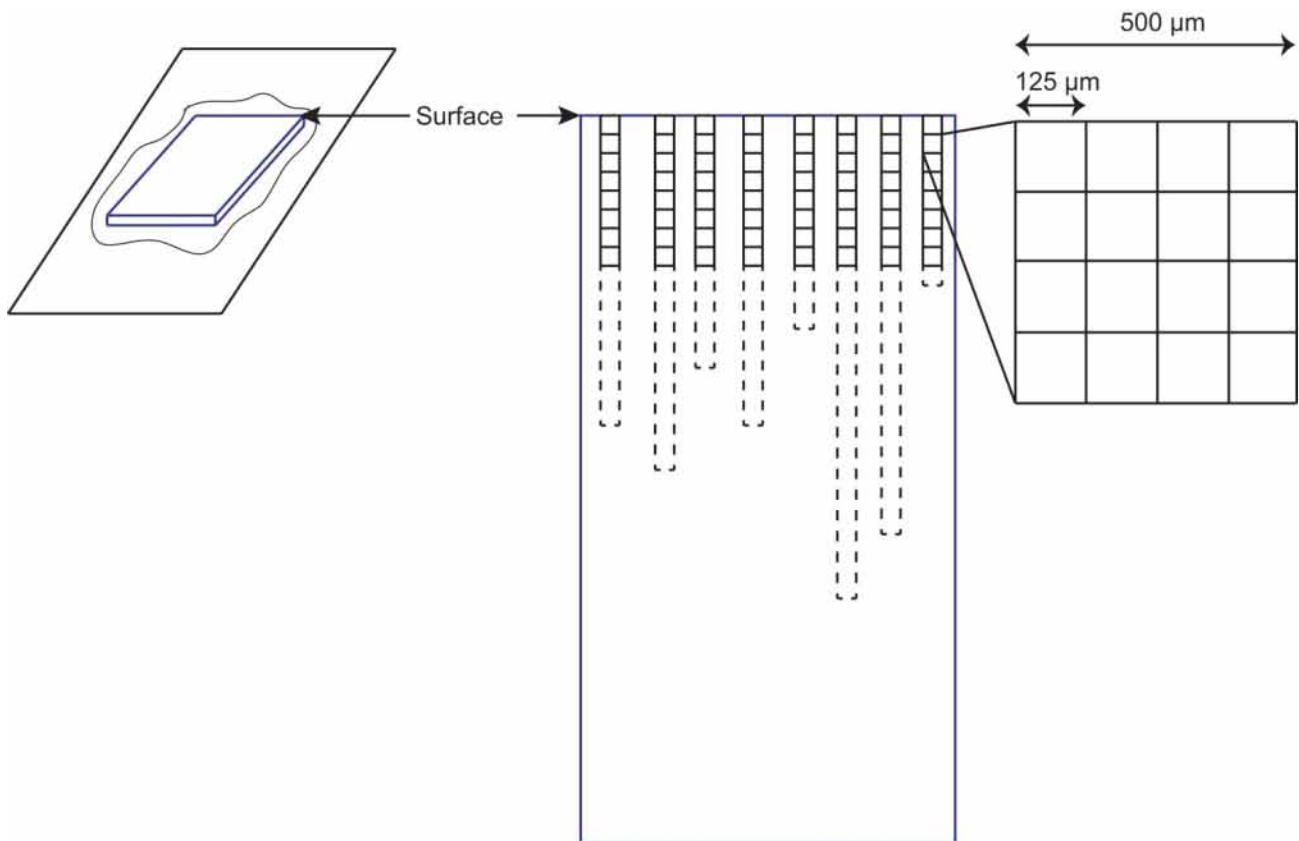


Figure 21 Analyse des lames minces. 4 à 8 transects (selon la surface de lame disponible après le polissage) ont été analysés à partir de la surface afin de déterminer l'abondance relative des différentes espèces de microperforants ainsi que les profondeurs de pénétration des filaments. Chaque transect est divisé en quadrat (0,5 mm x 0,5 mm), lui-même divisé en carrés de 0,125 mm de côté.

2.3.6 Traitement des sous-échantillons 2

Le second sous-échantillon prélevé sur chaque bloc a permis la détermination de la surface bioérodée par les microperforants au niveau de la face supérieure des blocs, en observant les galeries creusées par ces organismes.

2.3.6.1 Elimination des algues épilithiques non calcifiantes et des filaments microperforants

Afin de pouvoir observer le mieux possible les galeries des microperforants le second sous-échantillon (~0,8 cm x 2 cm x 2 cm, Figure 18) a subi des bains d'hypochlorite de sodium concentré jusqu'à élimination de la matière organique recouvrant les blocs (filaments épilithiques, et biofilm) (Figure 22a). Les échantillons ont été observés régulièrement afin de vérifier l'état des surfaces. Deux semaines ont été nécessaires à l'élimination de la majeure partie de la matière organique sans altérer la surface des échantillons.

2.3.6.2 Préparation des échantillons pour les observations

Puis, après plusieurs rinçages à l'eau déionisée et un séchage en étuve à 40°C les échantillons ont été fixés sur des plots métalliques avec du scotch en carbone puis recouverts d'une fine couche d'or (métallisation, Leica, EM ACE 200, Plateforme Alyzés) permettant une bonne conduction de l'échantillon pour leur observation au microscope électronique à balayage.

2.3.7 Analyse des sous-échantillons 2

2.3.7.1 Observation des blocs au Microscope Electronique à Balayage

La face supérieure des échantillons coralliens a été observée au microscope électronique à balayage (MEB) (Zeiss, EVO LS 15, Plateforme Alyzés) afin de déterminer la surface bioérodée par les microperforants (surface exprimée en pourcentage \pm intervalle de confiance à 95% et en $\text{cm}^2 \pm$ erreur standard ; Tableau 3). Vingt photographies en format panoramique ont été prises de manière aléatoire à la surface des blocs au grossissement x1500. Aucune photographie n'a été prise dans un pore du corail ou dans un creux. Pour éviter tout biais dans la mesure de surface bioérodée et pouvoir comparer les résultats entre échantillons et avec les résultats de la littérature, il a donc fallu prendre des photographies au niveau du premier plan de la surface du squelette corallien.

2.3.7.2 Traitement des photos prise au MEB et calcul de la surface bioérodée

Les photographies prises au MEB ($n > 3000$ au total) ont été ensuite traitées sous Photoshop afin de transformer les zones bioérodées (galeries des microperforants) en pixels noirs et les zones de squelette corallien intactes en pixels blancs (Figure 22). Le logiciel ImageJ a ensuite permis de calculer le pourcentage de pixels noirs par rapport aux pixels blancs (correspondant au pourcentage de surface bioérodée). Le pourcentage moyen de bioérosion par bloc a été enfin converti en surface bioérodée moyenne (\pm erreur standard) par bloc grâce aux calculs suivants :

$$\text{Surface bioérodée} = \text{Pourcentage de surface bioérodée} \times \text{Surface colonisable}$$

avec

$$\text{Surface colonisable} = \text{Surface totale du bloc} \times (100 - \text{Porosité du bloc})$$

avec la surface bioérodée et la surface colonisable exprimées en cm^2 . La surface colonisable par les microperforants correspond à la surface de squelettes coralliens dans le premier plan des faces exposées à la colonisation par la microflore perforante (ici la dimension fractale des squelettes n'a pas été prise en compte). La surface totale du bloc en cm^2 correspond donc à la somme des surfaces des cinq faces du bloc exposées à la colonisation par les microperforants, moins la porosité du bloc en pourcentage (déterminée selon la technique développée par Bucher et al. (1998) ; voir Tribollet et al. 2009).

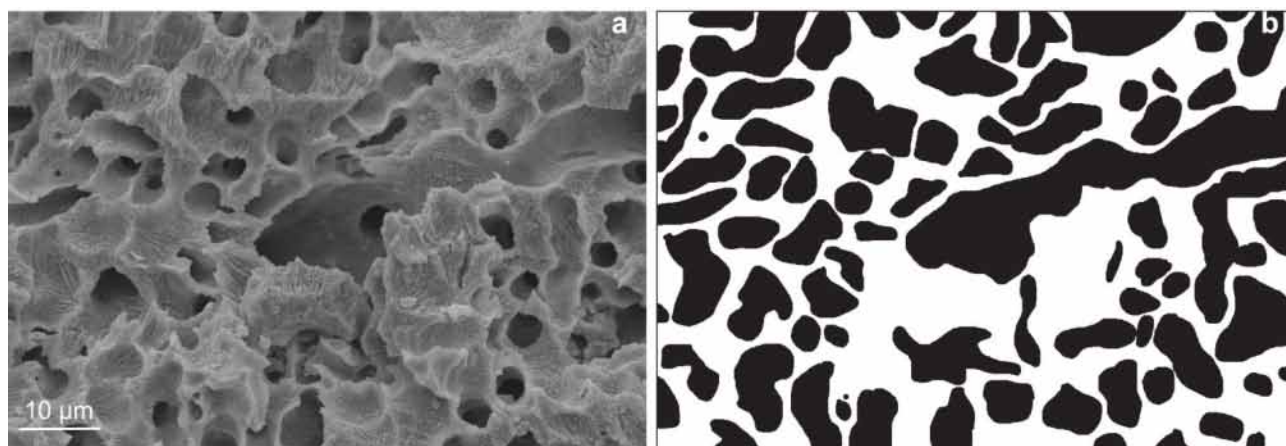


Figure 22 Détermination de la surface bioérodée par les microperforants. a – photographie prise au microscope électronique à balayage en format panoramique avec un grossissement x1500 ; b – photographie traitée sous Photoshop permettant de transformer les galeries des microperforants en noir et le squelette non bioérodé en blanc.

2.3.8 Calcul de la dissolution biogénique

Les mesures de surface bioérodée et des profondeurs atteintes par 80-90% des filaments microperforants (P_{80}) ont permis de calculer la dissolution biogénique (ou microbioérosion) des blocs coralliens expérimentaux. La P_{80} est la profondeur la plus représentative ici de la distribution des filaments alors que la profondeur maximale de pénétration des filaments sur-estimerait la dissolution biogénique car très peu de filaments atteignent cette profondeur. Cette dissolution biogénique est exprimée en quantité de carbonate de calcium dissous par m^2 linéaire de récif pour chaque temps d'exposition (Tableau 3). Afin perdre le moins d'information possible (variabilité des mesures), chaque mesure de surface bioérodée obtenue sur un bloc a été multipliée par chaque mesure de P_{80} obtenue sur ce même échantillon. Ce calcul a été réalisé grâce à un script développé au cours de ma thèse sous le logiciel R (R. Development Core Team 2014). Ainsi des matrices de données croisées, de plus de 90 000 données ont été créées par série temporelle d'un an. La dissolution biogénique moyenne (\pm erreur standard) a été ensuite calculée pour chaque temps d'exposition de la manière suivante :

$$\text{Dissolution biogénique} = \frac{\text{Surface bioérodée} \times P_{80} \times \text{Microdensité du bloc}}{\text{Surface totale du bloc}}$$

avec la dissolution biogénique exprimée en g de CaCO_3 dissous par m^2 , la surface bioérodée en cm^2 , P_{80} en cm, la microdensité du squelette corallien en g cm^{-3} et la surface totale du bloc en m^2 . La microdensité a été utilisée afin de ne prendre en compte que la densité du squelette corallien, c'est-à-dire sans la porosité, les filaments des microperforants ne colonisant que le squelette. La microdensité a été déterminée selon la technique développée par Bucher et al. (1998).

Même si cette méthode permet de ne pas surestimer les taux de dissolution biogénique et de limiter la perte d'information en prenant en compte à la fois toutes les données de surface bioérodée et de profondeur de pénétration les taux sont en partie sous-estimés. En effet, en utilisant la surface bioérodée à la surface de l'échantillon pour le calcul de la dissolution biogénique les ramifications plus en profondeur des filaments qui créent des structures en trois dimensions ne sont pas prises en compte. Afin de mieux mesurer les taux de dissolution biogénique dans les squelettes coralliens, il est donc nécessaire de mesurer le volume total occupé par les filaments dans ces squelettes. Seule l'utilisation d'un microtomographe à rayons X permettrait de mesurer ce volume. Au cours de ma thèse j'ai pu avoir accès à un appareil de ce type (v|tome|x 240 L, plateforme AST-RX) grâce à une collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris (Annexe 3). Cet appareil travaille à des résolutions de l'ordre du nanomètre ce qui permet d'observer toutes les galeries creusées par les microperforants dans le squelette corallien et ceux quel que soit leurs diamètres. En revanche cette résolution contraint la forme et les dimensions de l'échantillon scanné à une colonne de 2 mm x 2 mm de côté pour une hauteur ne dépassant pas les 2 cm. Ainsi, un échantillon de squelette corallien exposé six mois à la colonisation par les microperforants a été choisi pour cette analyse. A ce stade, d'une part l'échantillon est colonisé par les différents types de microperforants ce qui permet de vérifier que tous les diamètres de filaments peuvent être pris en compte et d'autre part l'échantillon reste suffisant intacte pour réaliser les analyses d'images traditionnelles (méthode lames minces + MEB) après le scan. Cette méthode n'avait jamais été mise au point sur des objets de diamètres aussi faibles et il fallait s'assurer de bien distinguer chaque filaments et de pouvoir les isoler du squelette coralliens avec le logiciel de traitement d'images (Amira). Le travail de traitement d'images et la mise au point de la méthode pour le calcul précis des taux de dissolution biogénique de cet échantillon est toujours en cours et fera l'objet d'une publication.

2.4 Suivi environnemental

En parallèle de l'étude de la microbioérosion en milieu naturel, plusieurs paramètres environnementaux ont été enregistrés à l'île aux Canards entre décembre 2009 et juillet 2013 : la température de l'eau, sa salinité, sa turbidité, sa fluorescence, sa concentration en chlorophylle *a*, son alcalinité, sa quantité de carbone inorganique dissous, ses concentrations en métaux lourds et en nutriments. De plus, j'ai eu accès aux données journalières de pluviométrie (mm) fournis par la station Météo France de Nouméa.

2.4.1 Suivi mensuel par sonde multiparamétrique : Température, Salinité, Turbidité, Fluorescence

La température (°C), la salinité (PSU), la turbidité (NTU) ainsi que la fluorescence ont été enregistrées, mensuellement, tout au long de l'expérience, grâce à des mesures au niveau des grilles entre 0 et 6 m de profondeur réalisées par deux CTD (Conductivity-Temperature-Density, SEABIRD SBE 19 équipées avec une sonde Wet Lab Wetstar) inter-calibrées. Les données des CTD ont été extraites avec le logiciel SeaTerm et traitées par le logiciel SBE Data Processing à Nouméa.

2.4.2 Suivi mensuel par prélèvements d'eau : Chlorophylle *a*, Nutriments, Système des carbonates, Métaux lourds

Chaque mois et tout au long de l'expérience de l'eau de mer a été échantillonnée à l'aide d'une bouteille Niskin de 5 L pour déterminer les variations temporelles des concentrations en chlorophylle *a* et en nutriments. En plus de ces paramètres, le système des carbonates a été étudié ponctuellement entre juin 2011 et juillet 2013. Enfin, la Nouvelle-Calédonie présentant une activité minière très importante, un suivi des concentrations en métaux lourds a été réalisé au niveau du site d'étude entre mai 2013 et mai 2014.

2.4.2.1 Chlorophylle *a*

L'eau de mer prélevée avec une bouteille Niskin a été échantillonnée directement à partir du bateau dans des flacons en polyéthylène. Afin de stopper l'activité photosynthétique et de préserver les pigments chlorophylliens, les flacons ont été stockés à l'abri de la lumière. De retour au laboratoire (~1 h) 500 ml d'eau échantillonnée ont été filtrés (filtres Whatman GF/F, porosité 0,7 μ m) sous une dépression de 200 mmHg. La filtration terminée, les filtres ont été transférés dans un micro-tube et conservés à -80°C avant analyse. Les analyses de la chlorophylle *a* ont été réalisées par le laboratoire des moyens analytiques (LAMA) du centre IRD de Nouméa.

Les analyses de la chlorophylle *a* ont été réalisées par fluorométrie (fluorimètre TRILOGY Turner Designs) selon les méthodes décrites par Yentsch and Menzel (1963), Holm-hansen et al. (1965) et Lorenzen (1966). Les filtres ont été immergés dans du méthanol 95% durant 30 min, à température ambiante et dans l'obscurité afin d'extraire les pigments chlorophylliens. L'extrait placé dans le fluorimètre est excité par un faisceau lumineux à 450 nm et la fluorescence est mesurée à 670 nm. Sur chaque extrait la mesure de fluorescence est effectuée deux fois, avant et après acidification (20 μ l d'HCl 0.3 mol L⁻¹). La diminution de fluorescence observée entre ces deux lectures est en relation avec le pourcentage relatif de chlorophylle *a* par rapport à la somme chlorophylle *a* + phéophytine *a*. Les concentrations ont ensuite été déterminées grâce à une gamme d'étalonnage permettant de relier la fluorescence mesurée optiquement à une concentration en pigments.

2.4.2.2 Nutriments : Nitrites, Nitrates, Phosphates

L'eau de mer, prélevée avec une bouteille Niskin, a été échantillonnée directement à partir du bateau dans des flacons en polypropylène puis stockée à l'abri de la lumière jusqu'au retour au laboratoire. Les échantillons ont été conservés avant analyse à -80°C. De même que pour la chlorophylle *a*, les concentrations en nitrites, nitrates et phosphates ont été déterminées au laboratoire des moyens analytiques (LAMA) du centre IRD de Nouméa.

La détermination des concentrations en nutriments a été réalisée par un Auto-analyseur III (Bran+Luebbe) selon les méthodes décrites par Wood et al. (1967), Caspers (1985), et Rimbault et al. (1990).

2.4.2.3 Système des carbonates

Les prélèvements d'eau pour l'étude du système des carbonates ont été réalisés une fois par mois à heure fixe le matin entre juin 2011 et juillet 2013. Par ailleurs, trois suivis intensifs ont été effectués lors de saison d'été en mars 2012 et 2013 et d'une saison d'hiver en juillet 2013 afin de mieux rendre compte de la variabilité journalière et saisonnière du système des carbonates. Les suivis intensifs ont été réalisés sur cinq jours avec des prélèvements toutes les trois heures. Le premier prélèvement était réalisé avant le lever du soleil afin de refléter le système des carbonates de la fin de nuit et le dernier prélèvement était réalisé après le coucher du soleil reflétant ainsi l'état du système des carbonates du début de la nuit. Cependant, les prélèvements n'ont pas été réalisés à marée basse ou aux mortes eaux et compte tenu de temps de renouvellement rapide du lagon il est délicat de lier les données obtenues concernant le système des carbonates au métabolisme du récif.

L'eau de mer prélevée au niveau des grilles à l'aide d'une bouteille Niskin, a été filtrée (seringue, filtre GF/F 0,45 μm) sur le bateau puis prélevée en triplicat dans des bouteilles en borosilicate (250 ou 500 ml). L'activité biologique a été immédiatement stoppée par l'ajout d'une solution saturée en chlorure de mercure (100 μL). La filtration a permis d'éliminer les sédiments carbonatés présents dans l'eau de mer car ils peuvent altérer la mesure de l'alcalinité et du carbone inorganique dissous. En effet, les prélèvements d'eau sont réalisés près du fond marin en zone sableuse où la re-suspension des sédiments est courante. Une fois les trois bouteilles remplies, elles ont été scellées par un bouchon rodé graissé ou à pas de vis. Les bouteilles ont été stockées à 4°C jusqu'à analyse.

Les bouteilles prélevées entre juin 2011 et avril 2012 (250 ml) ont été analysées sur un titrateur (Tritalab, Radiometer Analytical) afin de déterminer le pH et l'alcalinité. Les bouteilles prélevées entre mai 2012 et juillet 2013 ultérieurement (500 ml) ont été analysées sur la plateforme SNAPO-CO₂ (INSU, laboratoire LOCEAN, Paris) afin de déterminer l'alcalinité et le carbone inorganique dissous. Les échantillons que j'ai analysés aussi bien avec le Titalab que sur la plateforme

analytique SNAPO-CO₂ ont été dosés par une méthode potentiométrique. Les autres paramètres du système des carbonates ont été calculés grâce au logiciel CO₂Sys (Lewis and Wallace 2006) en utilisant la constante thermodynamique de Mehrbach et al. (1973) redéfinie par Dickson and Millero (1987).

2.4.2.4 Métaux lourds

L'eau de mer a été échantillonnée en surface avec une bouteille en Teflon de 1 L au niveau du site d'étude et également au niveau d'un site « contrôle » situé 7 km plus au large (récif de Sèche-Croissant). L'analyse des métaux lourds de l'eau de mer a été réalisée par le laboratoire AEL Environnement de Nouméa.

La détermination des concentrations des métaux lourds (Cobalt, Cuivre, Fer, Manganèse et Nickel) a été réalisée selon la méthode décrite par Moreton et al. (2009). L'eau de mer échantillonnée est tout d'abord passée dans une unité de préconcentration/élution puis analysée par ICP-OES (Inductively Coupled Plasma – Optical Emission Spectrometer, Optima 3200DV, Perkin-Elmer).

2.4.3 Suivi continu : Température, Salinité, Turbidité, Fluorescence

Afin de compléter le suivi mensuel des paramètres physico-chimiques de l'eau de mer et de vérifier leur représentativité, un suivi continu a été réalisé depuis janvier 2011 pour la température et depuis août 2012 pour la salinité, la turbidité et la fluorescence.

Deux sondes Seabird ont été fixées près des grilles à 4m de profondeur pour mesurer la température (toutes les soixante minutes, Seabird, SBE 56), la salinité, la turbidité et la fluorescence (toutes les trente minutes, Seabird, SBE 16plus V2 SeaCAT + WET Labs fluorometers). Les capteurs des sondes ont été nettoyés tous les mois afin de limiter la fixation d'organismes vivants pouvant perturber les mesures. Tous les 6 mois, les sondes ont été ramenées au centre IRD de Nouméa afin de

procéder à leur nettoyage complet, à une re-calibration et permettre la récupération des données enregistrées.

2.4.4 Traitement des données environnementales

A l'exception des paramètres du système des carbonates les paramètres environnementaux ont été déterminés au centre IRD Nouméa. Après réception des données brutes, j'ai réalisé les traitements de données à l'aide des logiciels Excel (v. 2010), R (R. Development Core Team 2014), Origin (v. 8.6) et Surfer (v.12). Ces traitements ont permis d'homogénéiser des données enregistrées à différentes échelles temporelles (demi-heure, heure, jour, mois). Ces données ont ensuite été moyennées sur la journée puis sur le mois afin d'étudier leurs variations temporelles mais surtout de les corrélérer autant que possible aux données biologiques mensuelles liées à la microflore perforante.

2.5 Analyses statistiques

Toutes les analyses statistiques ont été réalisées sur le logiciel R (R. Development Core Team 2014).

2.5.1 Tests réalisés

2.5.1.1 Comparaison de moyennes

Pour chaque variable biologique (abondances relatives des espèces microperforantes, profondeurs de pénétration, surfaces bioérodées et taux de dissolution biogénique), des tests de comparaison de moyennes ont été effectués afin de mettre en avant des différences significatives entre chaque bloc, chaque temps d'exposition d'une même série temporelle et entre les séries temporelles. Afin de choisir le type de tests statistiques à utiliser pour effectuer ces comparaisons de moyennes, tests paramétriques ou non paramétriques, la normalité des échantillons et l'homogénéité des variances entre les échantillons ont tout d'abord été testées grâce respectivement aux tests de Lilliefors

(packages nortest, Gross and Ligges 2015) ou de Shapiro selon le nombre de données dans un échantillon, et de Bartlett (Bartlett 1937, Royston 1982, Thode Jr 2002). Un échantillon correspondait ici à un temps d'exposition précis d'une série temporelle particulière (exemple : premier mois d'exposition de la série temporelle S1). Tous les échantillons ou presque présentaient une distribution significativement différente de la loi normale et des variances non homogènes malgré des transformations arithmétiques (Hollander et al. 2014). Des tests non paramétriques ont donc été utilisés. Le test de Kruskal-Wallis (pour un risque α de 5%) a été utilisé pour mettre en évidence l'existence d'au moins une différence significative. Si au moins une différence significative était trouvée, alors le test *a posteriori* de Mann et Whitney ($\alpha = 5\%$), avec une correction de Bonferroni, a été appliqué (Hollander et al. 2014) afin de déterminer quels étaient les échantillons significativement différents. Pour comparer les moyennes des paramètres entre les échantillons, les moyennes de tous les paramètres mesurés sur des blocs d'un même temps d'exposition ont été comparées (avec les tests cités précédemment) afin de vérifier que la variabilité intra-échantillon était plus faible que la variabilité inter-échantillons.

2.5.1.2 Comparaison de pentes

Afin de caractériser les dynamiques temporelles des paramètres du broutage et de la microbioérosion comme l'augmentation, au cours du temps, des surfaces bioérodées, des profondeurs de pénétration ou encore de la dissolution biogénique, des comparaisons de pentes ont été effectuées. Ces comparaisons ont été réalisées grâce au package NCStats (Ogle 2015) du logiciel R.

2.5.1.3 Corrélations

Afin d'observer toutes les corrélations possibles entre le broutage, et les différentes variables liées à la microbioérosion des tests de corrélations ont été effectués. Comme la distribution des échantillons ne suivait pas la loi Normale (cf. paragraphe 2.5.1.1) la corrélation de Spearman a été utilisée afin de déterminer le coefficient de corrélation « s ». Les corrélations ont ensuite été testées afin de vérifier leur significativité avec un risque α de 5%.

2.5.2 Modèle

La dynamique temporelle de la dissolution biogénique sur 1 an avec une résolution mensuelle suit un modèle logistique de croissance qui présente classiquement trois phases : croissance lente (phase de latence), croissance maximale et ralentissement (atteinte d'un plateau). Celui-ci a été utilisé dans le cadre de ma thèse afin d'ajuster les données mensuelles et obtenir un taux de dissolution annuelle cumulé qui soit le plus juste possible. Ce modèle se présente ainsi :

$$\frac{A}{(1 + e^{X-t})/S}$$

Avec « A » le taux de dissolution biogénique maximal (valeur maximale de l'asymptote), « X » le temps nécessaire pour atteindre la moitié du taux de dissolution biogénique maximal (A/2), « S » la vitesse maximale de dissolution (la pente) et « t » le temps d'exposition.

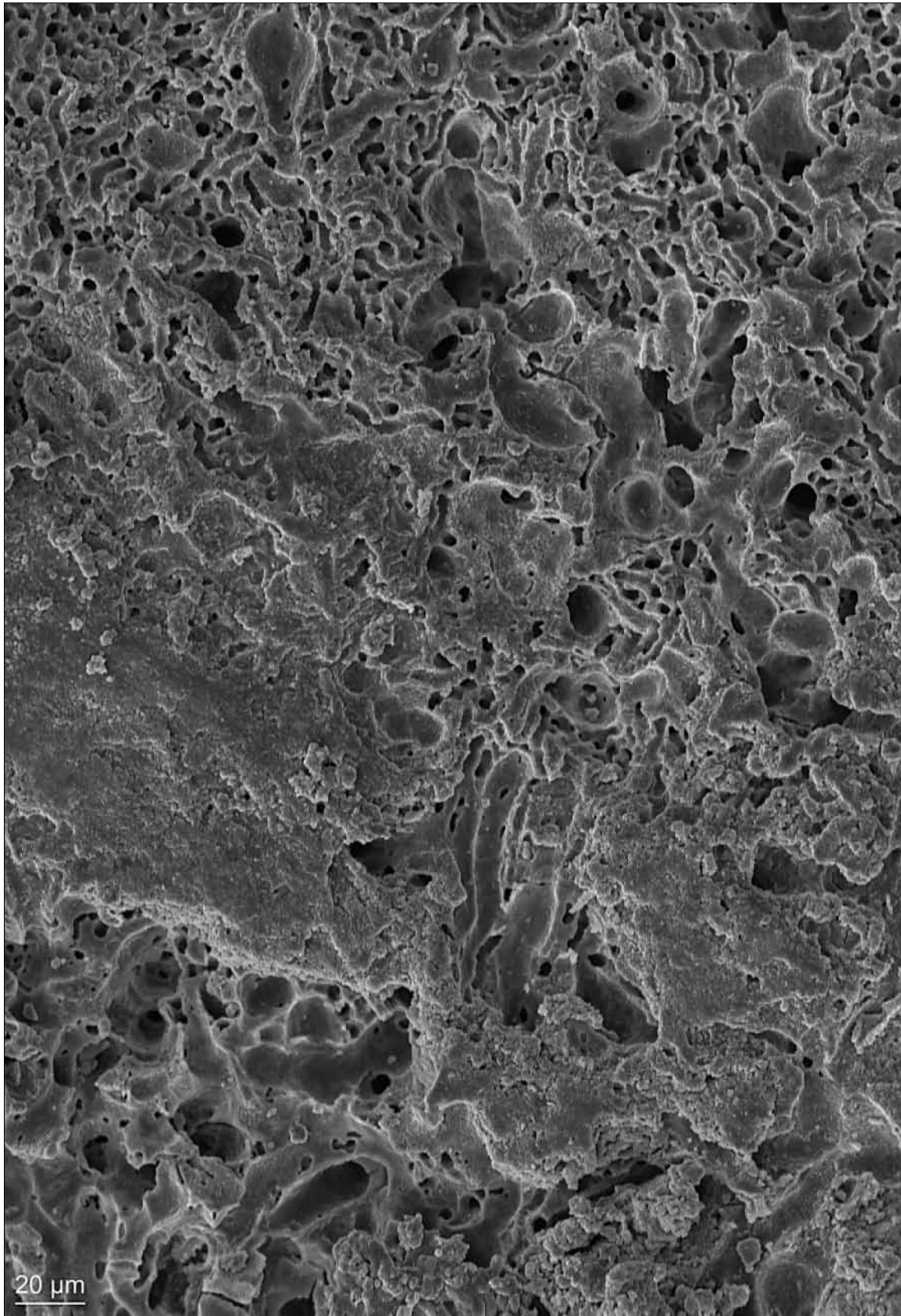
2.5.3 Analyses multivariées

2.5.3.1 non-Metric multiDimentional Scaling

Pour décrire les dynamiques temporelles des variables biologiques quantifiées (abondance relative des espèces microperforantes et des taux de dissolution biogénique) et du broutage, des analyses hiérarchiques du type « cluster » ont été utilisées afin de regrouper entre eux les temps d'exposition similaires. Les regroupements ont été créés via l'utilisation de matrices de dissimilarités utilisant la distance de Bray-Curtis (Murtagh and Legendre 2014). Une représentation nMDS (non-metric multidimensional scaling) a été réalisée en utilisant les matrices des distances de Bray-Curtis pour placer spatialement les points, et l'analyse hiérarchique afin de regrouper ces points graphiquement par des ellipses.

2.5.3.2 Analyse en Composantes Principales

Les paramètres environnementaux mesurés ou moyennés à l'échelle mensuelle ont été décrits à l'aide d'une analyse de composante principale (ACP) dans le but d'observer les corrélations entre ces variables. L'ACP a été réalisée sur des variables standardisées (centrées et réduites). Toutes les données environnementales n'ont pas pu être prises en compte car il existait une certaine hétérogénéité dans la résolution temporelle des mesures. Par exemple les données du système des carbonates ont été obtenues grâce à des mesures réalisées entre juin 2011 et avril 2012 alors que les nutriments ou la chlorophylle *a* ont été mesurés sur un pas de temps plus long.



Surface d'un échantillon de squelette corallien exposé à la colonisation par les microperforants (photographie prise au microscope électronique à balayage). Crédit photo : J. Grange.

**Chapitre III-Les trois étapes de la dissolution biogénique
au cours d'une année**

Ce chapitre est tiré d'un article accepté en janvier 2015, disponible en ligne et actuellement sous presse dans l'édition spéciale coordonnée par le programme « MICROBIEN » de l'INSU-EC2CO, intitulée « Microbial ecology of the continental and coastal environments » du journal « Environmental Sciences and Pollution Research ».

Auteurs : J. S. Grange, Rybarczyk H., Tribollet A.

Titre : The three steps of the carbonate biogenic dissolution process by microborers in coral reefs (New Caledonia). DOI 10.1007/s11356-014-4069-z

Résumé

La dissolution biogénique des carbonates par les microperforants est une des principales forces de destruction des récifs coralliens. Cette dissolution est stimulée en milieu eutrophisé ou en condition d'acidification. Or, les modèles de projections montrent une augmentation de ces perturbations environnementales pour la fin du siècle ce qui pourrait entraîner une augmentation de la dissolution biogénique. La chlorophycée *Ostreobium quekettii*, est l'espèce microperforante la plus active dans la dissolution et semble de plus être la plus réceptive à ces perturbations environnementales. Cependant, il existe très peu d'informations concernant la période d'installation de cette chlorophycée sur les substrats carbonatés, son développement au sein des successions de communautés microperforantes et son influence sur les taux de dissolution biogénique. Une expérience utilisant des blocs de squelettes coralliens exposés à la colonisation par les microperforants a été réalisée sur un récif en Nouvelle-Calédonie. Ces blocs ont été exposés entre 1 et 12 mois. Chaque mois trois blocs ont été prélevés puis analysés afin d'étudier les communautés microperforantes et les taux de dissolution biogénique associés. Les résultats de cette première étude ont montré un basculement drastique de la composition spécifique des communautés microperforantes à partir de 4 mois de colonisation. Les communautés immatures dominées par des chlorophycées telles que *Phaeophila* sp. ont été remplacées par des communautés matures dominées par *Ostreobium quekettii* dès le 4^{ème} mois de colonisation. Les espèces microperforantes pionnières dominantes les premiers mois de colonisation ont induit les taux de dissolution biogénique les plus

faibles alors que le changement de communautés et le développement en profondeur des filaments d'*O. quekettii*, entre 4 et 5 mois de colonisation, ont entraîné une augmentation exponentielle des taux (x10). Après 6 mois de colonisation, la dissolution biogénique présentait des taux faibles et atteint un plateau avec une moyenne de 0,93 kg de CaCO₃ dissous par m² de récif après 12 mois d'exposition. Cette étude a également mis en évidence qu'*O. quekettii* s'installe dès le 3^{ème} mois de colonisation et qu'elle domine les communautés après seulement 6 mois de colonisation. Enfin, la pression de broutage semble également avoir influencé la dynamique temporelle de la dissolution biogénique.

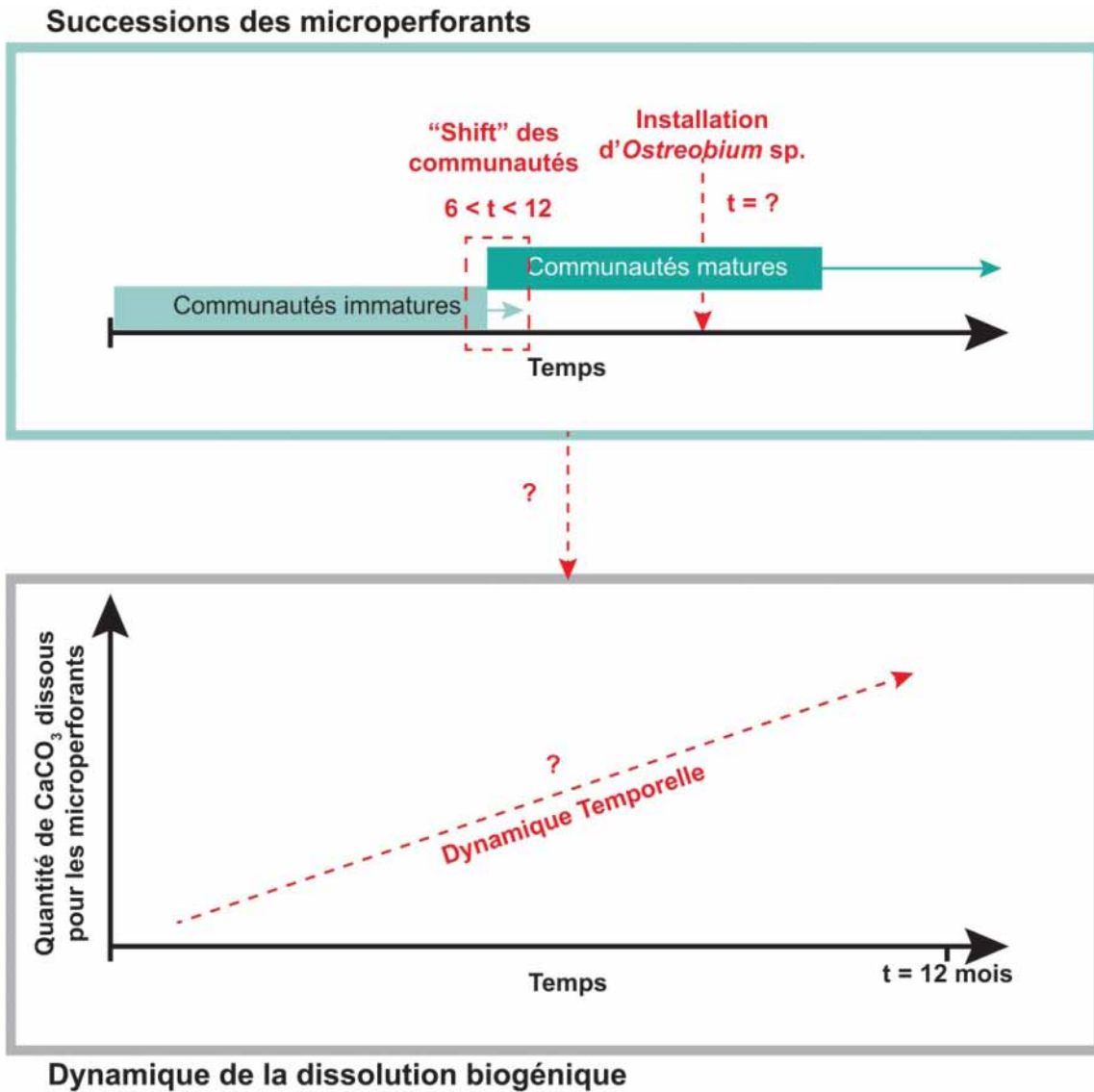


Figure 23 Illustration des différentes questions auxquelles ce chapitre répond : quel est le temps d'exposition nécessaire à l'installation d'*Ostreobium* sur un substrat carbonaté et à sa dominance dans les communautés microperforantes ? A quel moment à lieu le « shift » des communautés ? Quelle est la dynamique temporelle de la dissolution biogénique sur une année avec une résolution mensuelle ? Quelle est l'influence des successions de communautés microperforantes sur cette dynamique ?

3.1 Introduction

Coral reefs are highly diverse and complex marine ecosystems, providing many services including commercial fishing, tourism and coastal protection against storms (Knowlton et al. 2010). Their maintenance results from the delicate balance between constructive forces, mainly calcification of corals and encrusting coralline algae, and destructive forces, mostly bioerosion processes (Scoffin et al. 1980, Tribollet and Golubic 2011). Unfortunately, this equilibrium is increasingly threatened by anthropogenic and environmental factors such as eutrophication, overfishing, rising sea surface temperature and ocean acidification (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011, Huang 2012). To date, 20% of coral reefs have already disappeared and 20% show signs of imminent extinction (Wilkinson 2008). Although both constructive and destructive forces are affected by anthropogenic and climatic stresses (Anthony et al. 2008, Tribollet et al. 2009, Chauvin et al. 2011, Carreiro-Silva et al. 2012, Andersson and Gledhill 2013, Jessen et al. 2014, Wisshak et al. 2014), much less attention has been given to bioerosion than reef accretion.

Reef bioerosion results from the mechanical and/or chemical activity of living organisms (Neumann 1966) comprising grazers (e.g. urchins and parrotfishes), macroborers (e.g. bivalves and sponges) and microborers or euendoliths (cyanobacteria, algae and fungi) (Glynn 1997, Tribollet and Golubic 2011). Grazers abrade substrate surfaces to feed on epilithic and euendolithic algae (Pari et al. 1998, Tribollet and Golubic 2005) while macro- and micro-borers penetrate actively by mechanical and/or chemical means into substrates to find a shelter (Lazar and Loya 1991, Zundeleovich et al. 2007, Garcia-Pichel et al. 2010, Tribollet and Golubic 2011). Previous studies showed that microbioerosion in synergy with grazing is the main process driving reef bioerosion of dead carbonates when exposed several months to three years to bioeroding agents (Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005). Despite their microscopic size, euendoliths are probably the main agents of reef bioerosion as they are able to colonize each available micrometer of carbonate surface area, -from carbonate sand to skeletons of dead and live calcifiers such as corals, mollusks and crustose coralline algae-, and are able to dissolve as much as 1.1 kg of CaCO_3 per linear m^2 of reef per year, which converts to 30 $\text{mmol CaCO}_3 \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1}$ (value obtained from the highest rate of microbioerosion quantified in coral reefs and recalculated using coral microdensity and porosity; see Tribollet & Golubic 2005). Chazottes et al. (1995) and (Tribollet 2008b) highlighted that the highest rates of carbonate

dissolution result mostly from the activity of the chlorophytes of the genus *Ostreobium*. Recently, experiments realized under controlled conditions or semi-controlled conditions over short periods of time showed that ocean acidification and eutrophication enhance biogenic dissolution by stimulating the activity of chlorophytes such as *Ostreobium* sp., suggesting an acceleration of reef framework degradation in the near future (Chazottes et al. 2002, Tribollet et al. 2009, Carreiro-Silva et al. 2012, Reyes-Nivia et al. 2013, Tribollet et al. 2014). These experiments strongly suggested the dependence of the response of biogenic dissolution on species composition of microboring communities (see also Tribollet 2008a). To better understand dynamics of the biogenic dissolution process under various environmental conditions, it is therefore essential to determine simultaneously species composition of microboring communities, their successions over time and their associated rates of biogenic dissolution under natural conditions. Interestingly these aspects have been rarely studied limiting possibilities of modeling dynamics of the biogenic dissolution process for better prediction of coral reef future.

Very few studies have indeed investigated changes in euendolithic assemblages at different time scales and the influence of such changes on rates of carbonate biogenic dissolution. Le Campion-Alsumard (1975) was first to report successions of euendolithic communities in exposed calcite spar in the Mediterranean Sea over a period of one month. She showed that colonization of calcite by euendoliths starts after 8 days of exposure and that the early colonizers are cyanobacteria such as *Mastigocoleus testarum*. Unfortunately, she did not quantify rates of carbonate dissolution. Later, Kiene et al. (1995), Gektidis (1999) and Vogel et al. (2000) reported successions of euendolithic communities in various reef carbonate substrates after 1, 3, 6, 12, 24 months and very scarce information on rates of biogenic dissolution associated with those communities. They confirmed that pioneer euendolithic communities, also called 'immature communities', comprise short lived cyanobacteria such as *M. testarum* and the chlorophyte *Phaeophila* sp., and that the long-lived euendolithic chlorophyte *Ostreobium* sp. appears later to dominate communities after 1 or 2 years of exposure ('mature communities'). Chazottes et al. (1995), Tribollet et al. (2006) and Tribollet (2008b) specified later that euendolithic communities in coral reefs become mature at least after 6-12 months of exposure. However, the exact period of settlement of *Ostreobium* and when it becomes dominant remain unknown. Among all those studies, only Chazottes et al. (1995) and Tribollet (2008b) studied and reported simultaneously species composition of euendolithic communities and rates of reef biogenic dissolution over time, i.e. after 2, 6, 12, 24 months and 12 and 36 months, respectively. They reported that biogenic dissolution does not vary linearly nor proportionally over

time, however those authors did not present the full dynamics of the process. Thus, to better understand dynamics of biogenic dissolution of carbonates by euendoliths, we carried out an experiment with a high temporal resolution on a reef in New Caledonia. Experimental coral blocks were exposed to colonization by euendoliths and were recovered every month over a year period. The experiment did not last longer to avoid colonization by macroboring organisms (see review by Tribollet and Golubic (2011) but was long enough to report interactions between euendoliths and grazers. The specific goals of the present study were to determine (1) when *Ostreobium* sp. settles on dead carbonate substrates newly available, (2) when exactly it dominates communities, (3) how euendolithic communities succeed to each other over a year period with a monthly resolution, and (4) how does that influence biogenic dissolution. In addition we quantified grazing pressure and how it influenced biogenic dissolution. Then, the first model of the biogenic dissolution process dynamics was developed.

3.2 Material and Methods

3.2.1 Site and experimental design description

This study was carried out on the coral reef of the Island ‘Ile aux Canards’ in New Caledonia (lat. 22°31’S, long. 166°43’E, Figure 24a, b) located in the lagoon, a few hundred meters away from Nouméa city (South province of the Island Grande Terre). This site was selected because of its easy access by boat from the laboratory (Center of the Institut de Recherche pour le Développement), it presents a well-developed reef which is relatively healthy although it is impacted by anthropogenic activities such as tourism. At this site, the tide amplitude is low (~1.5 m) and seawater is weakly turbid over the year due to the hydrodynamism occurring around the island. Local currents resuspend regularly carbonate sediments and organic matter. The mean seawater temperature during the hot season is 26 ± 2 C° (November-April) and 23 ± 1 C° during the cold season (May-October). Seawater salinity varies between 35.1 and 35.8 over a year period (monthly measurements with CTD sensors on the reef during the experiment).

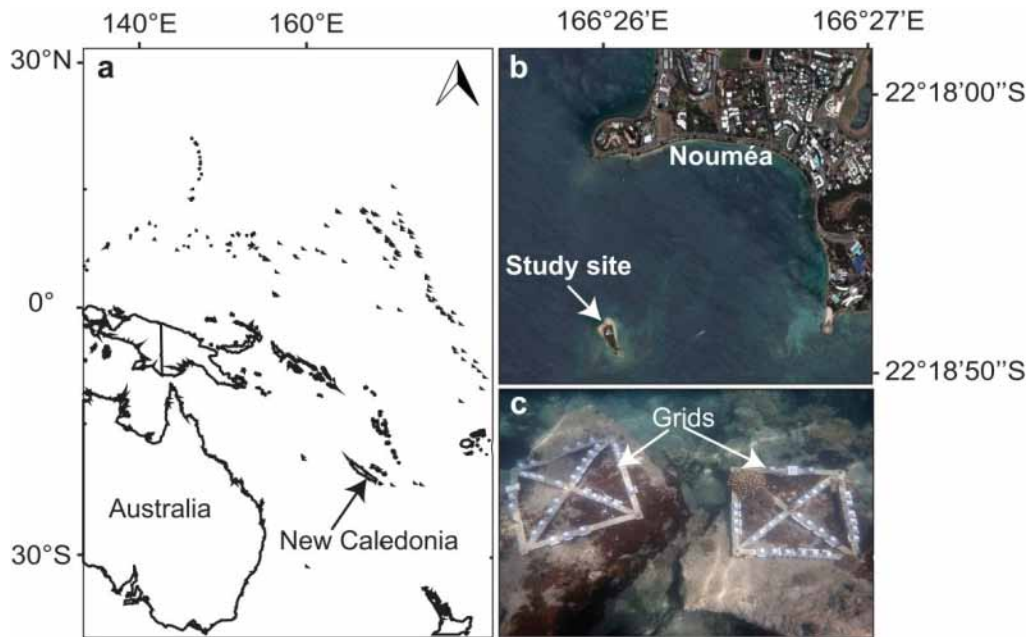


Figure 24 The area of study. a - Position of New Caledonia in the Southwest Pacific Ocean; b - Study site at "Ile aux Canards" in New Caledonia; c - Two experimental exposure grids with 60 experimental coral blocks fixed on the reef at 3 m-depth.

To determine successions of euendolithic communities and to quantify associated biogenic dissolution and grazing rates, 60 experimental coral blocks were fixed on two steel grids (1 m x 1 m) affixed on the reef at 3 m depth on the 15th of December 2010, i.e. during the austral summer season (Figure 24c). Experimental coral blocks (~2cm x 2cm x 2cm) were cut from the interior of a live colony of the massive coral *Porites* sp. using a band saw. *Porites* skeletons have been used in several previous bioerosion studies thus allowing for comparison of results (Kiene and Hutchings 1994, Chazottes et al. 1995, Pari et al. 1998, Edinger et al. 2000, Schoenberg 2001, Chazottes et al. 2002, Tribollet and Golubic 2005, Tribollet 2008b). Micro- and bulk density of the coral skeleton were measured using the buoyant weight technique as described by Bucher et al. (1998). Between January and December 2011, 3 coral blocks were collected every month and were preserved in a buffered 4% solution of formaldehyde in seawater.

3.2.2 Sample analyses

Colonized blocks were cut in half perpendicular to the upper side. The first halves were used to estimate the bioeroded surface area by euendoliths (in cm^2) on the upper side, by taking pictures under a Scanning Electronic Microscope (SEM, Zeiss EVO LS15, Alizés Platform, IRD, Bondy, France). Twenty pictures were taken per coral block ($n = 60$ per month) at panoramic magnification $\times 1500$, and were analyzed using the software ImageJ. The second halves of blocks were used to prepare thin sections according to the technique described by Golubic et al. (1970), and Tribollet et al. (2002). These thin sections were observed under a light microscope (Nikon Eclipse LV100) to allow the determination of (1) the species composition of euendolithic communities, (2) the relative abundance (RA) of living filaments inside substrates ($n > 120$ measurements per month) expressed in % (\pm the confidence interval), and (3) the mean depth of penetration (P_{80}) in cm at which 80%-90% of the living euendolithic filaments could be observed inside coral blocks ($n > 120$ measurements per month; see technique description in Tribollet et al. 2009). To complete the identification of euendoliths, small pieces of sample were decalcified ($\text{HCl} < 10\%$) allowing the observations of a few euendolithic filaments at a time. Identification was based on morphological criteria with the help of Stjepko Golubic, and according to Bornet and Flahault (1889) and Wisshak et al. (2011b). Only species with relative abundance higher than 5% are presented in this paper.

The quantity of carbonate dissolved per month, called here ‘biogenic dissolution’ (BD), was calculated using the following equation (adapted from Tribollet et al. 2009):

$$\text{BD} = \frac{\text{Depth of penetration} \times \text{Bioeroded surface area} \times \text{Density}}{\text{Surface area of blocks}}$$

where ‘BD’ is expressed in g of CaCO_3 dissolved per linear square meter of reef after a certain time of exposure (e.g. one month of exposure for blocks colonized by euendoliths during one month), ‘depth of penetration’ is P_{80} in cm, ‘bioeroded surface area’ is the bioeroded surface area of block surfaces exposed to colonization by euendoliths multiplied by $(100 - (\% \text{ of porosity of coral skeleton}))$ in cm^2 (here we considered only 5 sides per block as the bottom side was exposed to a different light regime and porosity was 53%), ‘density’ is the coral skeleton microdensity ($2.58 \pm$

0.06 g cm⁻³) as filaments of euendoliths grow into the microstructure of the skeleton, not in its void spaces, and 'surface area of block' is the surface area of the 5 sides of each block exposed to colonization (the bottom side was discarded). We assumed here that the measured bioeroded surface area and P₈₀ on the upper sides of blocks were representative of the 5 sides as blocks were small enough to be exposed to the same light intensity.

By knowing the initial dimensions of coral blocks, it was also possible to estimate the percentage of carbonate removed by grazers on each sample, by analyzing pictures of thin sections taken by a high resolution Nikon camera (Nikon Camera Digital D5100 with AF-S Micro Nikkor 60mm objective) using the software imageJ ($n > 12$ measurements per month). Grazing rates were then calculated using the following equation:

$$\text{Grazing} = \frac{\text{Percent of grazing} \times \text{Volume of blocks} \times \text{Density}}{\text{Surface area of blocks}}$$

where 'grazing' is expressed in g of CaCO₃ eroded per linear square meter of reef after a certain time of exposure (i.e. xx months), 'volume of block' is expressed in cm³ (initial length x height x width), 'density' is the bulk density of the coral skeleton in g.cm⁻³ (1.86 ± 0.1 g cm⁻³) as grazers abrade simultaneously voids and skeleton, and 'surface area of block' is similar to that used for BD, in cm².

3.2.3 Statistical analysis

Statistical analyzes were performed under the R statistical framework (R. Development Core Team 2014). All data sets were analyzed with non-parametric tests because homogeneity of variance and normality distribution were not met (Bartlett test and Shapiro test, respectively) even after data transformation (Hollander et al. 2014). The Kruskal-Wallis test (with $\alpha = 5\%$) was used to determine if measured variables (i.e. relative abundance and depth of penetration of euendolithic filaments, biogenic dissolution, and grazing) varied significantly among the different durations of exposure (from 1 month to 12 months). When the Kruskal-Wallis test was significant a pairwise post-hoc analysis of Mann and Whitney was realized using a correction of Bonferroni (Hollander et al. 2014).

To fit biogenic dissolution values and to obtain a rate of the biogenic dissolution after 12 months of exposure, we used a logistic growth model in R statistical framework with the nls2 library (Grothendieck 2013):

$$\frac{A}{(1 + e^{X-t})/S}$$

where ‘A’ is the maximum asymptotic value, ‘X’ is the time where A/2 is observed, ‘S’ is the maximum slope and ‘t’ is the time of exposure. To see possible correlation between grazing and biogenic dissolution, the correlation of Spearman was used (Hollander et al. 2014). Finally to determine the main variables driving biogenic dissolution dynamics over a year period, a hierarchical cluster analysis was performed based on dissimilarity matrix using Bray-Curtis distances (Murtagh and Legendre 2014). A non-metric multidimensional scaling analysis (nMDS) was performed using this matrix as well as a hierarchical cluster analysis to graphically represent results (Faith et al. 1987).

3.3 Results

3.3.1 Euendolithic species

Euendoliths observed in the experimental coral blocks comprised (i) chlorophytes including *Phaeophila* sp. (Figure 25a), *Eugomontia* sp., (Figure 25b) and *Ostreobium* sp. (Figure 25c), (ii) two cyanobacteria comprising *Mastigocoleus testarum* (Figure 25d) and *Plectonema terebrans* (Figure 25e), and (iii) unidentified fungi (Figure 25f). Due to relative morphological similarities between *Eugomontia* sp. and *Phaeophila* sp. and difficulties sometimes to distinguish these two species from unidentified large chlorophytes, all these euendoliths were grouped in one category named ‘unidentified chlorophytes’. *Ostreobium* sp. was easily identified as this chlorophyte presents siphonous and polymorphic filaments. *Plectonema terebrans* and fungi were also grouped in one category named ‘thin filaments’ as the diameter of their filaments did not exceed 1-2 µm and cells in

some filaments of *P. terebrans* were difficult to distinguish. Moreover perpendicular branches and reproductive organs of fungi were usually absent rendering difficult their differentiation from *P. terebrans* filaments.

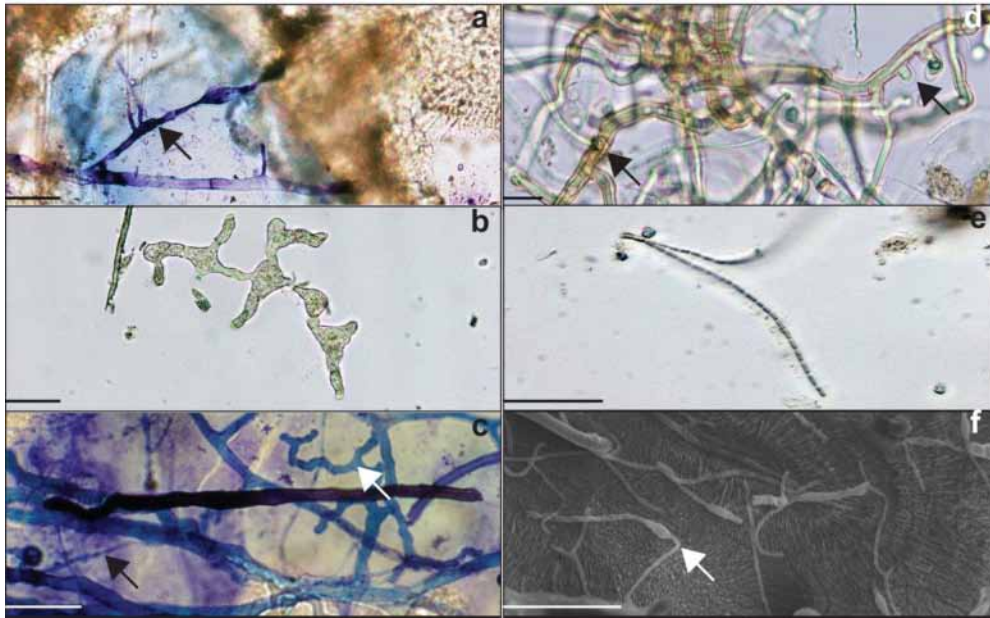


Figure 25 Euendolithic filaments or borings observed on colored thin sections or after decalcification under light microscopy, or under SEM. a – *Phaeophila* sp. filament (Chlorophyta, on thin section); b – *Eugomontia* sp. filament with a few cells (Chlorophyta, after decalcification); c – *Ostreobium* sp. filaments Chlorophyta, on thin section) with the white arrow indicating the typical shape of this alga and the black arrow highlighting filaments of fungi; d – *Mastigocoleus testarum* filaments (Cyanobacteria, after decalcification) with heterocystous cells (black arrow); e – *Plectonema terebrans* filaments (Cyanobacteria, after decalcification); f – borings of unidentified euendolithic fungi (under SEM). Scale bar=20 μ m.

3.3.2 Successions of communities: abundance and distribution of euendoliths

After one month of exposure, euendolithic communities were mostly composed of unidentified chlorophytes even though thin filaments and the cyanobacterium *M. testarum* were observed (mean RA of 83% for unidentified chlorophytes, Figure 26a). Filaments of *M. testarum* and *P. terebrans* as well as fungi were observed in all blocks during the overall duration of the experiment but their mean relative abundance never exceeded 20% (Figure 26c,d). The cyanobacterium *Hyella* sp. was also observed in one month-old blocks but was very rare (RA < 0.5%). In 2 and 3 months-old blocks,

the unidentified chlorophytes remained dominant with a mean RA of 52% (Figure 26a). About 2% can be attributable to *M. testarum*, 0.5% to thin filaments and the rest to *O. quekettii*. The unidentified chlorophytes never penetrated deeper than 0.5 mm into coral skeletons (Figure 26a).

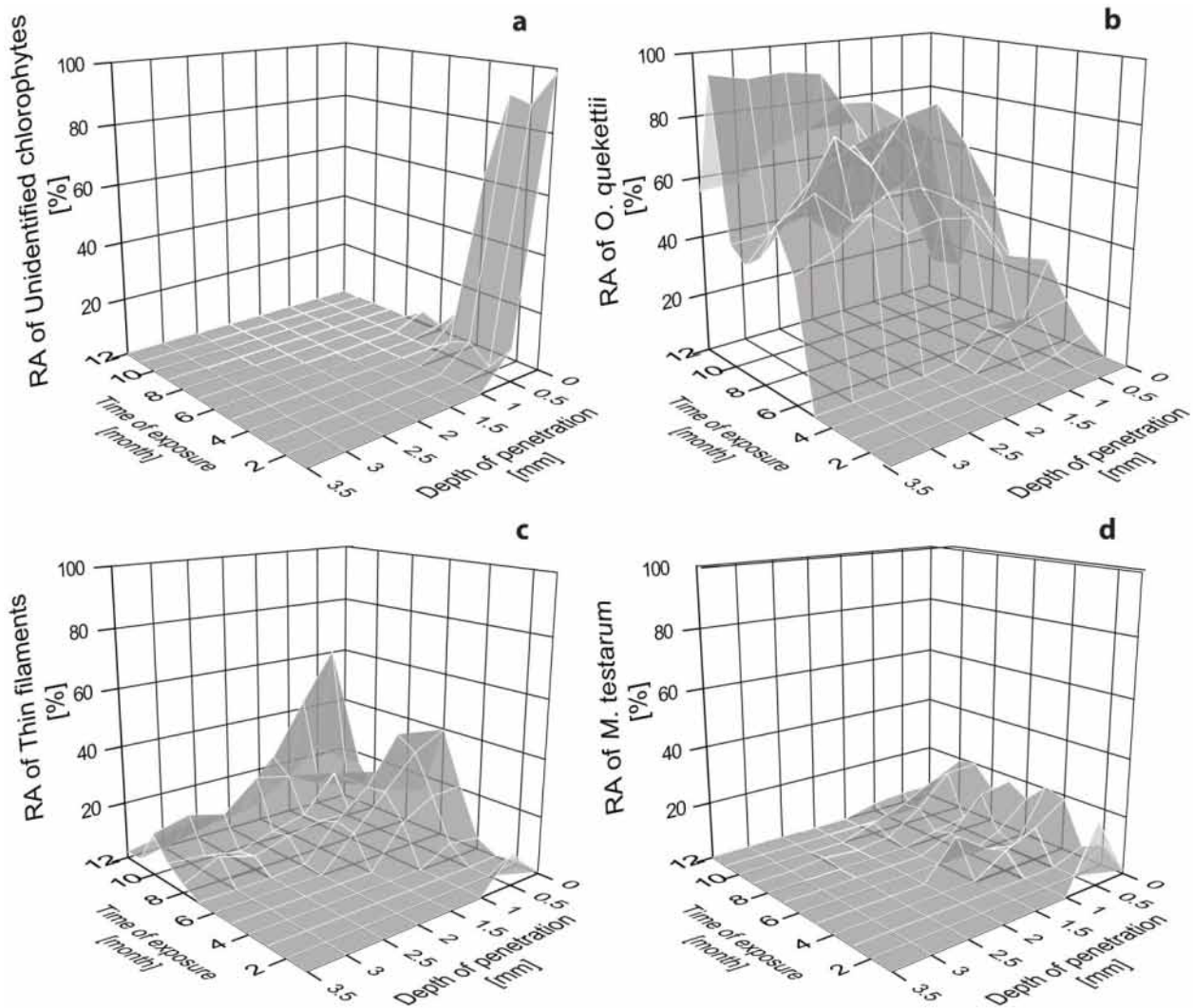


Figure 26 Mean relative abundance (RA) of euendolithic species as a function of time (in months) and their depth of penetration in substrates (in mm). a – Unidentified chlorophytes (i.e. *Phaeophila* sp. + *Eugomontia* sp. + unidentified species); b – The chlorophyte *Ostreobium* sp.; c – Thin filaments (i.e., *Plectonema terebrans* + fungi); d – The cyanobacterium *Mastigocoleus testarum*.

Similarly filaments of *M. testarum* were abundant beneath the surface of substrates although a few filaments could be observed down to 2 mm (their relative abundance at this depth was less than 2%; Figure 26d). Between 4 and 6 months, the relative abundance of unidentified chlorophytes and *O. quekettii* was inversely correlated (Spearman test, $r = -0.81$, $p < 0.01$), with RA of unidentified

chlorophytes reaching less than 1% after 6 months of exposure (Figure 26a) and RA of *O. quekettii* 42% (Figure 26b). After more than 6 months of exposure, *O. quekettii* dominated euendolithic communities. Its relative abundance was maximal (> 70%) after 11 months of exposure (Figure 26b). The rest of the communities comprised thin filaments (13%) and rare filaments of *M. testarum* (4%). *O. quekettii* and thin filaments could penetrate deep into coral skeletons reaching sometimes more than 4 mm (Figure 26b, c). *O. quekettii* was the most abundant species between 0.5 mm and 4 mm below the substrate surface with a mean RA of 43% (Figure 26b).

3.3.3 Surface area bioeroded and depth of penetration (P_{80})

After one month of exposure, the mean surface area bioeroded by euendoliths was about $17.6\% \pm 2.1\%$. During the first four months of exposure, the surface area bioeroded increased significantly (Mann and Whitney, $p < 0.01$; Tableau 4) and reached a mean value of 40%. After 4 months of exposure, the surface area bioeroded was 38% on average, except between 7 and 9 months of exposure (lowest mean quantified, 28%).

The mean depth of penetration of living euendolithic filaments (P_{80}) increased slowly during the first four months of exposure (Tableau 4). Between the 4th and 7th months of exposure, P_{80} increased exponentially and reached a maximum mean value of 3.19 ± 0.19 mm after 7 months of exposure. Finally, after 8 months of exposure, depths of penetration tend to stabilize with a mean value of 2.55 ± 0.20 mm.

Tableau 4 Mean bioeroded surface area and mean depth of penetration P_{80} by euendoliths in dead coral blocks over a 12 months period.

Time of exposure	Bioeroded surface area	Depth of penetration
<i>Months</i>	<i>% ± IC</i>	<i>mm ± SEm</i>
1	17.62 ± 2.10	0.08 ± 0.02
2	28.64 ± 2.60	0.10 ± 0.01
3	32.22 ± 2.40	0.19 ± 0.02
4	40.55 ± 2.40	0.42 ± 0.04
5	39.44 ± 3.80	1.63 ± 0.12
6	33.76 ± 2.40	2.12 ± 0.15
7	27.91 ± 2.00	3.19 ± 0.19
8	25.61 ± 2.10	2.66 ± 0.22
9	29.20 ± 2.20	2.77 ± 0.22
10	36.32 ± 2.80	2.35 ± 0.22
11	38.43 ± 2.60	2.69 ± 0.18
12	39.70 ± 2.60	2.29 ± 0.24

3.3.4 Biogenic dissolution rates

The quantity of dissolved calcium carbonate by euendoliths increased significantly over time (Mann and Whitney, $p < 0.001$) but non-linearly (Figure 27). The dynamics of the biogenic dissolution process presented indeed 3 steps. First, between 1 and 3 months of exposure, biogenic dissolution increased slowly reaching 66 ± 0.8 g of dissolved CaCO_3 per square meter of reef after 3 months of exposure (Figure 27). Within this period of 2 months, the mean rate of dissolved CaCO_3 was $30 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$. Second, between 4 and 5 months of exposure, biogenic dissolution increased exponentially reaching a mean of $739 \pm 11 \text{ g m}^{-2}$ after 5 months of exposure. During this short period of time, the mean rate of biogenic dissolution was $564 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$. Finally after 6 months of exposure, the process slowed down dramatically. Biogenic dissolution reached a ‘plateau’ with a mean value varying between 742 and 1134 g m^{-2} after 8 months and 11 months, respectively (Figure 27); the mean rate

of biogenic dissolution was $23 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ for the period comprised between 7 and 12 months of exposure. This process, as described above, is typically a logistic growth model in three steps.

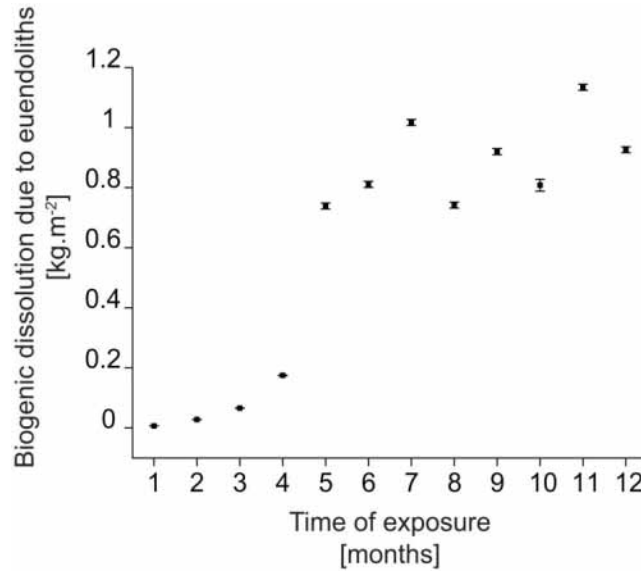


Figure 27 Bioerosion by euendoliths as a function of time. Rates are expressed in kg of CaCO_3 dissolved per linear m^2 of reef (Mean \pm standard error).

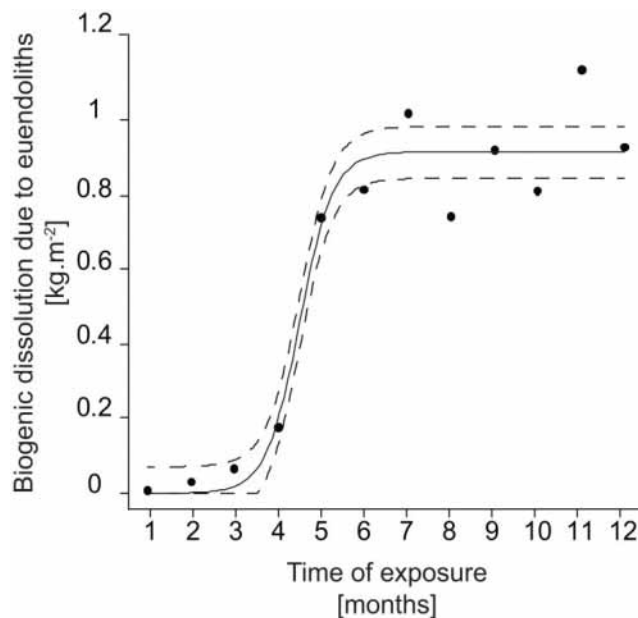


Figure 28 Preliminary logistic growth model of the process of biogenic dissolution in kg of CaCO_3 dissolved per linear m^2 of reef as a function of time. Solid line relates to fitted values, and dotted lines show the confidence interval of fitted values.

A preliminary model was then developed to highlight the process kinetics and to estimate the mean rate of biogenic dissolution for a 12 months period (Figure 28). The expression of a logistic model growth was used in R to fit our biogenic dissolution dataset. The asymptotic value or the maximum value of biogenic dissolution was $0.91 \pm 0.04 \text{ kg m}^{-2}$; half of the biogenic dissolution was realized after 4.5 ± 0.2 months and the maximum of slope was $0.37 \pm 0.15 \text{ kg m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$. The 3 steps-process was confirmed by the non-metric multidimensional scaling (nMDS) with the hierarchical cluster analysis (Figure 29). The low value of stress indicates that the representation is reliable: the distance between studied months (circle) correlate well with the dissimilarity of the three clusters (ellipses). In addition, the nMDS showed how the different measured biological parameters influenced each step. The early step of biogenic dissolution appeared to be driven by the abundance of unidentified chlorophytes while the second step seemed to be related to the shift in community species composition. In contrast, the final step was clearly driven by the abundance of the chlorophyte *Ostreobium quekettii* and the intensity of grazing.

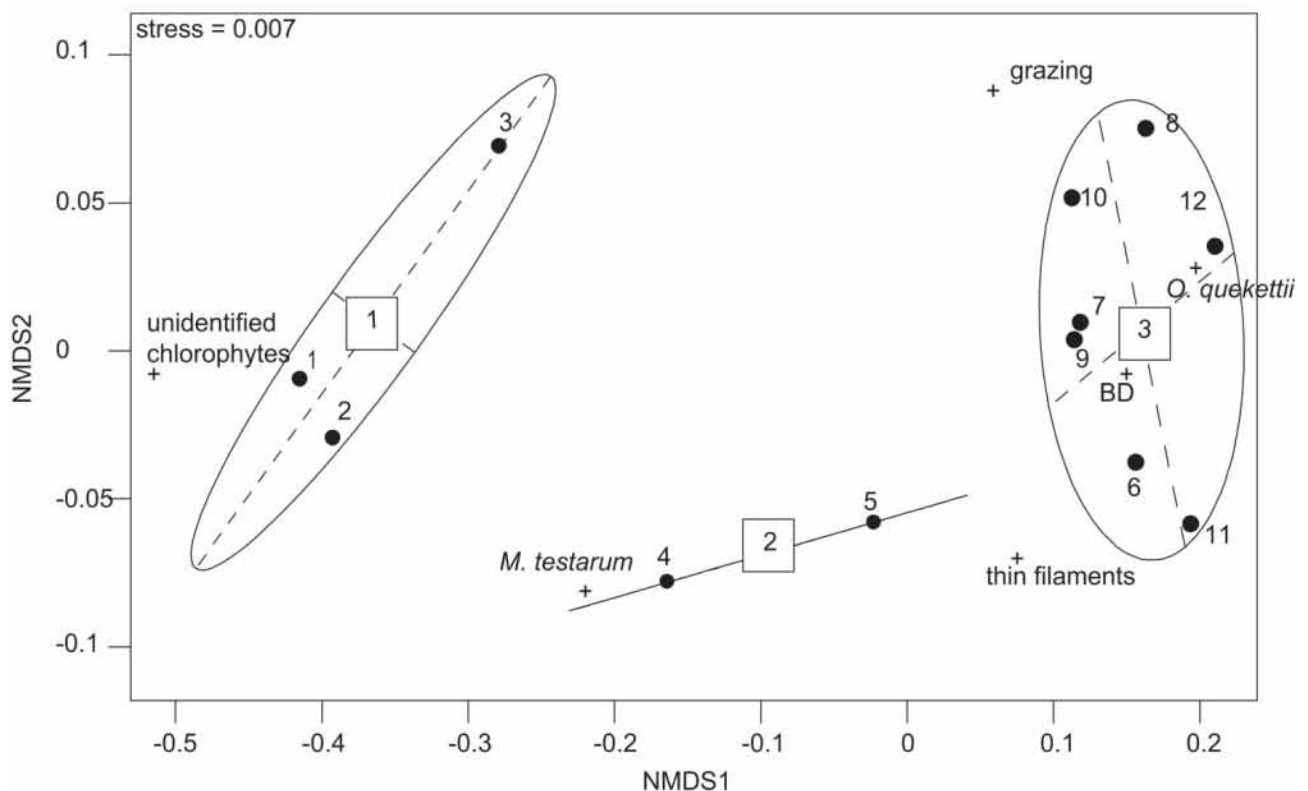


Figure 29 Non-metric multidimensional scaling (nMDS) realized after clustering the relative abundance of euendolithic species, biogenic dissolution (BD), and grazing over the duration of the experiment.

3.3.5 Grazing pressure

Based on observations of block surfaces under a binocular microscope, grazing traces appeared to be due mostly to parrotfishes, confirming a few *in situ* observations during block collection. Between 1 and 7 months of exposure, grazing increased almost linearly (from 35 ± 11 to 365 ± 51 g of CaCO_3 eroded per square meter of reef, respectively; Figure 30). Except for the two peaks at 8 and 10 months of exposure (grazing rate $> 600 \text{ g.m}^{-2}$), after 7 months of exposure grazing rate values oscillated around the mean obtained after 12 months of exposure, i.e. $339 \pm 81 \text{ g m}^{-2}$ (Figure 30). Biogenic dissolution and grazing were strongly negatively correlated after 7 months of exposure (Spearman correlation, $r = -0.92$, $p < 0.01$).

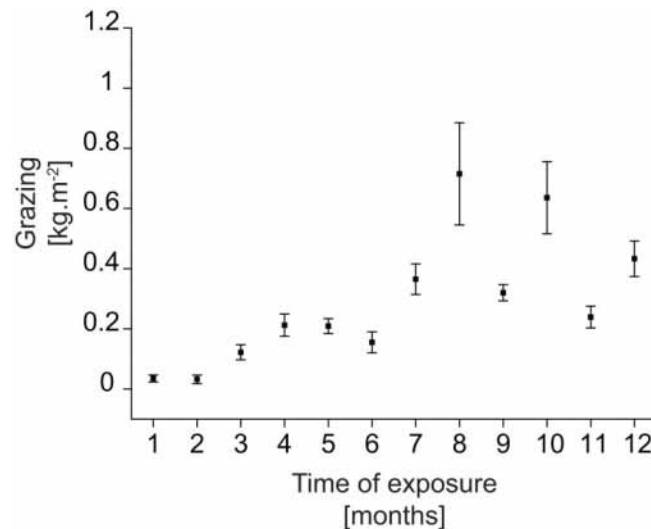


Figure 30 Bioerosion by grazers as a function of time. Rates are expressed in kg of CaCO_3 dissolved per linear m^2 of reef (Mean \pm standard error).

3.4 Discussion

The present study of euendolithic community successions with a monthly resolution reveals the three main steps in the colonization of newly available dead carbonate substrates: (i) an early community

development stage between 0 and 3 months where large chlorophytes such as *Phaeophila* sp. are dominant, (ii) an intermediate stage between 3 and 6 months where the chlorophyte *Ostreobium* sp. the main agent of biogenic dissolution, starts to settle down and to dominate communities, and (iii) a final stage, after more than 6 months of exposure, where *Ostreobium* sp. dominates largely microboring communities. The present work confirms that colonization by euendoliths of newly available carbonate substrates is rapid (a few days or weeks) and is dominated by large pioneer chlorophytes, especially the green alga *Phaeophila* sp., and cyanobacteria such as *Mastigocoleus testarum* (see Chazottes et al. 1995, Kiene et al. 1995, Le Campion-Alsumard et al. 1995a, Gektidis 1999, Vogel et al. 2000, Tribollet et al. 2006, Tribollet 2008b). Those communities are characteristic of ‘immature communities’ (Gektidis 1999). Here, the relative abundance of large unidentified chlorophytes, comprising mostly *Phaeophila* filaments, was higher than 60% during the first 4 months of exposure which is similar to the findings of Kiene et al. (1995) and Vogel et al. (2000) in limestone in Bahamian and Australian reefs. Although Chazottes et al. (1995) also found *Phaeophila* in abundance in one-month old coral blocks in French Polynesia, the relative abundance of this species in communities decreased rapidly after the second month of exposure. This could result from the intense grazing quantified on blocks in French Polynesia which certainly limited the development of epiliths and *Phaeophila*, and postponed *Ostreobium* settlement (seen after 6 months of exposure). In the present study, significant traces of grazing were only observed on blocks after a few months of exposure suggesting that epilithic and euendolithic communities developed slowly on the studied reef in New Caledonia compared to those growing in French Polynesian reefs. Grazers are indeed not attracted by substrates until epilithic (mostly turfs) and euendolithic communities on which they feed, start to be well developed (Bruggemann et al. 1994). Interestingly in the present study, *Ostreobium* sp. started settling on new dead coral skeletons as soon as the 3rd month of exposure (but represented less than 5% of euendolithic communities). In mollusc shells Carreiro-Silva et al. (2005) also observed *Ostreobium* filaments after 49 days. To the contrary of what was suggested in previous studies, this green euendolithic alga appears thus as an early colonist of dead carbonate substrates in shallow reefs. Most studies have indeed reported the presence of *Ostreobium* sp. in dead substrates comprising limestone, calcite spar, mollusc shells and coral skeletons, only after more than 6-12 months of exposure (Chazottes et al. 1995, Kiene et al. 1995, Le Campion-Alsumard et al. 1995a, Gektidis 1999, Vogel et al. 2000, Tribollet et al. 2006, Tribollet 2008a).

All pioneer euendolithic species were located within the first few hundred micrometers beneath the substrate surface, with the exception of a few filaments of *M. testarum* seen down to 2 mm below the

surface. These species are indeed known as photophile euendoliths which do not penetrate deep into substrates as they require high light intensities to insure photosynthesis (see review by Tribollet (2008a)). In contrast, *Ostreobium* is a sciaphile or oligophotic euendolith, i.e. that it is adapted to low light intensities (Fork and Larkum 1989, Tribollet et al. 2006), and thus, can penetrate deep inside substrates (max depth > 4 mm after 6 months of exposure) and presents a large bathymetric distribution (found down to 300 m depth; Lukas (1978); Kiene et al. (1995); Radtke et al. 1996). It can also be easily photoinhibited by sudden important light intensities like in the case of a rapid bleaching event in live corals (Fine et al. 2005). Its light regime requirements may thus explain why it was not observed on one month-old blocks. Like suggested by Vogel et al. (2000), we strongly emphasize that *Ostreobium* can only settle on substrates once they are colonized by epilithic organisms (biofilms, and then turfs at the early stages) and pioneer euendoliths, which provide shade (see also Radtke et al. 1996). As soon as those conditions were met in the present experiment, *Ostreobium* started rapidly to dominate communities. The shift in euendolithic community species composition in favour of *Ostreobium* occurred between the 4th and 5th months of exposure. Although such shift was suggested previously by Chazottes et al. (1995) and Kiene et al. (1995), its period of occurrence was not highlighted due to the temporal resolution selected in each experiment (2-3 months and then, 6 months or more). Here, after 6 months of exposure, the relative abundance of *Ostreobium* reached more than 45% while that of large unidentified chlorophytes (mostly *Phaeophila*) dropped down to 1%. The outcompetition between *Ostreobium* and *Phaeophila* was first reported by Le Campion-Alsumard et al. (1995a) in shallow waters where light intensity is high. The other species observed in the present study after 6 months of exposure were essentially the cyanobacterium *P. terebrans* and fungi. The presence of these species in addition to *Ostreobium* characterizes 'mature communities' (Chazottes et al. 1995, Kiene et al. 1995, Gektidis 1999, Vogel et al. 2000, Tribollet 2008b). Such community species composition seems to be maintained after 12 months of exposure (Chazottes et al. 1995, Kiene et al. 1995, Tribollet 2008a) unless a major event occurs. An extreme grazing pressure for instance, can modify dramatically community assemblages by removing most of settled euendolithic filaments in substrates allowing more light to penetrate inside the carbonate structure. The remaining filaments can then grow inside substrates until they reach their new depth of compensation (photosynthesis = respiration) while new pioneer euendoliths colonize substrate surfaces (Schneider and Torunski 1983, Chazottes et al. 1995). In general, grazers do not remove all euendolithic filaments inside coral skeleton allowing *Ostreobium* to remain the dominant species in substrates exposed more than 6 months to colonization, but are sufficient to offer new surfaces available to colonization by cyanobacteria such as *Hyella* sp. and *M. testarum*. This is why these pioneer species are often observed within mature communities, but in relatively low

abundance (less than 0.5% for *Hyella* sp. and 20% for *M. Testarum* here; see also Chazottes et al. 1995, Tribollet et al. 2006, Tribollet 2008b).

With a monthly resolution, we highlight how much the dynamics of euendolithic communities and grazing pressure controlled the process of biogenic dissolution over a year period. First of all, pioneer communities within the first 3 months of exposure drove a slow process of biogenic dissolution with a mean rate of $30 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ although the amount of dissolved CaCO_3 after 3 months of exposure was 66 g m^{-2} , which is similar to what found Chazottes et al. (1995), and Peyrot-Clausade et al. (1995) in 2 months-old blocks in French Polynesia ($\sim 73 \text{ g m}^{-2}$ after recalculation with a microdensity for *Porites* coral skeleton of 2.58 g.cm^{-3} and a porosity of 53%). This was due to the low depth of penetration of euendolithic filaments at this early stage of community development ($< 400 \text{ }\mu\text{m}$), and not to the colonization of surfaces which was already important ($> 30\%$ like in Chazottes et al. 1995) and the large diameter of pioneer euendolithic filaments ($> 10 \text{ }\mu\text{m}$). Carbonate biogenic dissolution became a very efficient process during the community shift with a mean rate of $564 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ (rate obtained the 4th and 5th month of exposure). The rate of the biogenic dissolution increased exponentially during this short period of time (one month) and was multiplied by a factor 10. This resulted from the 3D network development of *Ostreobium* filaments within substrates (increase of filament abundance and depth of penetration) as described above. Once *Ostreobium*'s population became stable after 6 months of exposure, -i.e. *Ostreobium* filaments reached their depth of compensation (about 4 mm which is similar to that found by Tribollet 2008b)-, the mean rate of biogenic dissolution slowed down and reached a 'plateau' ($23 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$). Interestingly the estimated average rate of biogenic dissolution provided by the model after 12 months of exposure ($0.91 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) was of the same order to rates estimated on offshore reefs on the Great Barrier Reef after one year of exposure, although those reefs were more influenced by oceanic conditions than the present studied site (0.5 to $1.1 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ after recalculation with microdensity and porosity of *Porites* skeletons, Tribollet & Golubic 2005). Those rates are comparable as the same techniques were used for their quantification (SEM picture analysis and thin sections; see Tribollet 2008b). Tribollet (2008b)'s methodology, although it prevents from confounding initial microbioerosion like in Chazottes et al. (1995) and avoids subjective estimations like in Vogel et al. (2000) and Carreiro-Silva et al. (2005), allows only the quantification of the amount of CaCO_3 dissolved by euendoliths alive at the time of collection. It is like an instantaneous 'snap shot' of a community activity at a given time. It cannot provide the cumulative effects of euendolithic communities on carbonate substrates over a given time period and does not reflect the potential long term impact of abiotic

factors. The survey of biogenic dissolution rates at different periods of time like in the present study allows however, determining the possible impacts of biotic and abiotic factors on the process. Here, biogenic dissolution variation within the last 7 months of the experiment resulted from grazing activity as a strong inverse correlation between the two processes was found during this period. Grazing was especially important after 8 and 10 months of exposure reducing biogenic dissolution by about 30% (the 'residual biogenic dissolution' was thus measured; see definition in Chazottes et al. 1995). This synergy between grazers and euendoliths has first been well described by Schneider and Torunski (1983) in the Adriatic Sea and later by Chazottes et al. (1995) in coral reefs. It has been reported as the main bioerosion process in dead substrates after more than 12 months by Tribollet and Golubic (2005). Here, it also appears as the main bioerosion process on dead carbonates exposed 6 to 12 months to colonization.

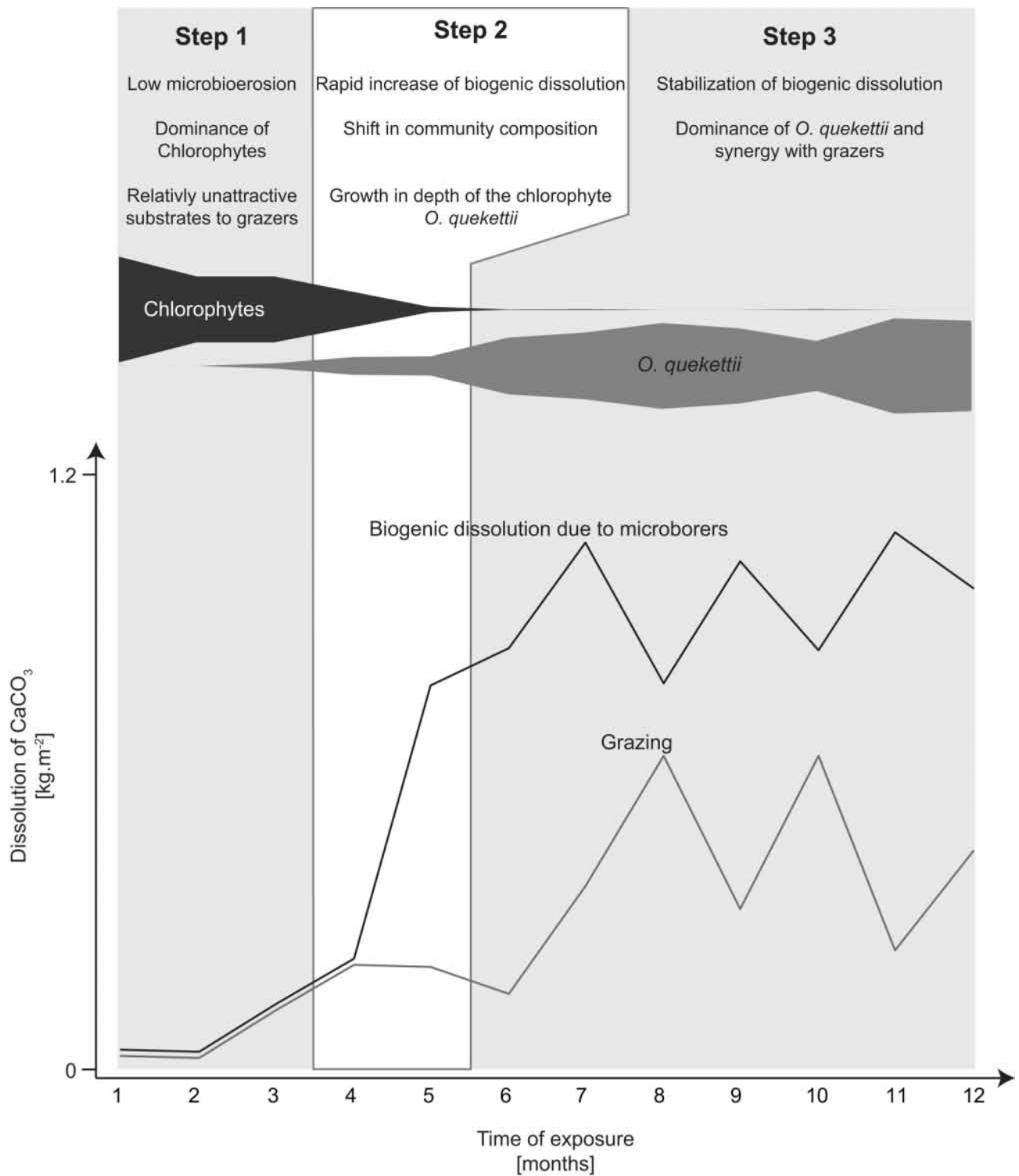
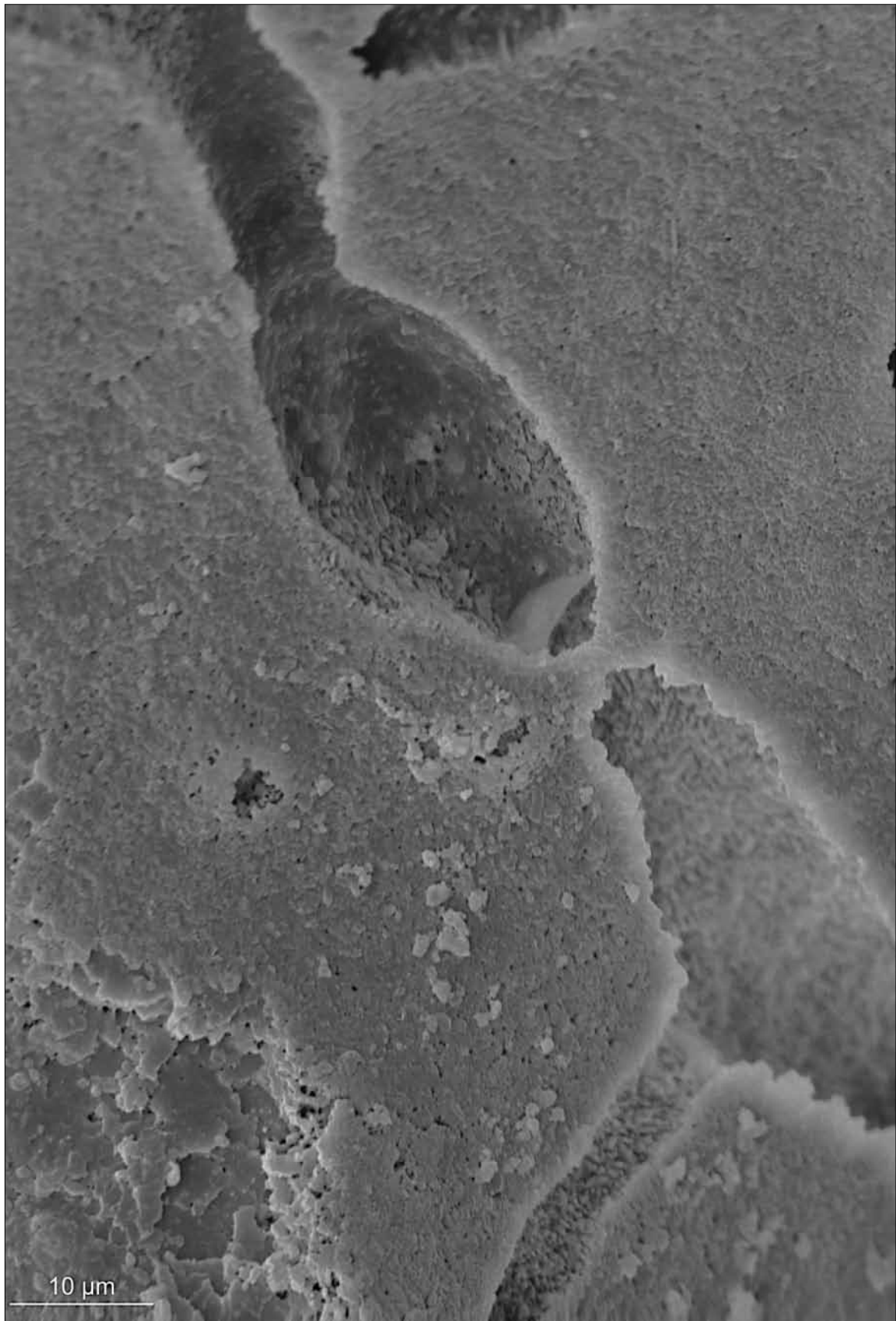


Figure 31 Graphic representation of temporal dynamics of the process of biogenic dissolution of carbonates by euendoliths and interaction with grazers.

In conclusion, the present experiment revealed the 3 steps in the process of biogenic dissolution over a year period confirming that it is a neither linear, nor proportional process over time. It also suggested that rates estimated after 12 months of exposure should be considered as conservative rates (probably minimum values). This is the first time that such pattern is highlighted under natural conditions with a moderate grazing pressure. Due to the experimental design, temporal resolution, and biotic conditions (intense grazing), Chazottes et al. (1995) could only report part of the kinetics of the process. The present study also highlights that the biogenic dissolution process is particularly efficient during the community shift between the 4th and the 5th month of exposure and after a grazing episode (similar slopes). It took indeed about one month for the remaining *Ostreobium* filaments to reach again their depth of compensation as the amount of calcium carbonate dissolved per square meter after a high grazing episode (e.g. 8 months) was of the same order to that estimated prior to grazing (Figure 31). This fast growth in depth inside substrates may be the result of the avoidance of an increased light intensity by *Ostreobium* filaments as epiliths and euendoliths near the surface have been scrapped off by grazers. This reinforces the idea that the chlorophyte *Ostreobium* is a very efficient bioeroding microorganism in coral reef systems. It should be noticed here however, that euendolithic community dynamics over 12 months were studied starting in the summer season (December). Biofilms and epilithic covers may develop slowly in winter due to reduce light intensity and seawater temperature, and thus may slow down euendolith settlement (especially that of *Ostreobium*), successions and therefore, biogenic dissolution. This should be investigated over several years to highlight possible seasonal and inter-annual variations. Such data would definitely improve our capacity to better predict the response of biogenic dissolution to climatic and anthropogenic factors, and therefore to better evaluate coral reef future by 2100.



*Photographie, prise au microscope électronique à balayage, d'une galerie creusée par un filament microperforant.
Crédit photo : J. Grange.*

**Chapitre IV-Variabilité temporelle des successions de
communautés microperforantes : Influence des
paramètres biotiques et abiotiques**

Ce chapitre fera l'objet d'un article qui sera soumis en d'ici fin 2015 à « Coral Reefs ».

Auteurs : J.S. Grange, Rybarczyk H., Dupouy C., Golubic S., Saliot A., Tribollet A.

Titre : Main biotic and abiotic factors influencing successions of microboring communities in coral reefs – a study of six series of one year.

Résumé

Les modèles biogéochimiques développés pour prédire le devenir des récifs coralliens dans le contexte du changement climatique considèrent la dissolution biogénique réalisée par les microperforants comme négligeable alors que ce processus constitue une des principales forces de destruction des récifs coralliens. Pourtant, des études ont observé une stimulation de ce processus due à l'accélération du développement de certaines chlorophycées comme *Ostreobium quekettii* en condition d'eutrophisation ou d'acidification. Pour la première fois, une étude (Chapitre III) a permis de mettre en évidence, i/ qu'*O. quekettii* était recruté après seulement 3 mois de colonisation, ii/ qu'un « shift » des communautés microperforantes pouvait avoir lieu après 6 mois de colonisation et enfin iii/ que la dynamique temporelle de la dissolution biogénique à la résolution mensuelle sur un an était réalisée en trois étapes. Ces trois étapes, décrites précédemment, sont principalement contrôlées par les successions temporelles des communautés microperforantes mais également par la pression de broutage. Cependant, cette étude, durant laquelle la colonisation par les microperforants avait commencé en été, a été réalisée sur une série temporelle unique. Pour mieux comprendre le processus de dissolution biogénique il semble donc essentiel d'observer la variabilité temporelle (interannuelle et saisonnière) de la dynamique des successions de communautés microperforantes qui contrôlent la dissolution ainsi que les paramètres biotiques et abiotiques les influençant. Une étude utilisant des blocs de squelette corallien exposés entre 1 et 12 mois à la colonisation par les microperforants durant six périodes d'un an a donc été réalisée. Trois de ces colonisations ont démarré en été et trois autres en hiver, permettant d'observer la variabilité interannuelle et saisonnière des successions de communautés microperforantes. En parallèle, un suivi des paramètres abiotiques (température, salinité, nutriments...) et biotiques (couvert épilithique et broutage) a été réalisé. Une forte variabilité temporelle des successions de communautés microperforantes a été

observée, contrôlée principalement par la température de l'eau de mer, la turbidité mais également la pression de broutage et le type de couvert épilithique. *Ostreobium* qui est l'agent principal de la dissolution biogénique, s'installe plus rapidement lorsque la colonisation commence avec des températures de l'eau plus élevées. Cette étude pourrait suggérer qu'une augmentation de température combinée à l'eutrophisation et/ou l'acidification des océans pourrait accélérer à long terme la dissolution biogénique des récifs du fait d'une installation plus rapide d'*O. quekettii* sur les substrats carbonatés. Enfin, un modèle conceptuel des interactions entre microbioérodeurs, paramètres environnementaux, broutage et épilithes a pu être créé pour la première fois.

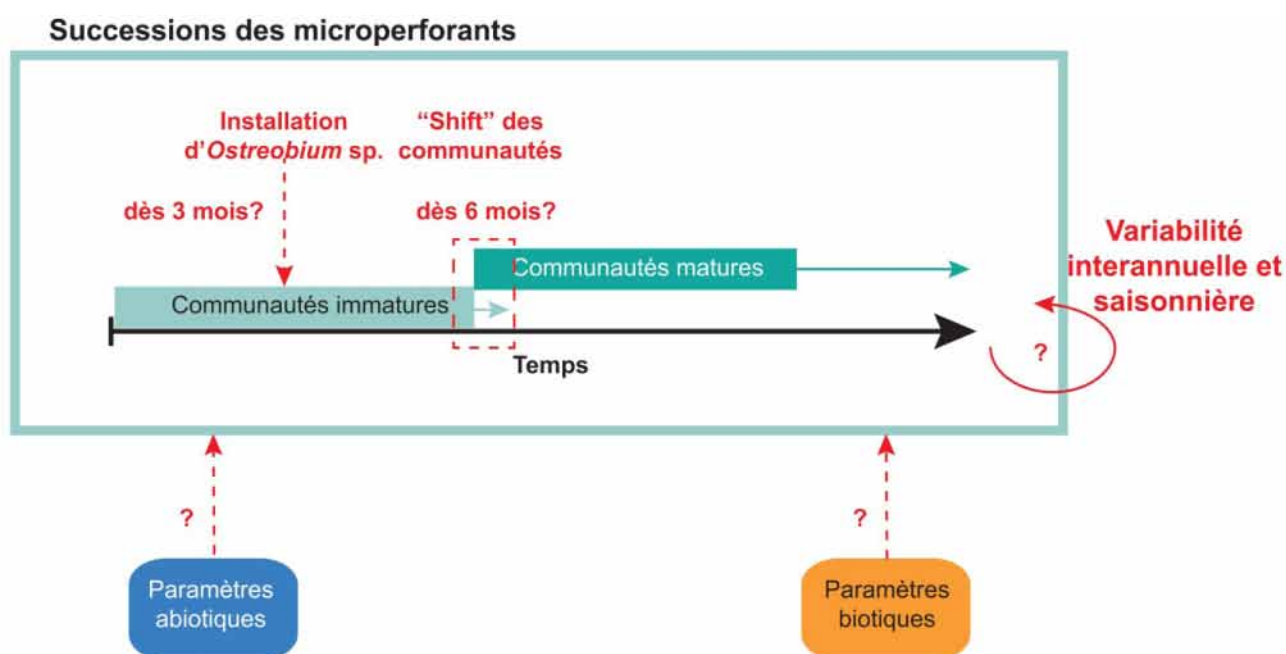


Figure 32 Illustration des questions auxquelles ce chapitre répond : Est-ce que la dynamique temporelle des successions de communautés microperforantes décrites dans Grange et al. 2015 est identique quels que soient les paramètres biotiques ou abiotiques environnant et la saison à laquelle les microperforants vont coloniser le substrat ?

4.1 Introduction

Microborers, also called euendoliths (see definition in Golubic et al. 1981), comprise cyanobacteria, chlorophytes and fungi which play major roles in coral reef functioning as agents of carbonate bioerosion in synergy with grazers (see review by Tribollet 2008a), benthic primary producers (Vooren 1981, Tribollet et al. 2006, Casareto et al. 2008) and contributors to reef sedimentation and cementation (Schneider and Le Campion-Alsumard 1999, Perry 2000, Perry and Hepburn 2008). These microorganisms are able to colonize all types of carbonate (CaCO_3) substrates such as sediment grains (Perry 1998), thalli of crustose coralline algae (Tribollet and Payri 2001, Reyes-Nivia et al. 2014), skeletons of living or dead corals (Lukas 1974, Le Campion-Alsumard et al. 1995b, Fine et al. 2005, Tribollet 2008b) and mollusk shells (Mao Che et al. 1996, Radtke and Golubic 2005) by chemical means (see review by Tribollet 2008a, Garcia-Pichel et al. 2010). This process of carbonate dissolution is called biogenic dissolution (see Tribollet et al. 2009).

Rates of biogenic dissolution quantified in various coral reefs, using microscopy or buoyant weight techniques, vary between 0.02 and 1.08 kg of CaCO_3 per linear m^2 of reef per year (after conversion of rates according to Tribollet et al. 2009, Chazottes et al. 1995 for lower rates, Tribollet 2008b for higher rates) and are influenced by various biotic and abiotic factors. Among biotic factors, the impact of the substrate epilithic cover was rarely studied. Chazottes et al. (2002) showed that after one year of exposure the highest rates of biogenic dissolution were quantified in substrates largely covered by encrusting coralline algae which favored the development of the microboring chlorophyte *Ostreobium quekettii*, the main agent of biogenic dissolution (Tribollet 2008b). These rates were measured on an eutrophic reef in Reunion Island. In contrast, the lowest rates were found in substrates colonized by short turf algae in an oligotrophic reef. In this case, biogenic dissolution was reduced because of an intense grazing pressure on substrate surfaces which limited microborer development. Chazottes et al. (2002)'s study is one of the rare studies which suggested the strong interdependence between water conditions, the epilithic cover development, the grazing pressure and the process of biogenic dissolution of carbonates by microborers. The impacts of the biotic factor called grazing are certainly one of the most important. Grazers which include gastropods, urchins and fishes, abrade the surface of substrates to feed on epilithic and euendolithic phototrophs (Bruggemann et al. 1994), increasing light reaching the remaining phototrophic microborers. This

process stimulates the growth of microboring filaments in depth into substrates and has been well described by Schneider and Torunski (1983) in non-tropical systems, and later by Chazottes et al. (1995), and Tribollet and Golubic (2005) in coral reef ecosystems. Grange et al. (2015b) recently reported the strong correlation between grazing and biogenic dissolution rates over a one-year experiment with a monthly resolution confirming trends observed punctually in previous studies (e.g. Chazottes et al. 1995, Chazottes et al. 2002, Tribollet and Golubic 2005).

Regarding the effects of abiotic factors on biogenic dissolution rates, only a few were investigated on the field or under controlled conditions. The most studied effects are certainly those of light with several studies revealing the bathymetrical distribution of microborers in various reefs (Lukas 1974, Radtke et al. 1996, Vogel et al. 2000, Perry and Macdonald 2002). Although phototrophic microborers can be found as deep as 200 m (Lukas 1978, Vogel et al. 2000), they are more diverse and abundant in the shallow euphotic waters (see review by Tribollet 2008a). In shallow reefs (Great Barrier Reef, Australia), Tribollet and Golubic (2005) showed the negative effect of terrigenous inputs (hypersedimentation) on microboring community development and thus, on biogenic dissolution rates by studying experimental coral blocks exposed during one and three years to colonization along a 200 km inshore-offshore profile. Chazottes et al. (2002), Carreiro-Silva et al. (2005, 2009) showed in contrast the positive effect of eutrophic conditions (when sedimentation is limited) on biogenic dissolution rates in Reunion Island and Belize fringing reefs, by studying experimental blocks of coral skeletons and mollusc shells over 1 year and 2 months, respectively. Under controlled conditions and over a short period of time, Tribollet et al. (2009), and Reyes-Nivia et al. (2013) recently highlighted the positive effect of an elevated $p\text{CO}_2$ (ocean acidification experiments) on microborer growth and biogenic dissolution rates. In the context of global change and rising human activities on tropical coasts, those later studies suggest that dissolution of reef carbonate by microborers may greatly increase by the end of the century putting in jeopardy the delicate balance of reef carbonates (calcification *vs.* erosion).

More and more models are developed to predict coral reefs future. But to date, none of them take into account microborer activity (e.g. Hoegh-Guldberg et al. 2007, Silverman et al. 2009, Pandolfi et al. 2011). The main dissolution processes considered in models (when considered) including those developed at the scale of carbonate coastal environments, are (a) the chemical dissolution process, thermodynamically driven, and (b) the carbonate dissolution process of sediments driven by bacteria

activity (remineralization of the organic matter accumulated within sediments) (e.g. Andersson et al. 2003, Andersson and Gledhill 2013, Krumins et al. 2013). Biogenic dissolution is either way overlooked or at most considered negligible probably because euendoliths are microscopic, cryptic and/or the dynamics of their erosive activity at different time scales remain poorly known. Only Chazottes et al. (1995), Tribollet (2008b), and Grange et al. (2015b) examined the dynamics of reef biogenic dissolution in relation with that of microboring communities in experimental substrates (dead coral blocks) at different time scales. Chazottes et al. (1995) studied these dynamics in French Polynesia over 2, 6, 12 and 24 months while Tribollet (2008b) studied them on the Great Barrier Reef, after one and three years. These authors suggested a strong relationship between the species composition of microboring communities and rates of biogenic dissolution. But only Grange et al.'s experiment was the most comprehensive study of the biogenic dissolution dynamics as it was carried out over a full year period with a monthly resolution. It highlighted for the first time the three steps of the biogenic dissolution process in strong correlation with microborer community dynamics. Low rates of biogenic dissolution were indeed correlated to the presence of pioneer or immature communities (see definition in Gektidis 1999) dominated by large chlorophytes such as *Eugomontia* sp. and *Phaeophila* sp. and some cyanobacteria during the first three months of exposure. This step was followed by an exponential increase of rates of biogenic dissolution between the 4th and 6th months of exposure resulting from a shift in community species composition. To the contrary of previous studies (Chazottes et al. 1995, Gektidis 1999, Vogel et al. 2000), Grange et al. (2015b) showed that the main agent of carbonate biogenic dissolution, *Ostreobium* sp., was a relatively early colonist of dead coral skeletons with a settlement starting after only 3 months of exposure. Consequently, as soon as *Ostreobium* started infesting substrates, it became rapidly the dominant species (within 2 months) driving high rates of biogenic dissolution. After more than six months of exposure, rates of biogenic dissolution reached a 'plateau' with an average of 0.93 kg of CaCO₃ dissolved per m⁻² after twelve months of exposure, corresponding to the stabilization of microboring community species composition (called mature communities; Gektidis 1999). The question is to know if these three steps are maintained whenever new dead carbonate substrates become available to colonization by microborers on a reef. Grange et al.'s experiment started during the austral summer season in New Caledonia and therefore, did not show if the dynamics of the process of biogenic dissolution vary from one season to another and among years, depending on biotic and abiotic factors.

Prior understanding the full dynamics of biogenic dissolution of carbonates in reefs, it is thus crucial to better understand the dynamics of microboring community successions at the seasonal and year scale with a high resolution. To reach this goal, we carried out an experiment with coral blocks on a reef in New Caledonia over four years and studied successions of microboring communities with a monthly, seasonal and yearly resolution. For the first time, microboring community successions and all biotic and abiotic factors that could be recorded (e.g. epilithic cover dynamics, grazing pressure, temperature, salinity, nutrient inputs, and turbidity) were monitored simultaneously. A total of six series of one year of coral blocks colonized by microborers were thus studied; on three series, colonization started during the austral summer while on the other three, it started during the austral winter.

4.2 Material and Methods

4.2.1 Study site

The experiment was carried out in the South lagoon of the main island of New Caledonia, ‘Grande Terre’ (South-West Pacific lat. 22° 31’S, long. 166° 43’E; Figure 33a). New-Caledonia (NC) climate is characterized by two seasons; a dry season between May and October (austral winter season) and a wet season between November and April (austral summer season). NC is also strongly influenced by the El Niño Southern Oscillation (ENSO), as well as by irregular rainfall episodes and cyclones (Delcroix and Hénin 1997, Ouillon et al. 2010, Ganachaud et al. 2011). During the experiment, four cyclones occurred in the region of New Caledonia but only one (cyclone Vania) really impacted the south lagoon of Grande Terre in January 2011.

The study site was a shallow lagoonal reef (3-6 m depth) located on the leeward side of the island named ‘Ile aux canards’ which faces Nouméa, the largest city of NC (south-west lagoon, Figure 33b). Although the studied reef was located on the leeward side of the island, some strong currents were observed during the experiment (up to 1 m s⁻¹ sometimes) resulting from the tide and the general water circulation in the south-west lagoon. The main current reaching “Ile aux Canards” is an oceanic current entering the lagoon in the South-East region of Grande Terre (Figure 33c), which

gets enriched along its course by passing by for instance, the Bay ‘Sainte-Marie’ and ‘La Coulée’ River (Ouillon et al. 2010). The tide amplitude (~ 1.5 m), the geomorphology of Ile aux canards and the water circulation in the lagoon are sufficient to renew relatively rapidly seawater in the area (residence time ~ 10 days; Migon et al. (2007), Ouillon et al. (2010)). As a consequence, carbonate sand grains and organic matter which accumulate on the reef are regularly re-suspended.

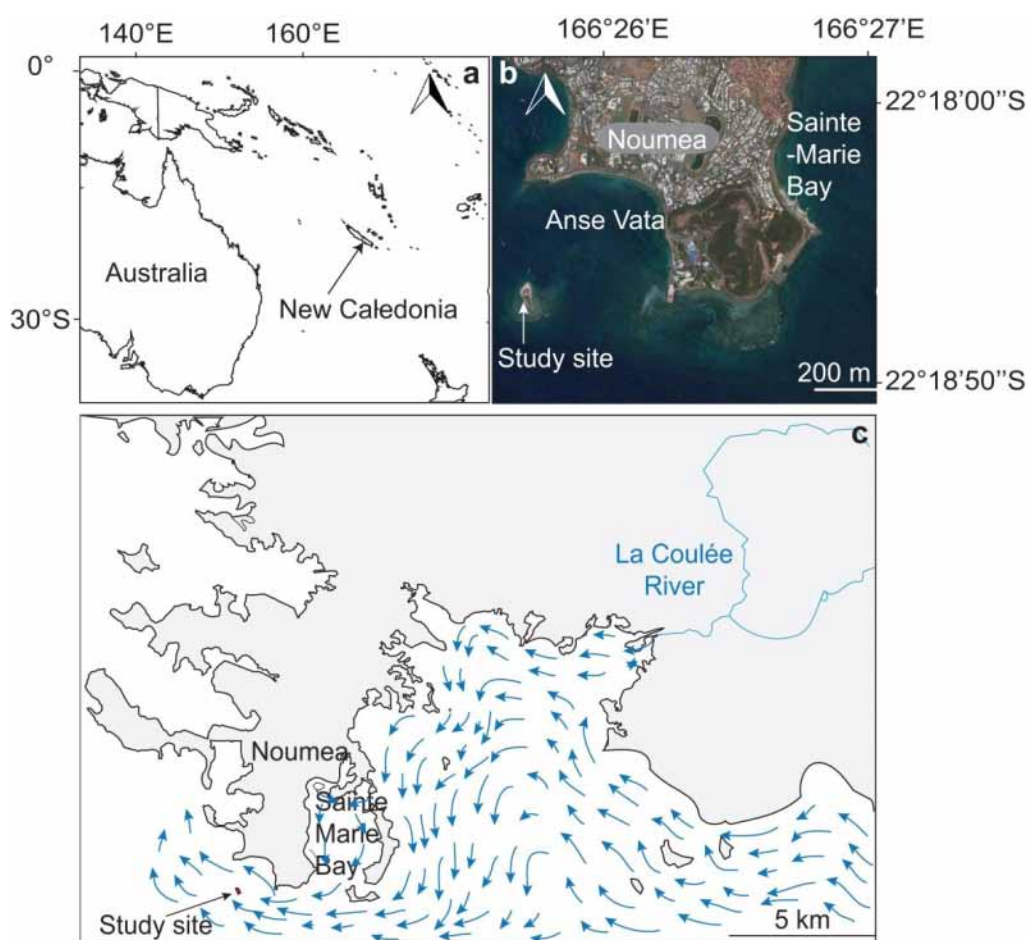


Figure 33 Study site and experimental design. a – Position of New Caledonia in the South West Pacific Ocean ; b – Study reef at ‘Ile aux Canards’ ; c – water circulation in the South West lagoon of New Caledonia. Map adapted from Ouillon et al. (2010).

The studied reef is considered as a relatively healthy reef despite some anthropogenic activities such as tourism. Cover of living corals was about 60% and comprises mostly branching corals of the genus *Acropora* (survey carried out in March 2013). Massive corals such as *Porites* sp. were also abundant but the size of colonies was relatively limited (20-40 cm in diameter). Boring sponges (*Cliona* sp. mostly) were present, ($\sim 10\%$ of the studied surface area) as well as sea urchins. About 60

sea urchins were observed on the reef site, along 3 transects of 20 m long each, during the survey. Grazing fishes were also observed but their number and biomass were not recorded.

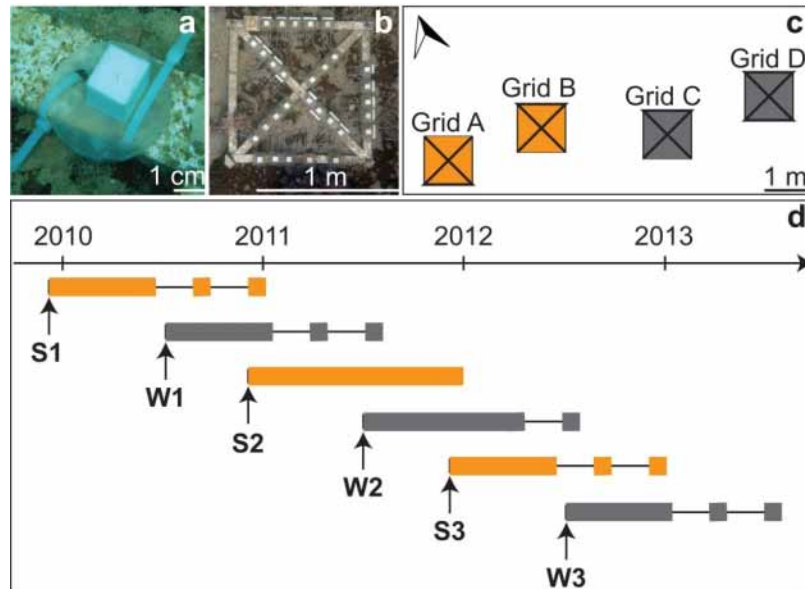


Figure 34 a – experimental coral block cut in a massive colony of *Porites* sp. ; b – Experimental grid with 30 coral blocks affixed on the study reef at 3-5 m depth ; c – Grid position at the study site, grid D being the closest to Ile aux Canards ; d – Diagram representing the different studied summer and winter series with the temporal resolution. Summer series (S1-S3) started in December (blocks were sampled on grids A and B) while winter series (W1-W3) started in July (blocks were samples on grids C and D).

4.2.2 Environmental monitoring

Because no study was carried out prior our study on the reef of Ile aux Canards to characterize its physical and chemical environment, a monitoring program was developed to record continuously or with a monthly resolution, the main environmental variables over the duration of the experiment, i.e. between December 2009 and July 2013. Salinity, seawater temperature, turbidity and fluorescence were measured every month with two inter-calibrated CTD (Conductivity-Temperature-Density) probes of type SBE 19 equipped with additional *in-situ* fluorescence (Wet Lab Wetstar) sensors. Between August 2012 and July 2013 these parameters were also recorded every 30 minutes by a SEABIRD multi-parameter sensor (SBE 16plus V2 SeaCAT + WET Labs fluorometers) affixed on the study reef at 4 m depth. Seawater samples were also collected every month for nutrient and

pigment analyses. Nitrates ($\text{NO}_2^- + \text{NO}_3^{2-}$) and phosphates (PO_4^{3-}) samples preserved in Nalgene bottles at $-80\text{ }^\circ\text{C}$ prior analysis on an auto-analyzer with continuous flux (AA3 Bran + Luebbe, Murphy and Riley 1952; Raimbault et al 1990). Chlorophyll *a* measurements were made by filtering 500 mL of seawater on $0.7\text{ }\mu\text{m}$ Whatman GF/F filters. Filters were placed in cryotubes and frozen at $-80\text{ }^\circ\text{C}$ prior analysis by spectrofluorometry (Trilogy, Turner Designs) according to the method described by Holm-hansen et al. (1965). Daily rainfall data were obtained from the Météo France station at Nouméa. Metal concentrations in seawater at Ile aux Canards and a control site located in the center of the lagoon were also determined every month over one year (May 2013- May 2014) to record the potential impact of the mining activity located in New Caledonia. Nickel, cobalt, iron, copper and manganese concentrations were determined according to the method developed by Moreton et al. (2009).

4.2.3 Experimental design

Experimental coral blocks ($\sim 2\text{ cm} \times 2\text{ cm} \times 2\text{ cm}$, Figure 34a) were cut from the interior of a live colony of a massive *Porites* sp. using a band saw (see Grange et al. 2015). Blocks of *Porites* skeleton were used in several previous bioerosion studies allowing for comparison of results (e.g. Chazottes et al. 1995, Kiene et al. 1995, Pari et al. 1998, Chazottes et al. 2002, Tribollet and Golubic 2005, Tribollet 2008b, Grange et al. 2015b). After a bleaching treatment during a few days, blocks were rinsed with freshwater, dried and then fixed on four steel grids (A, B, C and D) at 3 – 4 m-depth at the study site (Figure 34b, c). To determine the seasonal and inter-annual variability of microboring community successions, six sets of 30 coral blocks per grid were exposed between 1 and 12 months to colonization by microborers between December 2009 and July 2013. For three sets, the colonization started in summer, i.e. in December 2009, 2010 and 2011 (series named S1, S2 and S3) and for the other three sets, the infestation of blocks started in winter, i.e. in July 2010, 2011 and 2012 (series named W1, W2 and W3; Figure 34c, d). Each month, 3 blocks were randomly collected and then preserved in a buffered 4% solution of formaldehyde in seawater prior analyses.

4.2.4 Coral block analyses

Pictures of the upper coral block surfaces were taken using a mounted camera on a binocular (Nikon Camera Digital D5100 with AF-S Micro Nikkor 60 mm objective) to determine the epilithic cover. The relative abundance (percent of surface area occupied by organisms) of each of the following 5 categories of epiliths was recorded with the help of a quadrat integrated to the binocular: bare substratum, sparse turfs (patches of short filamentous cyanobacteria and algae forming a “biofilm” at the surface of blocks), short but well developed turfs (mix of filamentous cyanobacteria and microalgae of a few mm high), crustose coralline algae, and macroalgae (other than encrusting corallines). Then, blocks were cut in two using a thin band saw. One half was used to prepare thin sections according to the technique described by Tribollet et al. (2002) ($n = 4$ per block) while the other half was preserved for other analyses (not presented here). The resin used for inclusion in the present study was Specifix-20 (Struers) and its penetration into samples was optimized by using a CitoVac (Struers) combined with a vacuum pump. Thin sections were observed under a light microscope (Nikon Eclipse LV100) after coloration by Toluidine Blue to determine microborer diversity and the relative abundance (in percent) of living filaments of each microboring species inside substrates. Four to eight transects of 0.5 cm in length and perpendicular to the substrate surface, were studied per thin section ($n > 120$ per studied month). The identification of microboring filaments was based on morphological criteria according to reference photographs and descriptions provided by Bornet and Flahault (1889), and Wisshak et al. (2011a). To complete the identification of microborers, small pieces of sample were also decalcified and observed under a light microscope. Only species with a relative abundance higher than 5% are presented here. The grazing pressure was determined according to the technique described by Grange et al. (2015b) ($n > 12$ measurements per month).

4.2.5 Data analysis

All data analyses were performed under the R statistical framework (R. Development Core Team 2014). The relative abundance of microborer species, the epilithic cover and grazing rates were analyzed with non-parametric tests (Kruskal-Wallis, Hollander et al. 2014) because homogeneity of variances and normality distribution were not met (Bartlett and Shapiro tests were used, respectively)

even after data transformations. Kruskal-Wallis tests ($\alpha = 5\%$) were used to determine if measured biotic variables (i.e. relative abundance of microborer species and epilithic cover) varied significantly over time within each studied series (from 1 to 12 months) and among all studied series (S1, S2, S3, W1, W2, W3). A pairwise test of Mann and Whitney was applied *a posteriori* using a correction of Bonferroni (Hollander et al. 2014) when Kruskal-Wallis tests were significant to identify specifically the differences. The temporal variation of the grazing pressure within each series of one year, and among the six series was studied by using comparison of slopes and intercepts (Ogle 2015). Correlations between environmental parameters were studied using principal component of analysis (PCA) performed on standardized variables (Dray and Dufour 2007).

4.3 Results

4.3.1 Environmental characteristics of the study site

The environmental monitoring conducted between December 2009 and July 2013 allowed revealing the seasonal variation of seawater temperature, salinity, turbidity and rainfall (Figure 35). The studied summer seasons (Figure 35, Figure 36) were characterized by important rainfall compared to the winter seasons (600 mm *vs.* 400 mm on average), a slightly lower salinity (35.3 *vs.* 35.4 on average), a higher temperature (26.3°C *vs.* 22.8°C on average) and a lower turbidity (0.5 *vs.* 0.6 NTU on average). An El Niño event was observed during the first studied summer season (December 2009 - April 2010). This period was characterized by less rainfall, a lower salinity and temperature and a higher turbidity than during the other summer seasons (Figure 35a, b, f; Figure 36). In January 2011, New Caledonia and especially the south lagoon of Grande Terre, was hit by the cyclone Vania. Important rainfall was thus recorded by the Meteo France station, with more than 300 mm of rain observed within a few days. Due to bad weather conditions, the monthly CTD survey of January 2011 was realized a few days after the cyclone. Data collected in January 2011 are therefore not necessarily reflecting the cyclone activity.

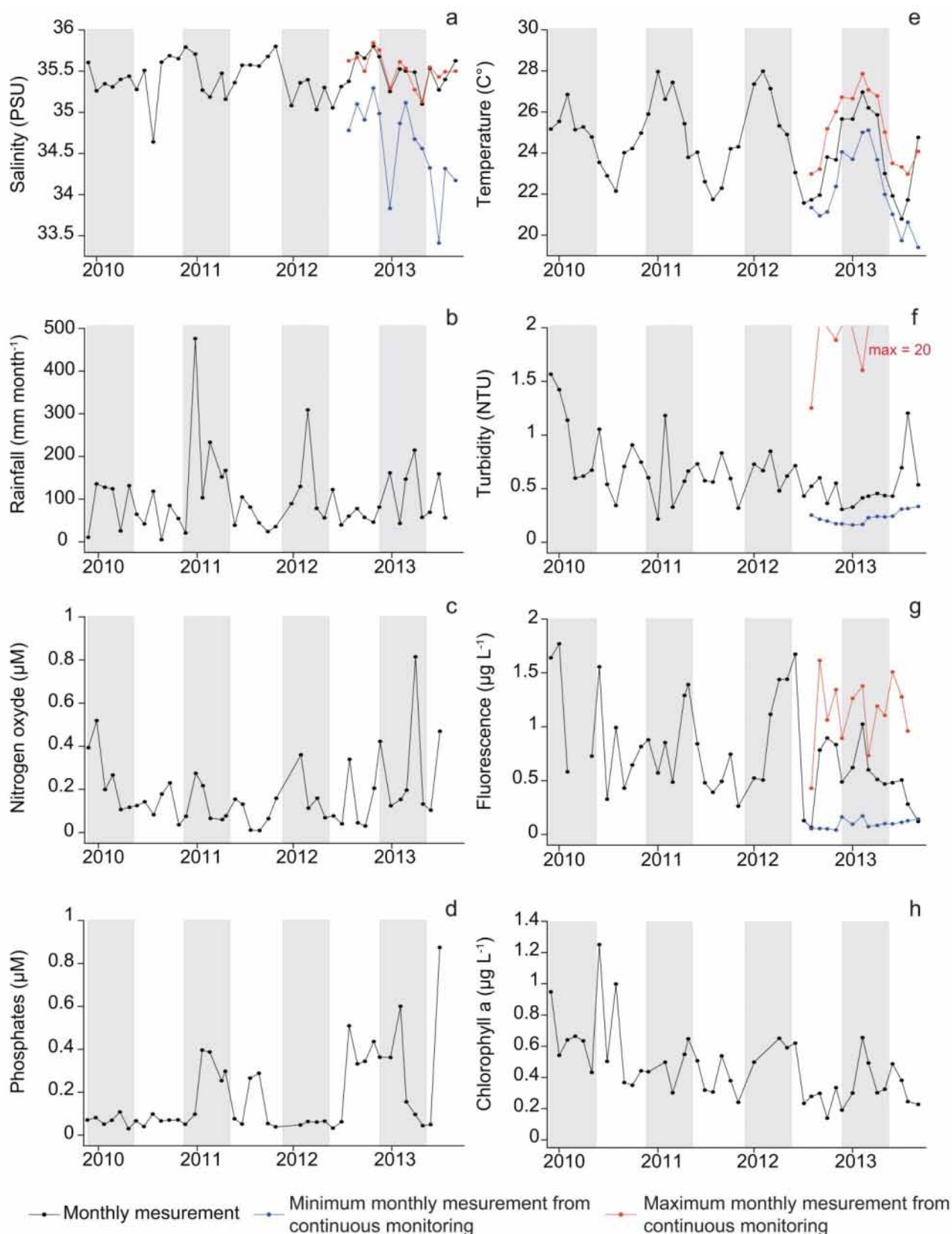


Figure 35 Environmental records on the study site. a – Salinity; b – Cumulative rainfall in mm per month; c – Nitrate concentrations in μM ; d – Phosphate concentrations in μM ; e – Seawater temperature in $^{\circ}\text{C}$; f – Turbidity in NTU; g – Fluorescence in $\mu\text{g L}^{-1}$; h – Chlorophyll a concentrations in $\mu\text{g L}^{-1}$. Grey zones = summer period, White zones = winter period.

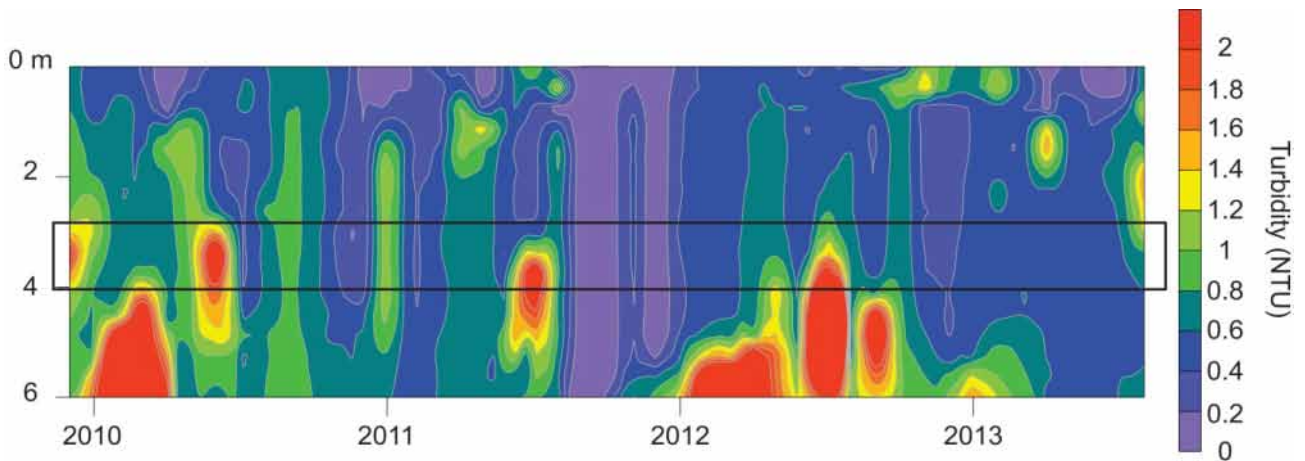
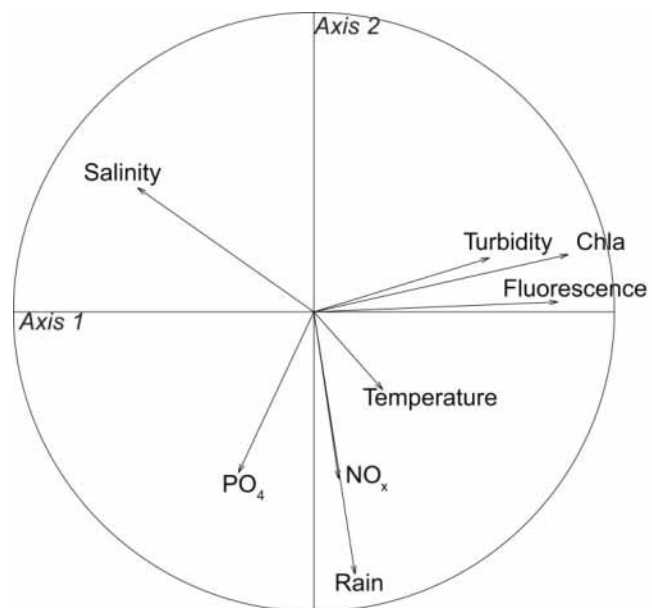


Figure 36 Turbidity profile (in NTU) measured by CTD probes at the study site (between 0 and 6 m-depth) during the experiment (December 2009-July 2013). Black box = grids position.

Nutrient concentrations did not present a strong seasonal variation (Figure 35c, d) but were correlated with rainfall observed during the summer seasons (Figure 36). Chlorophyll concentrations and fluorescence were well correlated, and were always higher at the end of the summer seasons (April-May, Figure 35g, h) than during other periods. The PCA analysis indicated that turbidity was correlated with chlorophyll concentrations and fluorescence (Figure 36). Finally, the metal analysis revealed no significant pollution at Ile aux Canards during the studied period (i.e. $0.38 \pm 0.08 \mu\text{g L}^{-1}$ for Ni, $0.04 \pm 0.01 \mu\text{g L}^{-1}$ for Co, $0.13 \pm 0.06 \mu\text{g L}^{-1}$ for Fe, $0.03 \pm 0.04 \mu\text{g L}^{-1}$ for Cu and $0.23 \pm 0.12 \mu\text{g L}^{-1}$ for Mn).

Figure 37 Principal component analyses of environmental parameters recorded during the experiment, circle of correlations of environmental parameters.



4.3.2 Epilithic cover

4.3.2.1 Summer series

The cover of epiliths represented 80% of the upper surfaces of blocks after 1 month of exposure and increased rapidly to reach more than 90% after 2 months (Figure 38a, b, c). Short turfs were the dominant epilithic organisms on substrates during the first six months of exposure in all series with a relative abundance (RA) always above 78 % (Figure 38a, b, c). After 4 months of exposure, their RA in S1 and S2 series decreased slightly over time and reached 60 ± 10 % and 35 ± 15 %, respectively, after 12 months of exposure. Within the same period of time, RA of crustose coralline algae increased and reached a maximum value of 25% in S1 series and 50% in S2 series after 12 months of exposure (Figure 38a, b). In contrast, in the series S3, short turf RA decreased significantly between the 1st and 4th month of exposure (from 90 % to 65 %) and crustose coralline algae never dominated epilithic cover (< 10% on average, Figure 38c). Except for the first month during the summer series S1 (2010), no sparse turfs were observed on block surfaces (Figure 38a) and RA of macroalgae never exceeded 20%.

4.3.2.2 Winter series

To the contrary of summer series, the percentage of surface area of blocks colonized by epiliths was on average 53% after 1 month of colonization. It took more than 3 months to reach 80% (Figure 38d, e, f). Except during the first month of exposure or two when sparse turfs could be observed in abundance, short turfs dominated epilithic communities in all three series (Figure 38d, e, f). Even though their RA decreased slightly over time after 4 months of exposure, it remained higher than 70% on average after 12 months of exposure (Figure 38d, e, f). Macroalgae and CCA settled down after 2 or 3 months of exposure depending on the studied series, but their RA never exceeded 20% and 25%, respectively (Figure 38d, e, f). Interestingly and to the contrary of summer series, successions of epilithic communities did not differ among the three winter series ($p > 0.05$).

4.3.3 Microborer biodiversity

In the six studied series, microborers comprised chlorophytes such as, *Eugomontia* sp. (Figure 39a), *Phaeophila* sp. (Figure 39b) and *Ostreobium* sp. (Figure 39c), two cyanobacteria, *Mastigocoleus testarum* (Figure 39d) and *Plectonema terebrans* (Figure 39e), and unidentified fungi (Figure 39f). Due to relative morphological similarities between *Eugomontia* sp. and *Phaeophila* sp., and difficulties sometimes to distinguish these two species from unidentified large chlorophytes, these microborers were grouped in one category named ‘unidentified chlorophytes’. The chlorophyte *Ostreobium* sp. was however, easily identified as it presents siphonous and polymorphic filaments (Figure 39c), thus it was recorded separately (category ‘*Ostreobium*’). *P. terebrans* and fungi were grouped in one category named ‘thin filaments’, as the diameter of their filaments did not exceed 1–2 μm and cells in some filaments of *P. terebrans* were difficult to observed (Figure 39e, f). Moreover, perpendicular branches and reproductive organs of fungi were usually absent, rendering difficult their differentiation from *P. terebrans* filaments.

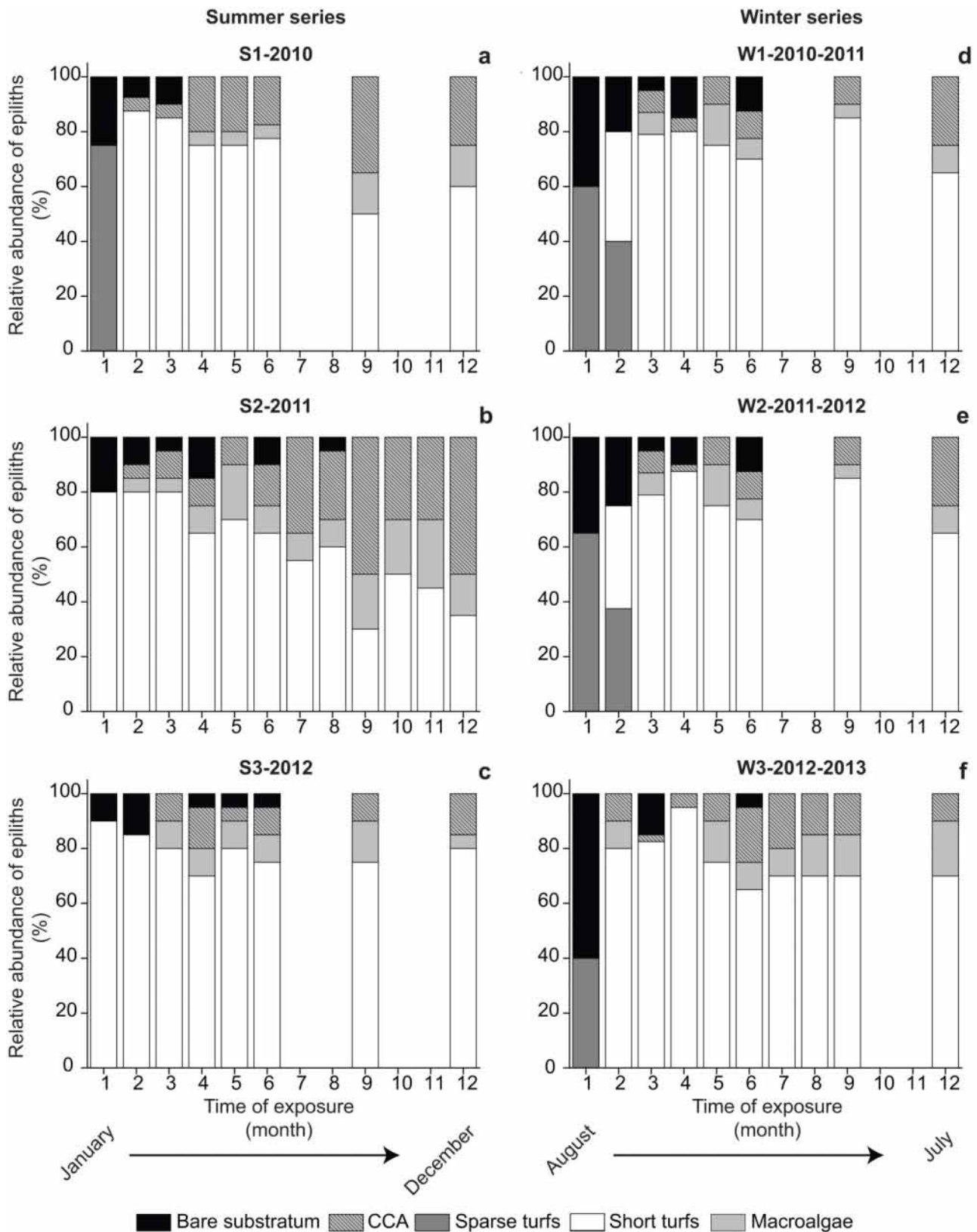


Figure 38 Relative abundance (in percent) of each type of epilithic cover on coral blocks according to the time of exposure (in month) per studied series. a – S1, from January 2010 to December 2010 ; b – S2, from January 2011 to December 2011 ; c – S3, from January 2012 to December 2012 ; d – W1, from August 2010 to July 2011 ; e – W2, from August 2011 to July 2012 ; f – W3, from August 2012 to July 2013. CCA, Crustose Coralline Algae.

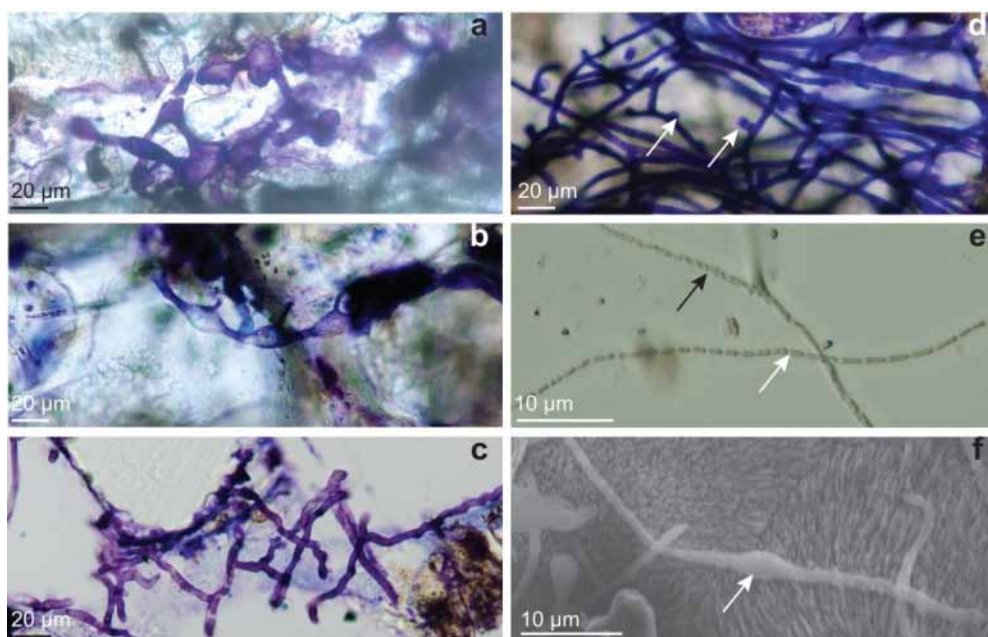


Figure 39 Representative filaments of the different euendolithic species observed on thin sections with a light microscope or their microborings observed with a scanning electronic microscope. a – *Eugomontia* sp. (Chlorophyta) ; b – *Phaeophila* sp. (Chlorophyta) ; c – *Ostreobium* sp. (Chlorophyta) ; d – *Mastigocoleus testarum* filaments (Cyanobacteria) with heterocystous cells (white arrow). e – *Plectonema terebrans* filaments (Cyanobacteria, white arrow) and *Ostreobium* filaments (black arrow). f – borings of unidentified euendolithic fungi.

4.3.4 Succession of microboring communities

4.3.4.1 Summer series

After one month of exposure, whatever the series, unidentified chlorophytes dominated microboring communities ($p > 0.05$, mean RA of $88.4 \pm 7.7\%$). Thin filaments and the cyanobacterium *M. testarum* were also observed but in low abundance (mean RA of $6.6 \pm 1.9\%$, $1.63 \pm 1.1\%$, respectively) (Figure 40a, c, d). After 2 months of exposure, unidentified chlorophytes RA decreased dramatically to reach less than 2% after 6 months of exposure (Figure 40a). The decrease was observed in all three series but was significantly more pronounced in S1 ($p < 0.05$). Unidentified chlorophytes were replaced by *Ostreobium* sp. which started settling down on blocks after 3 months of exposure in S2 and S3 series and after 4 months of exposure in S1 series (Figure 40b). Then, *Ostreobium* RA increased over time but more rapidly in S3 than in S1 and S2 ($p < 0.05$). After 5 months of exposure, the mean RA of *Ostreobium* sp. was 76% on average in S3 and 20% in S1-S2.

Ostreobium sp. dominated microboring communities after 5 to 7 months of exposure, depending on the studied series (> 70%; Figure 40b). After six months of exposure, communities comprised also thin filaments and *M. testarum* but their mean RA never exceeded 10% (Figure 40b, c, d).

4.3.4.2 Winter series

Similarly to summer series, unidentified chlorophytes dominated microboring communities in blocks after one month of exposure (100%; Figure 40e, f, g, h). Unidentified chlorophytes remained dominant during the first 4 – 5 months of exposure with an average RA of $81.5 \pm 18\%$ ($p > 0.05$), and then, became rare after more than six months of exposure (< 7% after 9 months of exposure; Figure 40e). Thin filaments and *M. testarum* started colonizing blocks only after 2 – 3 months of exposure depending on the series, and were observed until 12 months of exposure but in low abundance (1.9% and 5.3% after one year for instance, respectively; Figure 40g, h). *Ostreobium* sp. started settling down on substrates after 4 months of exposure in all series and dominated communities after only 7 months of exposure (RA > 60%; Figure 40f). After 9 months of exposure, microboring communities were similar among series ($p > 0.05$, Figure 40e, f, g, h).

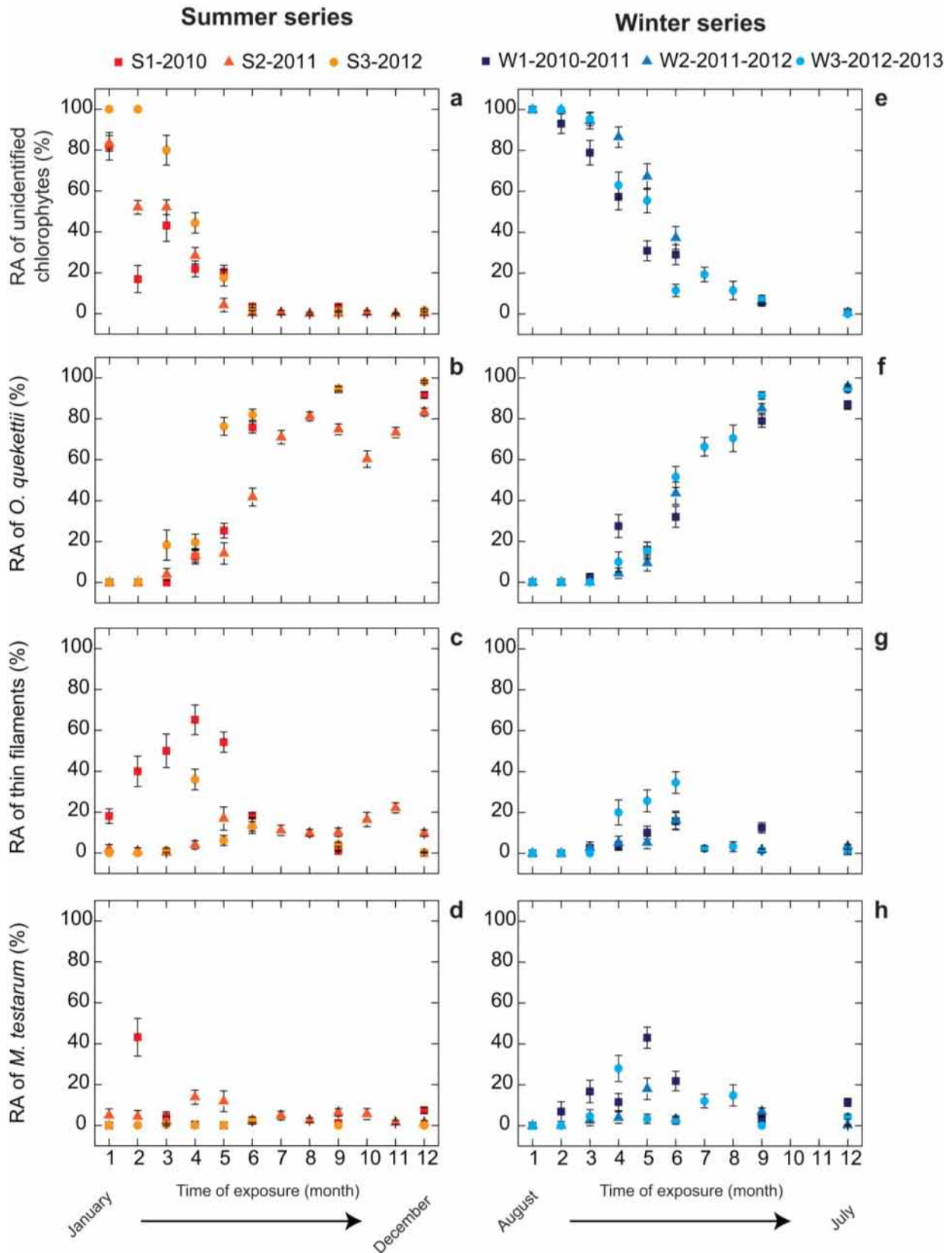


Figure 40 Relative abundance (in percent) of each species or group of microborers according to the time of exposure in summer series (a, b, c, d) and winter series (e, f, g, h). a, e unidentified chlorophytes (*Phaeophila* sp., *Eugomontia* sp. and unidentified species) ; b, f *Ostreobium* sp. ; c, g thin filaments (*Plectonema* terebrans and *Fungi*) ; d, h *Mastigocoleus testarum*. Mean \pm IC.

Tableau 5 Grazing (in $g\ m^{-2}$) according time of exposure (in months) of summer series (S1, S2, and S3) and winter series (W1, W2, W3).

Time of exposure month	Summer series			Winter series		
	S1-2010	S2-2011	S3-2012	W1-2010-2011	W2-2011-2012	W3-2012-2013
1	32.83 ± 12.32	35.41 ± 11.83	164.35 ± 31.13	5.3 ± 3.3	191.8 ± 116.2	0.0 ± 0.0
2	116.27 ± 30.48	32.03 ± 12.58	188.88 ± 47.19	42.4 ± 11.6	40.6 ± 17.9	16.8 ± 8.9
3	82.86 ± 10.88	122.74 ± 25.76	396.34 ± 83.48	106.3 ± 24.9	30.9 ± 13.7	91.8 ± 34.8
4	138.78 ± 22.04	212.81 ± 37.62	305.92 ± 53.11	119.8 ± 30.2	106.0 ± 38.9	226.9 ± 68.3
5	133.27 ± 12.16	209.57 ± 25.00	418.07 ± 95.43	95.1 ± 29.6	125.8 ± 48.4	102.8 ± 43.9
6	267.34 ± 48.36	155.53 ± 35.09	483.80 ± 67.04	65.1 ± 7.1	471.3 ± 127.7	187.8 ± 54.5
7	--	365.29 ± 51.19	--	--	--	170.9 ± 38.3
8	--	715.93 ± 170.32	--	--	--	133.6 ± 14.9
9	210.64 ± 30.96	320.49 ± 28.02	780.29 ± 191.67	171.3 ± 43.8	1391.3 ± 257.3	1520.9 ± 102.8
10	--	636.18 ± 120.9	--	--	--	--
11	--	239.26 ± 36.20	--	--	--	--
12	869.98 ± 66.82	433.5 ± 59.31	1572.21 ± 212.02	391.0 ± 176.7	1958.6 ± 476.7	578.5 ± 156.6

4.3.5 External erosion

Although physical abrasion of block surfaces due to the re-suspension of sand particles cannot be excluded, the external erosion observed on blocks under a binocular microscope appeared to be mainly due to grazers, as specific traces could be observed (teeth marks, most probably made by parrotfishes), especially on block edges. External erosion will therefore be called grazing.

4.3.5.1 Summer series

Overall grazing increased over time in all summer series (Tableau 5) but this increase was more pronounced in the series S3 than in the other two series after 6 months of exposure ($p < 0.05$, average rate of $181 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ in S3 vs. $73 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ on average for S1-S2). Grazing increase was however, relatively similar among the three series during the first 5 months of exposure (mean grazing rate of $40 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$; multiple slope comparisons, $p > 0.05$). Grazing rates were also always significantly higher in S3 than in the two other series (x3 on average). After 12 months of exposure, grazing was significantly lower in S2 than in the two other series (434 vs. 1220 g m^{-2} after one year; $p < 0.05$).

4.3.5.2 Winter series

Similarly to summer series, grazing increased over time in all three winter series (Tableau 5) but the increase was significantly ($p < 0.05$) more pronounced in the series W2 than in the two other series after 6 months of exposure ($248 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ in W2 vs. $60 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ in W1-W3). After 1 month of exposure, grazing was similar among series and averaged 66 g m^{-2} ($p > 0.05$). The temporal dynamics of grazing between 1 and 6 months of exposure were similar among series with an average increase of 21.9 g of CaCO_3 eroded by grazers $\text{m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ (multiple slope comparison, $p > 0.05$). Grazing rates measured after 12 months of exposure were significantly lower in W1 than in the two other winter series ($p < 0.05$, 391 g m^{-2} after one year vs. 1268 g m^{-2}).

4.3.5.3 Comparisons among seasons

Interestingly the multiple slope comparisons revealed that the temporal dynamics of grazing observed between 1 and 5 months of exposure were not different among the six studied series ($p > 0.05$). After 6 months of exposure, the increase of grazing in the summer series S3 and the winter series W2 were comparable with a mean grazing rate of $215 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$. This rate was significantly higher than in all other series (mean of $68 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$; multiple slope comparison, $p < 0.05$). After 12 months of exposure, grazing rates were similar among summer and winter series with an average of $970 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ ($p > 0.05$).

4.4 Discussion

The present experiment reports for the first time the important seasonal and inter-annual variation of microborer community successions in relation with the temporal variation of the epilithic cover development, grazing pressure and environmental conditions in coral reef ecosystems (Figure 41). It shows that mature communities dominated by the chlorophyte *Ostreobium* sp. succeeded much more rapidly to immature communities dominated mostly by large unidentified chlorophytes in summer series than in winter series. It took indeed only 3-4 months to *Ostreobium* to start settling down on experimental substrates and around 5-6 months to become dominant in communities in summer series, while it took an additional month or two to see the same trend in winter series. Although the three winter series presented exactly the same pattern of microboring community succession, some differences were noticed among the summer series. *Ostreobium* dominated communities more rapidly in S3 series (after 5 months of exposure) than in the two other series (after 6 months of exposure). Environmental parameters recorded during the experiment, especially temperature, salinity and turbidity, varied much more in summer than in winter and could explain these seasonal and inter-annual differences. Due to an El Nino event early in 2010, the average seawater temperature at the study site was lower in S1 (especially during the first few months) than in S2 and S3 series (Figure 34). In January 2011, although the El Nino event was over, the cyclone Vania with its associated rainfall and light limitation reduced significantly seawater temperature while microboring communities started to settle on experimental blocks (series S2). Irradiance is known to be a main factor controlling microborer bathymetric distribution and depth of penetration

inside substrates (see for instance Radtke et al. 1996, Tribollet 2008b, Wisshak et al. 2011b, Färber et al. 2015). In addition, Reyes-Nivia et al. (2013) showed that a rise in seawater temperature can impact positively microborer development. These abiotic factors could explain why microboring community succeeded more rapidly in the summer series S3 (as seawater temperature was ‘normal’) than in the series S1 and S2, and in general in the summer series compared to winter series. Seawater temperature can also affect indirectly microboring communities by impacting grazer activity (Hatcher 1981, Carpenter 1986, Polunin and Klumpp 1992, Letourneur 1993). Interestingly in our study, grazing rates recorded in the series S1 (summer 2010) were lower than those recorded in the two other summer series, with the highest rates found in the series S3. It is known that grazing strongly influences microborer development into substrates (see Chazottes et al. 1995; Radtke et al. 1996; Tribollet and Golubic 2005) but also the epilithic cover (McClanahan 1997, Chazottes et al. 2002, Sotka and Hay 2009). Here for the first time, we report the strong interdependence of these three biotic variables over several years (Figure 41). The higher grazing rate measured in S3 compared to S1 and S2, contributed to the maintenance of an epilithic cover at an ‘intermediate’ stage, i.e. a stage dominated by short turfs with a few coralline crusts, which as a consequence, probably stimulated the growth of *Ostreobium* in depth into substrates. In S1 and S2 series, crustose coralline algae were more developed and abundant on block surfaces after several months of exposure (which is conformed to epilithic successions recorded in reefs in previous studies; (McClanahan 2000, McClanahan et al. 2001, Diaz-Pulido and McCook 2002), and grazing rates were lower than in S3 (see Figure 37). Crustose coralline algae prevented to some extent grazing as they are less nutritive than turf algae (Bruggemann et al. 1994, Bruggemann et al. 1996), - this is true at least for parrotfishes which in our study were assumed to be the dominant grazers (Rolland 2010)-, and consequently, selected microboring species as they reduce light intensity into substrates. *Ostreobium* which is a sciaphile microborer (it requires low light intensity for its photosynthetic activity; see for instance Fork and Larkum 1989, Grange et al. 2015b) appeared thus, favored under such conditions.

At the seasonal scale, it was evident that when experimental series started during the austral winter season (with lower temperature and light intensity on average than during the austral summer season), the development of the epilithic cover and epilithic successions were slowed down. Sparse turfs and bare substrates were still observed on blocks a few months after the start of colonization in winter series while this type of substrate cover was barely noticed on blocks exposed to colonization during summer seasons. It was only seen on one month-old blocks in the summer series S1 probably because of an elevated turbidity and low seawater temperature due to the El Nino

event. Although it is not shown by the monthly record of turbidity, water motion and re-suspension of particles (both mineral and organic) were more important at the study site in winter than in summer in all series, reducing light intensity and increasing physical abrasion on block surfaces. Consequently, due to the combination of these factors (or some), microboring community shifts in favor of *Ostreobium* were postponed in all winter series, but also in the summer series S1 (compared to S2 and S3). This confirms that dead carbonate substrates in coral reefs need to be well colonized by both epilithic and euendolithic communities to become attractive to grazers (Bruggemann et al. 1994, Afeworki et al. 2011) and that substrates need to be well colonized by epiliths for *Ostreobium* to settle down and to dominate microboring communities (Vogel et al. 2000; Grange et al. 2015a). Such optimal conditions were met during summer series, especially the series S2 and S3. In contrast, the two summer months following the winter season in the studied winter series were more than needed to accelerate the epilithic growth and increase the epilithic cover to favor *Ostreobium* development and attract grazers. This is probably why it took at least seven months of exposure to *Ostreobium* to dominate euendolithic communities in winter series compare to summer series (5-6 months of exposure). Although pulses of nutrients were recorded during both seasons, and especially in summer, we did not find any significant impact of this abiotic factor on microboring community successions on the long term. It is possible however, that eutrophication affects punctually microboring communities as shown by Carreiro-Silva et al. (2005, 2009).

In 2015, Grange et al. b showed a positive correlation between rates of biogenic dissolution, a moderate grazing pressure and the dominance of *Ostreobium* in microboring communities over a year period. This suggests that biogenic dissolution in the present study was certainly optimal in series S1 and S2; the lowest rates being probably found in winter series. Färber et al. (2015) recently showed in a Mediterranean coastal ecosystem (Greece) that bioerosion of experimental carbonates by microborers is higher when substrates are exposed over a summer season than over a winter season. Those authors suggested a strong impact of light availability (less hours of illumination in winter than in summer) and intensity (higher in summer than in winter) on microboring community development and thus, on rates of microbioerosion. Rates in the present study need of course to be quantified to confirm or not the seasonal pattern observed for microboring community successions as their estimation depends also on the percentage of colonization of substrate surface and the depth of penetration of microboring filaments which are influenced by biotic and abiotic factors (see for instance, Carreiro-Silva et al. 2005; Tribollet 2008b; Grange et al. 2015a).

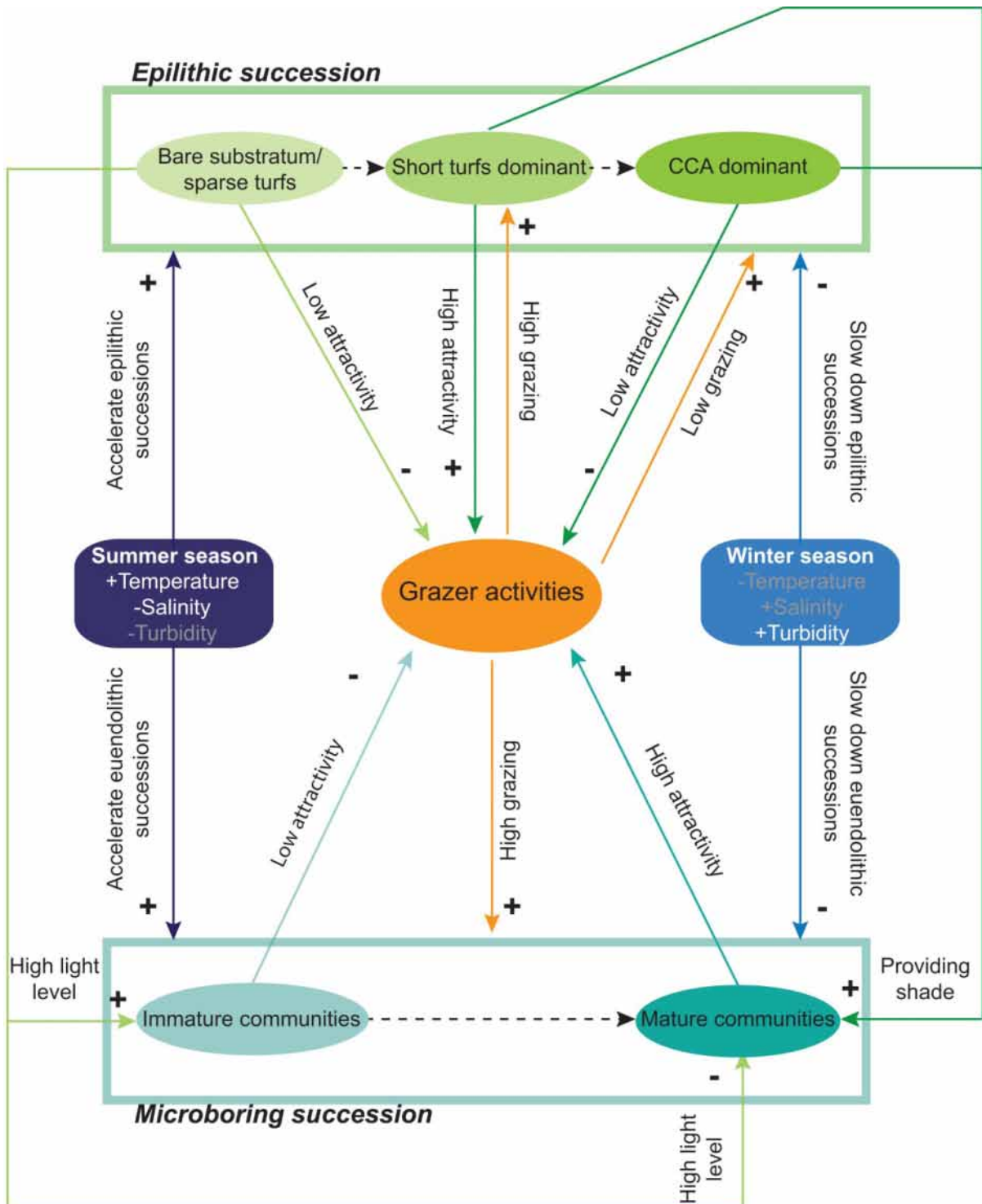
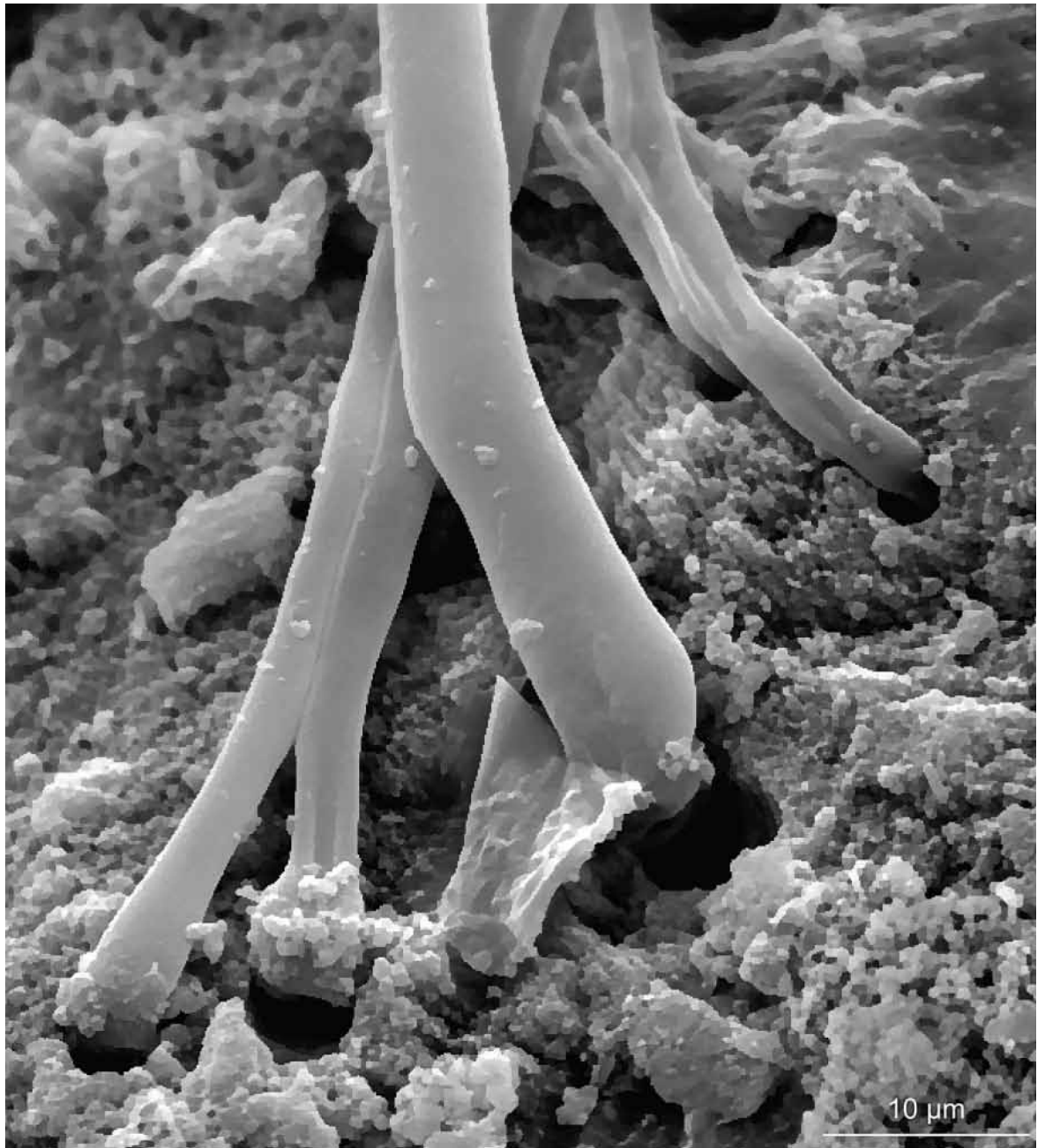


Figure 41 Conceptual model showing the interactions between the environmental parameters, successions of epilithic communities, grazing and successions of microboring communities. CCA = Crustose Coralline Algae.

Interestingly our experiment revealed that there is no specific period or season for the various euendolithic species to be recruited on dead coral substrates. The recruitment of the large unidentified chlorophytes, cyanobacteria, fungi and the chlorophyte *Ostreobium* could occur during both seasons: summer and winter. The sequence of euendolithic community successions in dead coral skeletons was also always the same whatever the season at which colonization started. Only the shift in euendolithic community species composition in favor to *Ostreobium* was more rapid when coral blocks started to be exposed to colonization in summer than in winter. As *Ostreobium* is known as the main agent of reef carbonate dissolution (Tribollet 2008a) and responds positively to factors such as ocean acidification (Tribollet et al. 2009) and eutrophication (Carreiro-Silva et al. 2009), we suggest that the rise of sea surface temperature, combined with ocean acidification and/or eutrophication may accelerate greatly on long term, biogenic dissolution of reef carbonates as *Ostreobium* may be recruited faster on dead substrates, and more dead coral substrates may become available due to for instance, important bleaching events or coral disease outbreaks (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011, Frieler et al. 2013). We thus stress the importance to study the dynamics of the process of biogenic dissolution, i.e. the variability of rates of carbonate dissolution by euendoliths, *in situ* and over long periods of time with a high temporal resolution, to better predict the future reef carbonate budgets and fate of coral reefs.



Photographie, prise au Microscope Electronique à Balayage de filaments microperforants qui pénètrent dans le squelette d'un corail. Crédit photo : J. Grange.

Chapitre V- Dynamique saisonnière et interannuelle du processus de dissolution biogénique en milieu récifal

Ce chapitre fait l'objet d'un article qui est en cours de préparation et qui sera soumis d'ici 2016 dans le journal « Global Biogeochemical Sciences ».

Auteurs : J.S. Grange, Rybarczyk H., Tribollet A.

Titre : Seasonal and interannual variability of the process of biogenic dissolution of carbonates by microborers in coral reefs.

Résumé

Les organismes microperforants (filaments microscopiques de cyanobactéries, chlorophycées et filaments mycéliens) jouent un rôle majeur dans le processus biogéochimique de dissolution des substrats carbonatés en milieu récifal (appelée dissolution biogénique). Ces organismes sont en effet capables de dissoudre annuellement jusqu'à plus de 1 kg de carbonate de calcium par m² de récif et constituent ainsi une des principales forces de destruction des récifs. Dans le contexte du changement global, des modèles biogéochimiques ont été développés afin de prédire le devenir des récifs coralliens. En effet, ces écosystèmes de grande valeur sont de plus en plus menacés par les perturbations climatiques et anthropiques. Malheureusement, du fait, entre autre, du peu de données disponibles concernant les microperforants et la dissolution associée, ces modèles biogéochimiques ne prennent pas ou peu en compte ce processus. De plus, il n'existe à ce jour qu'une étude observant la dynamique temporelle du processus de dissolution biogénique à haute résolution sur 1 an (Chapitre III) montrant trois étapes, contrôlées principalement par les successions des communautés microperforantes, dans ce processus. Cependant, il reste encore à déterminer la saisonnalité et la variabilité temporelle de ce processus liées à des paramètres biotiques ou abiotiques. Dans le chapitre IV les variations temporelles (saisonnières et interannuelles) sur les successions de communautés microperforantes et l'influence de paramètres biotiques et abiotiques ont été étudiées. Ainsi, l'installation des espèces microperforantes et surtout d'*Ostreobium quekettii*, responsable des taux de dissolution biogénique élevés, est accélérée lorsque les substrats étaient disponibles en été. Cette accélération semble liée à des températures de l'eau plus élevées et une turbidité plus faible. Ces données n'étant pas suffisantes pour mieux comprendre et intégrer la microbioérosion dans les modèles biogéochimiques des récifs coralliens, il était nécessaire d'observer l'influence des paramètres biotiques et abiotiques sur la dynamique temporelle de la dissolution biogénique. Ainsi, des blocs coralliens ont été exposés entre 1 et 12 mois à la

colonisation des microperforants durant six périodes d'un an (trois colonisations commençant en été et trois autres en hiver) pour étudier la variabilité temporelle, à différentes échelles, de la dissolution biogénique associée aux successions de communautés décrites dans le chapitre IV. Ces expériences de colonisation ont été réalisées en parallèle d'un suivi environnemental pour comprendre les facteurs influençant ce processus. Ainsi, la dissolution biogénique est accélérée lorsque les températures sont plus élevées ou suite à un cyclone suggérant une accélération de la dissolution biogénique dans le contexte du changement climatique.

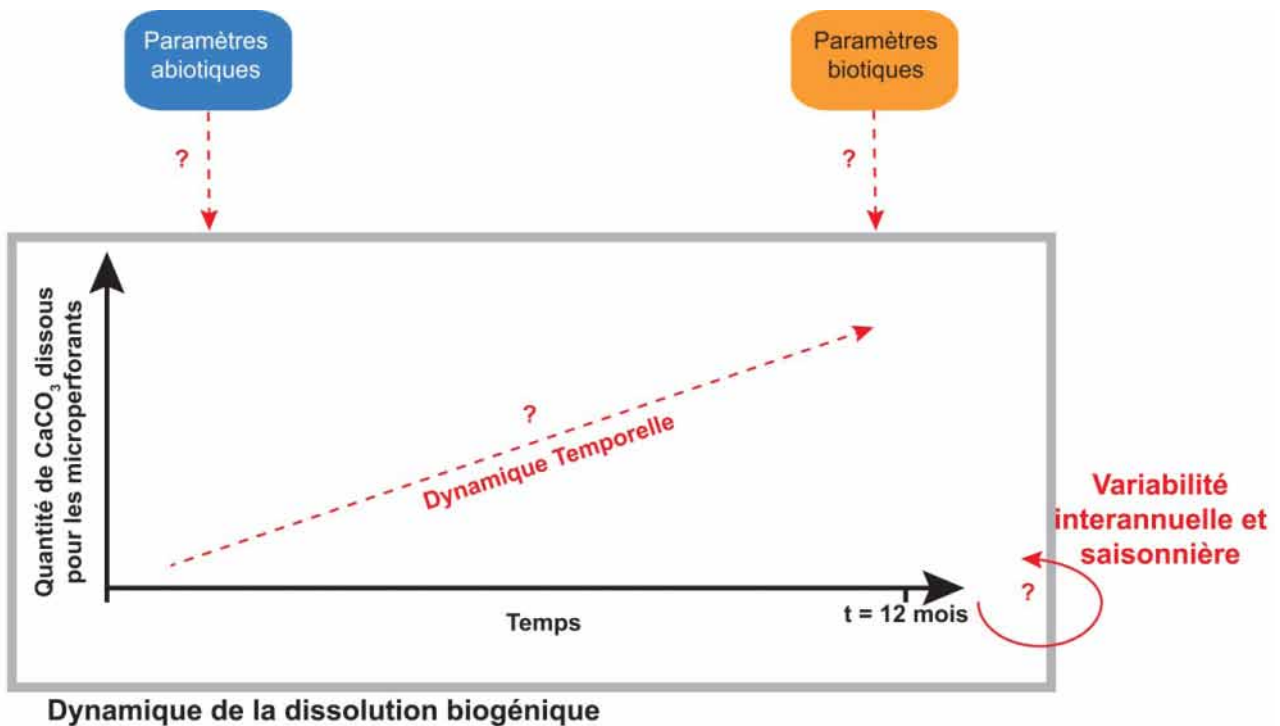


Figure 42 Illustration des interrogations auxquelles ce chapitre répond : quelle est la variabilité interannuelle et saisonnière de la dynamique temporelle de la dissolution biogénique décrite dans Grange et al. 2015b ? Quel est l'influence des paramètres biotiques et abiotiques sur cette dynamique ?

5.1 Introduction

The process of biogenic dissolution of carbonates due to microborers, which comprised cyanobacteria, chlorophytes and fungi, represents an important biogeochemical process in tropical reef ecosystems by dissolving up to 1.1 kg of calcium carbonate (CaCO₃) per linear square meter per year (Tribollet and Golubic 2005). However, biogeochemical models developed to predict the future of coral reefs overlooked this process or considered it negligible (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011). This could be due to the micrometric size of microborer filaments that makes them difficult to study or to the very few data available on the dynamics of the biogenic dissolution process over long term.

Chazottes et al. (1995) and Tribollet (2008b) suggested that the biogenic dissolution rates of dead carbonate substrates are driven by the microboring communities type. Recently, Grange et al. (2015b) studied the process of biogenic dissolution with a monthly resolution over a year and demonstrated that this process was fully dependent on the microboring community successions. Grange et al. (2015b) described three steps in the process of biogenic dissolution over one year. First, between 1 and 3 months of exposure, pioneer species, which remain at the substrate surfaces, dominated microboring communities driving low biogenic dissolution rates. Second, after 4 months of exposure, the microboring communities tend to become mature (Gektidis 1999) with the settlement of *Ostreobium quekettii* and its development in depth which resulted in the highest biogenic dissolution rates of the studied year. Finally, after 6 months of exposure, the biogenic dissolution rates slow down to reach a plateau at around 0.93 kg of carbonate dissolved by m² after 12 months of exposure. This plateau is related to the fact that the mature microboring community, dominated by *O. quekettii*, reached its maximal depth of penetration. The next step is to know if these three steps are maintained whenever new dead carbonate substrates become available to colonization by microborers whatever the biotic (i.e. grazing intensity and epilithic cover) and abiotic (temperature, nutrient concentrations, etc...) conditions and whatever the season in which the microboring colonization begins.

Grange et al. (2015b) reported a strong correlation between grazing and biogenic dissolution rates over a one-year experiment with a monthly resolution. Grazing activities are one of biotic factors which had the highest influence on microborer activities. Indeed, grazers (i.e. urchins, parrotfishes

and gasteropods) abrade the surface of the substrates to feed on epilithic biofilm and algae but also on microboring filaments, which increase the light availability for remaining microborers, the development in depth of these microorganisms and thus the biogenic dissolution rates (Schneider and Torunski 1983, Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005). However, a too intense grazing could eliminate microborers faster than their development, greatly decreasing the biogenic dissolution (Chazottes et al. 1995, Chazottes et al. 2002). Other factors such as hyper-sedimentation, eutrophic and acidic conditions can also greatly impact biogenic dissolution. Indeed, Tribollet (2008b) showed along an inshore-offshore profile on the Great Barrier Reef that a hyper-sedimentation can negatively impact rates of biogenic dissolution due to light limitation and covering of substrates by a thick layer of sediments. Later, Chazottes et al. (2002) and Carreiro-Silva et al. (2005) demonstrated that eutrophic conditions increased the biogenic dissolution rates (x1.4 and x4, respectively) on substrates (coral skeletons and shells, respectively) exposed over 1 year or two months, respectively. In addition, two studies realized under controlled conditions and over short term. Tribollet et al. (2009) and Reyes-Nivia et al. (2013) showed a significant increase of rates of biogenic dissolution (x1.4 and x2, respectively) under acidic conditions ($p\text{CO}_2 > 600 \mu\text{atm}$).

To understand the full dynamics of biogenic dissolution of carbonates at the seasonal, annual and inter-annual scale, data on the effects of biotic and abiotic factors on this process with an infra-annual resolution are necessary. Consequently, an experiment was carried out using coral blocks installed on a reef in New Caledonia. This experiment was realized with a monthly resolution over 4 years representing 6 periods of 1 year. Indeed, three periods of one year started during the austral summer and three during the austral winter allowing the determination of the seasonal and inter-annual variability of microboring community successions and associated biogenic dissolution rates. In parallel, environmental and biotic parameters (e.g., temperature, salinity, rainfall, turbidity, grazing, etc...) were recorded monthly and/or continuously during the experiment. This experiment was divided in two studies. The first study (unpublished, chapter IV) allowed to determine the microboring community successions and the influence of biotic (such as grazing, epilithic cover) and abiotic factors (environmental parameters) on these successions. The second, presented in this paper, aimed to observe the influence of these factors on the biogenic dissolution.

5.2 Material and Methods

5.2.1 Study site and environmental monitoring

The study was carried out between December 2009 and July 2013 in a lagoon reef at the 'Ile aux Canards' in the South-West lagoon of New Caledonia (South-West Pacific, Figure 43). Climate of this region is characterized by the alternation of a dry or winter season (between May and October) and a wet or summer season (between November and April). New Caledonia is also strongly influenced by the El Niño Southern Oscillation (ENSO), but also by irregular rainfall episodes and cyclones (Delcroix and Hénin 1997, Ouillon et al. 2010, Ganachaud et al. 2011). In January 2011, thus during the experiment, one cyclone (Vania) severely impacted the south lagoon.

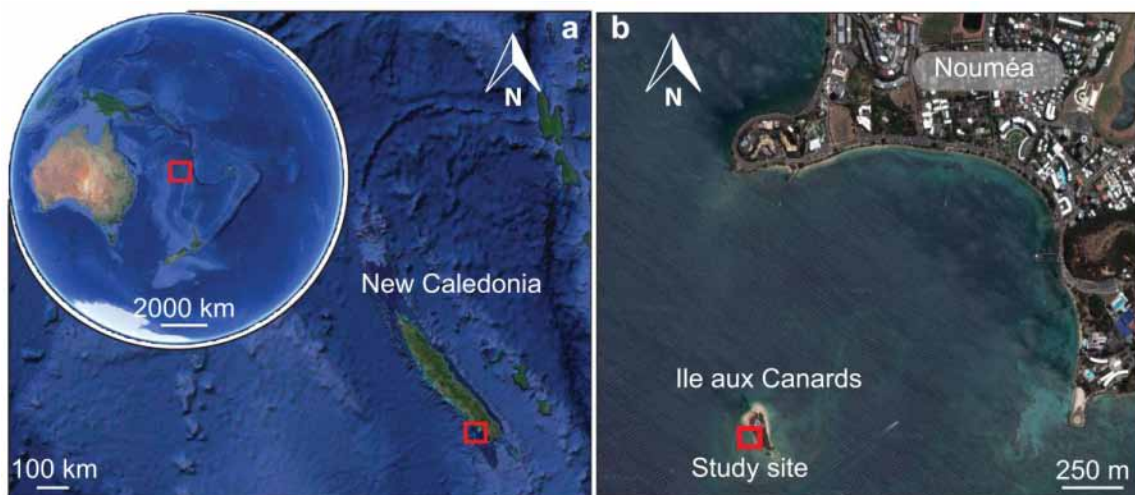


Figure 43 The study area: a – Position of New Caledonia in the South-West Pacific Ocean; b – Study site at 'Ile aux Canards' face to Nouméa (satellite pictures from Google Earth).

The study site is located in front of the large city of New Caledonia, Nouméa (100 000 people), at less than 1 km far. Although the site is relatively healthy, it is nevertheless impacted by anthropic activities such as tourism or sewage waters. Cover of living corals is about 60% and comprises mostly branching corals of the *Acropora* genus. Massive corals such as *Porites* sp. are also abundant but limited in size (20-40 cm in diameter). The study site was influenced by oligotrophic seawater from the South-East lagoon which could be enriched in nutrients and organic matter because it transits near the estuary of an important river ('La Coulée') and in a Bay ('Sainte-Marie') frequently impacted by sewage pollution (Ouillon et al. 2005, see also Grange et al. 2015a). At the

study site, the water current was relatively high due to the tide level (~1.5 m), the geomorphology of the 'Ile aux Canards' and the lagoon circulation that results in relatively low residence time (~10 days, Ouillon et al. 2010) and allowed regular re-suspension of carbonate sediments and organic matter. During all the experiment, environmental parameters were monthly and/or continuously recorded: seawater temperature, salinity, chlorophyll *a* concentration and nutrient concentrations. Data were presented in details in a previous paper submitted in “Coral Reefs” and summary of these data is given in Table 6. Details about the methodology used to record these parameters are given in Grange et al. (2015a). In addition to these parameters, seawater total alkalinity (TA) and dissolved inorganic carbon (DIC) were determined every month from June 2011 and July 2013 (Table 6 and supplementary material). Seawater carbonate chemistry parameters, *p*CO₂ and pH, were calculated from the measured TA and DIC using the CO₂Sys program (Lewis and Wallace 2006) with the thermodynamic constants of Mehrbach et al. (1973) as refitted by Dickson and Millero (1987) (see Table 6).

5.2.2 Experimental design

For this study coral blocks of *Porites* sp. skeleton were used. Indeed, *Porites* skeleton was regularly used for bioerosion studies, allowing for comparisons of results. Coral blocks (~2 cm x 2 cm x 2 cm) were cut from the inside of a live colony of a massive *Porites* coral. After a bleaching treatment of a few days with concentrated sodium hypochlorite, blocks were rinsed, dried, and fixed on four steel grids (A, B, C, and D) at 3 – 4 m-depth on the study site (Figure 44). To determine the inter-annual and seasonal variability of biogenic dissolution due to microborers three sets of sixty coral blocks were fixed in summer (December) on A and B grids i.e. in December 2009, 2010 and 2011 (series named S1, S2 and S3) and three other sets were fixed in winter (July) on C and D grids i.e. in July 2010, 2011 and 2012 (series named W1, W2 and W3; Figure 45). Coral blocks were exposed between 1 and 12 months to the colonization of microborers. Each month, 3 blocks were randomly sampled and preserved in a buffered 4% solution of formaldehyde in seawater prior analyzes (Figure 45).

Table 6 Seasonal average of environmental parameters recorded between December 2009 (Summer 2010) and July 2013 (Winter 2013). Mean \pm standard error, adapted from Grange et al. (2015a).

Period	Salinity	Temperature	Chlorophyll <i>a</i>	NO _x	PO ₄	TA	DIC	pCO ₂	pH
	PSU	°C	µg L ⁻¹	µM	µM	µmol kg ⁻¹	µmol kg ⁻¹	µATM	
Summer 2010	35.39 \pm 0.12	25.4 \pm 0.7	0.64 \pm 0.17	0.267 \pm 0.162	0.068 \pm 0.026	--	--	--	--
Winter 2010	35.47 \pm 0.36	23.6 \pm 0.9	0.57 \pm 0.32	0.145 \pm 0.084	0.110 \pm 0.113	--	--	--	--
Summer 2011	35.39 \pm 0.26	26.4 \pm 1.5	0.39 \pm 0.16	0.158 \pm 0.089	0.243 \pm 0.141	--	--	--	--
Winter 2011	35.58 \pm 0.14	23.1 \pm 1.1	0.39 \pm 0.12	0.093 \pm 0.065	0.117 \pm 0.109	2299 \pm 9	1996 \pm 8	376 \pm 23	8.06 \pm 0.02
Summer 2012	35.23 \pm 0.16	26.5 \pm 1.3	0.58 \pm 0.08	0.175 \pm 0.128	0.059 \pm 0.008	2287 \pm 11	1969 \pm 6	393 \pm 11	8.04 \pm 0.01
Winter 2012	35.49 \pm 0.28	22.6 \pm 1.0	0.32 \pm 0.16	0.123 \pm 0.124	0.286 \pm 0.196	2298 \pm 13	1995 \pm 13	369 \pm 33	8.07 \pm 0.03
Summer 2013	35.48 \pm 0.17	25.8 \pm 1.3	0.38 \pm 0.17	0.307 \pm 0.272	0.270 \pm 0.210	2278 \pm 16	1990 \pm 14	441 \pm 43	8.01 \pm 0.04
Winter 2013	35.40 \pm 0.18	21.3 \pm 0.8	0.43 \pm 0.08	0.286 \pm 0.258	0.462 \pm 0.584	2311 \pm 6	2017 \pm 12	366 \pm 0.9	8.07 \pm 0.01



Figure 44 Two of the four grids installed on the study site at the 'Ile aux Canards' in New Caledonia. Thirty coral blocks per grid were fixed and exposed between 1 and 12 months to the colonization by microborers.

5.2.3 Coral block analyzes

Because the analyzes of biogenic dissolution are time-consuming, only blocks exposed between 1 and 6 months and after 9 and 12 months were analyzed ($n = 144$ in total). Colonized blocks were cut in two halves, the first halves ($n = 3$ per month) was used to determine the bioeroded surface area (in cm^2) by microborers. After a bleaching treatment of 15 days, blocks were rinsed with deionized water and dried before gold metallization. The upper surface of the first half was observed under scanning electronic microscope (SEM, Zeiss EVO LS 15, Alizés Platform, IRD). Twenty pictures per blocks were taken ($n = 60$ per month) at panoramic magnification $\times 1500$ and were analyzed using the software ImageJ. The second half was used to prepare thin sections according to the technique described by Tribollet et al. (2002). Thin sections ($n = 4$ per month) were observed under light microscope (Nikon Eclipse LV100) to determine the mean depth of penetration of microboring filaments (P_{80} , in $\text{cm} \pm$ standard error) at which 80-90% of living filaments could be observed (see technique in the study of Tribollet et al. 2009). Four to eight transects (0.5 mm width) were studied per thin section ($n > 120$ per studied month).

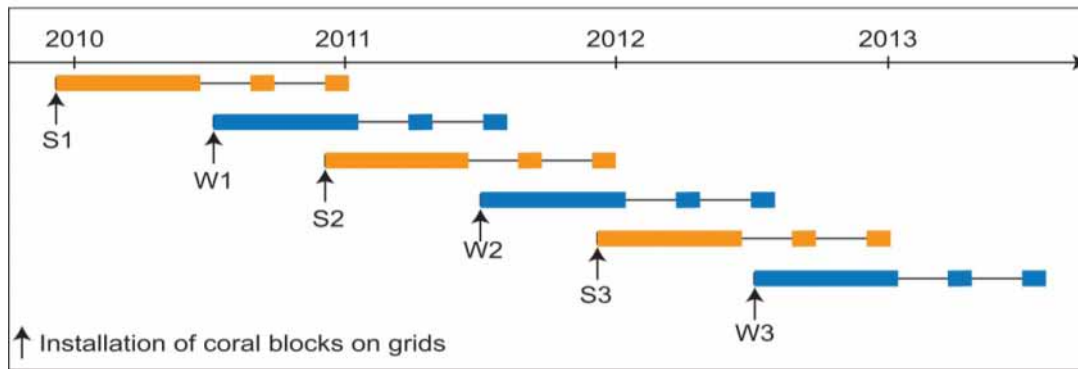


Figure 45 Sampling strategy of coral blocks exposed between 1 and 12 months to the colonization of microborers for the summer series (S1, S2 and S3) and winter series (W1, W2 and W3). Only blocks exposed between 1 and 6 month and after 9 and 12 months were studied.

5.2.4 Quantification of the biogenic dissolution and the partial bioerosion

To quantify the biogenic dissolution (BD, i.e. the quantity of calcium carbonate dissolved by microborers) for each exposure time (from 1 to 12 months) the following equation was used:

$$BD = \frac{\text{Depth of penetration} \times \text{Bioeroded surface area} \times \text{Density}}{\text{Surface area of blocks}}$$

where “BD” is expressed in grams of calcium carbonate (CaCO_3) dissolved per linear square meter of reef (g.m^{-2}) after a certain time of exposure (e.g., 1 month of exposure for blocks colonized by microborers during 1 month), “depth of penetration” is P_{80} in centimeters, “bioeroded surface area” is the bioeroded surface area of block surfaces exposed to colonization by microborers multiplied by $(100 - (\% \text{ of porosity of coral skeleton}))$ in square centimeters. Here, we considered only five sides per block because the bottom side was not exposed to bioerosion (glued on the grid) and porosity was 53 %. The “density” is the coral skeleton microdensity ($2.58 \pm 0.06 \text{ g cm}^{-3}$) as filaments of microborers grow into the microstructure of the skeleton, not in the void skeletal pore spaces, and “surface area of block” is the surface area of the five sides of each block exposed to colonization (the bottom side was discarded because glued on the grid, i.e., not exposed). The density and the porosity were measured on block before exposition to microborers according to the technique described by Bucher et al. (1998). We assumed here that the measured bioeroded surface

area and P_{80} on the upper sides of the blocks were representative of the five sides as blocks were small enough to be exposed to the same light intensity.

The experiment did not last longer than one year for each set to avoid colonization by macroboring organisms (see review by Tribollet and Golubic 2011) but was long enough to report on bioerosion realized by microborers and grazers which will be qualified as “partial bioerosion” in this paper. The partial bioerosion during the six repeated experiments was calculated by considering both the grazing values measured in Grange et al. (2015a) and the biogenic dissolution rates determined in the present study, all these measures being done on the same samples.

5.2.5 Statistical analyses

All data set were analyzed under the R statistical framework (R. Development Core Team 2014). The depth of penetration of live filaments, the bioeroded surface area, and the biogenic dissolution were analyzed using non-parametric tests (Kruskal-Wallis, Hollander et al. 2014) because homogeneity of variance and normality distribution were not met (Bartlett test and Lilliefors test, respectively) even after data transformations (Bartlett 1937, Dallalab and Wilkinson 1986). Kruskal-Wallis test, with $\alpha = 5\%$, was used to determine if measures of all variables varied significantly among the different durations of exposure (from 1 to 12 months) and between all studied series (S1, S2, S3, W1, W2, W3). A pairwise test of Mann and Whitney was applied *a posteriori*, using a correction of Bonferroni (Hollander et al. 2014), when the Kruskal-Wallis test was significant. The variation of depth of penetration of live filaments, the bioeroded surface area, and the biogenic dissolution according to the time of exposure of the different series were compared using multiple slope comparison.

5.3 Results

5.3.1 Bioeroded surface area by microborers

5.3.1.1 Summer series

After one month of exposure, the bioeroded surface area (BSA) of S2 was significantly higher than that of the two other series ($p < 0.05$, 17.6 ± 2.13 % vs. 5.8 ± 0.9 %, Figure 46a). Between 1 and 5 months of exposure, the BSA increased linearly and reached maximum of 33.6 ± 3.2 % (no significant differences was found between the three summer series). Between 6 and 12 months of exposure, the BSA reached a 'plateau' with mean values of 26.8 ± 1.9 % during S1, 34.2 ± 2.1 % during S2, and 23.8 ± 2.8 % during S3 (Figure 46a). Then, after 12 months of exposure, the BSA was significantly different between the three series with a minimum value of 20 % during S3, a medium value of 29% during S1 and a maximum of 40 % during S2 (Figure 46a).

5.3.1.2 Winter series

No statistical significant difference was found between the bioeroded surface areas (BSA) of the three winter series for all exposure times ($p > 0.05$, Figure 46b). After one month of exposure, the mean BSA were 1.7 ± 0.8 %. Between 1 and 5 months of exposure the BSA increased linearly and reached the maximum mean value of 27.3 ± 2.8 %. After 6 months of exposure the BSA reached a 'plateau' for the three winter series with mean values of 24.8 ± 2.6 % (Figure 46b).

5.3.1.3 Comparisons among seasons

After one month of exposure, only the BSA of S2 was significantly higher than those measured for the three winter series. The maximum BSA measured during summer and winter were not significantly different (mean = 30.6 ± 2.9 %, $p > 0.05$, Figure 46a, b). After 12 months of exposure the BSA of winter series was similar to those of summer series, except for S2 ($p > 0.05$, mean = 22.6 ± 2.5).

5.3.2 Depth of penetration of microboring filaments

5.3.2.1 Summer series

The mean depth of penetration of microboring filaments (P_{80}) increased significantly over time (Figure 47a). During the first two months of exposure, P_{80} was very close to the upper surface of the coral blocks for the three summer series (less than 0.110 mm after 2 months of exposure) and values measured during S2 were higher than those obtained for the two other series ($p < 0.05$, 0.104 ± 0.009 mm vs. 0.058 ± 0.010 mm after 2 months of exposure). Between 3 and 9 months of exposure, the P_{80} increased faster during S2 than during the two other series (multiple slope comparison, $p < 0.05$, 0.29 mm mo^{-1} vs. 0.13 mm mo^{-1}) and reached a maximum of 2.77 ± 0.22 mm and then a ‘plateau’ after 9 months of exposure. In contrast, during S1 and S3, after 9 months of exposure, P_{80} strongly increased (0.54 mm mo^{-1}) to reached a maximum value of 2.98 ± 0.20 mm after 12 months of exposure, higher than during S2 ($p < 0.05$, Figure 47a).

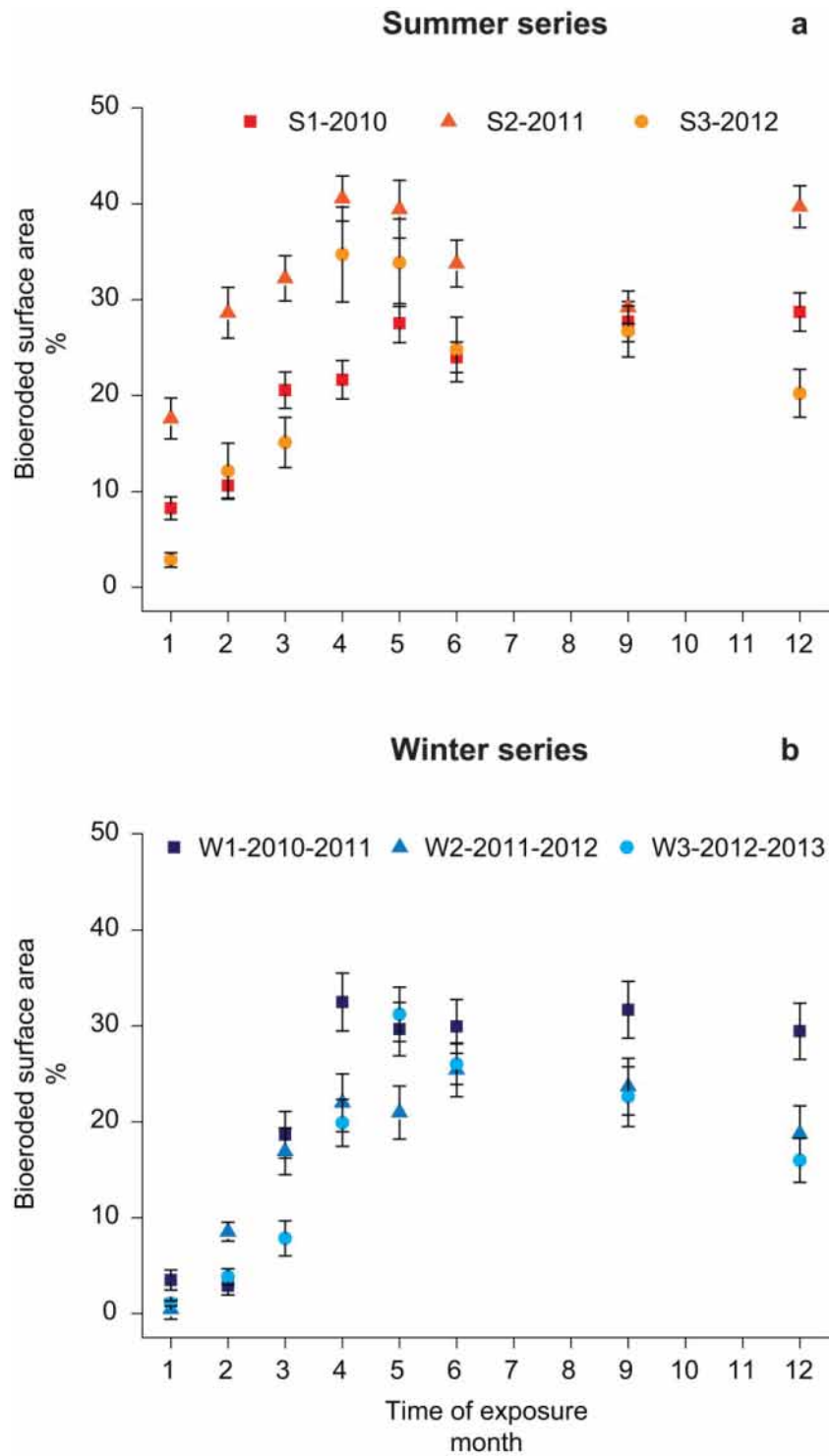


Figure 46 Mean bioeroded surface area due to microborers (\pm confidence intervals) over 12 months measured during the three summer (a) and the three winter series (b).

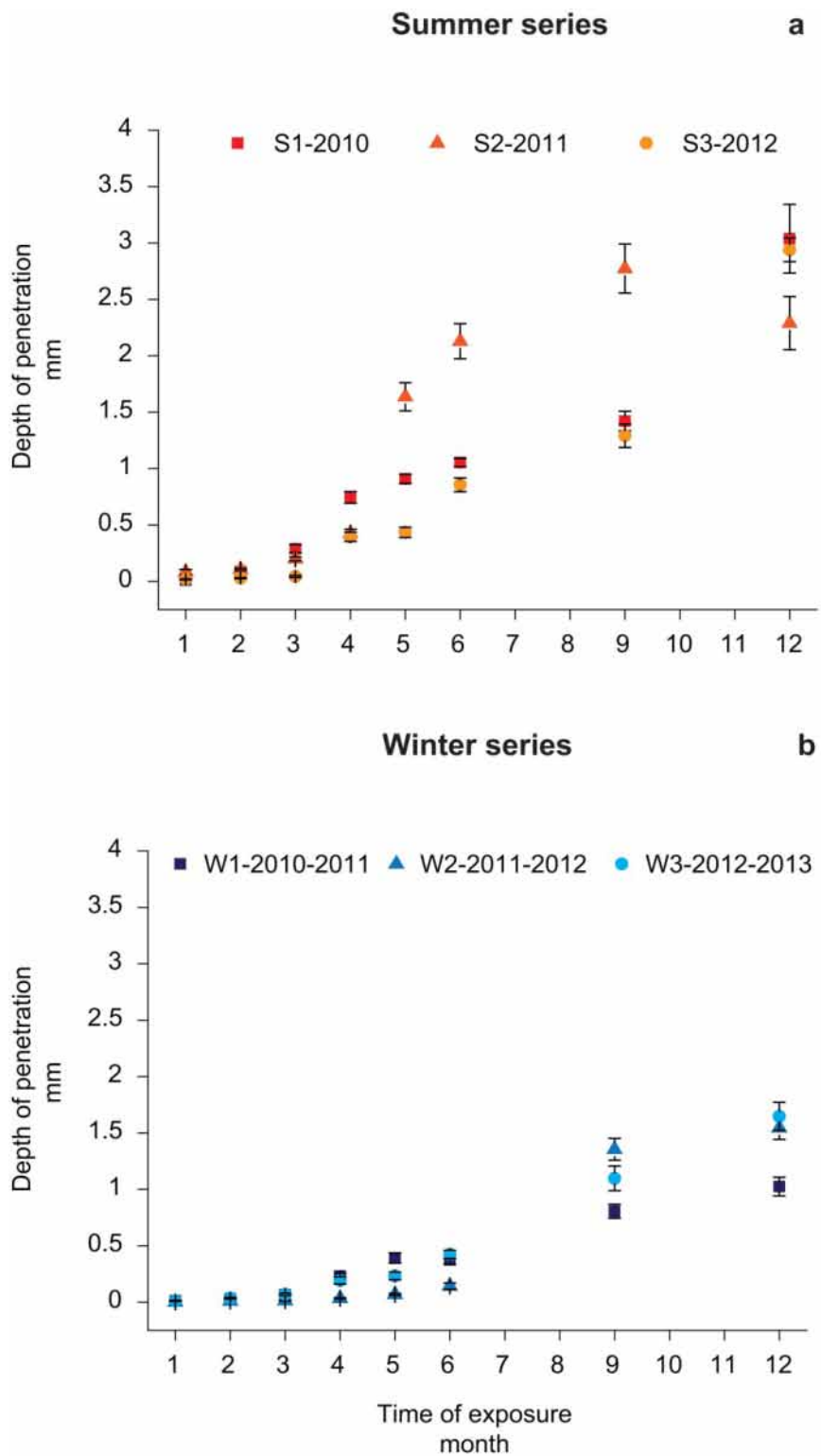


Figure 47 Mean depth of penetration (P_{80}) by microborers (\pm standard error) over 12 months measured during the three summer (a) and the three winter series (b).

5.3.2.2 Winter series

During the three winter series, the mean depth of penetration of microboring filaments (P_{80}) increased significantly over time ($p < 0.05$, Figure 47b). During the 3 first months of exposure, P_{80} was very close to the upper surface of coral blocks for the three winter series (less than 0.07 mm after 3 months of exposure). Between 4 and 12 months of exposure, P_{80} increased significantly but faster during W1 and W3 than during W2 (multiple slope comparison, $p < 0.05$, 0.185 mm mo^{-1} vs. 0.099 mm mo^{-1}). After 12 months of exposure, P_{80} was maximal for the three winter series ($> 1 \text{ mm}$) and higher during W2 and W3 than during W1 ($1.59 \pm 0.11 \text{ mm}$ vs. $1.02 \pm 0.08 \text{ mm}$).

5.3.2.3 Comparisons among seasons

During all the experiment, P_{80} measured in blocks exposed during summer series was significantly higher than those in blocks exposed during winter series and after 12 months of exposure, microboring filaments penetrated two times deeper in blocks from the summer series than in those from the winter series (2.75 ± 0.21 vs. $1.40 \pm 0.11 \text{ mm}$).

5.3.3 Bioerosion

5.3.3.1 Summer series

The biogenic dissolution of calcium carbonate (BD) increased significantly over time but not linearly (Figure 48). During S2 and for all times of exposure, BD was significantly higher than for the two other summer series. Between 1 and 4 months of exposure, during the three summer series, BD increased slowly ($35 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$) to reached a mean of $155 \pm 3 \text{ g m}^{-2}$ after 4 months of exposure. During S1 and S3, BD increased strongly between 4 and 12 months of exposure (BD x 5.5) and after 12 months of exposure, BD reached a maximum value of $835 \pm 18 \text{ g m}^{-2}$ and $692 \pm 7 \text{ g m}^{-2}$, respectively. In contrast, during S2, BD increased exponentially between 4 and 5 months of exposure ($564 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$) reaching a maximum value of $811 \pm 11 \text{ g m}^{-2}$ after 6 months of exposure. During S2, BD rate slows down and reached a 'plateau' around $928 \pm 15 \text{ g m}^{-2}$ after 6 months of exposure and until 12 months. After 12 months of exposure, the biogenic dissolution due to

microborers represented 49% of the partial total bioerosion during S1, 69% during S2 and 31% during S3. The partial bioerosion was comprised between $1350 \pm 70 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ during S2 and $2260 \pm 220 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ during S3 (Tableau 8).

5.3.3.2 Winter series

The biogenic dissolution of calcium carbonate (BD) increased significantly over time but not linearly (Figure 48). Between 1 and 3 months of exposure, during the three winter series, BD was very low (from $0.2 \pm 0.01 \text{ g m}^{-2}$ after 1 month to $3.6 \pm 0.2 \text{ g m}^{-2}$ after 3 months of exposure). During W2, BD was low until 6 months of exposure ($19.3 \pm 0.5 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$) and after 6 months BD increased significantly to reach $334 \pm 6.9 \text{ g m}^{-2}$ after 12 months of exposure ($3.8 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ between 1 and 6 months *vs.* $52.5 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ after 6 months of exposure). In contrast, during W1 and W3 series, BD strongly increased after only 3 months of exposure ($4.3 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ between 1 and 3 months *vs.* $32 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ after 4 months of exposure during W1, $0.88 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ between 1 and 3 months *vs.* $30 \text{ g m}^{-2} \text{ mo}^{-1}$ after 4 months of exposure during W3) and reached $341 \pm 6.7 \text{ g m}^{-2}$ and $253 \pm 5.2 \text{ g m}^{-2}$, respectively after 12 months of exposure. After 12 months of exposure, the biogenic dissolution due to microborers represented 47% during W1, 15% during W2 and 31% during W3. The partial bioerosion was comprised between $730 \pm 190 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ during W1 and $2229 \pm 490 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ during W2 (Table 8).

5.3.3.3 Comparisons among seasons

Biogenic dissolution was, for all times of exposure, lower during the three winter series than during the three summer series. After 12 months of exposure, BD was on average 2.7 times higher in blocks exposed during summer series than in blocks exposed during winter series. The partial total bioerosion of CaCO_3 was higher during summer series (mean = $1777 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) than during winter series (mean = $780 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$) except for W2 ($2229 \text{ g m}^{-2} \text{ y}^{-1}$). In winter series, contribution of the external erosion (mostly grazing) to the partial bioerosion was more important than in summer series (on average 69% *vs.* 50%).

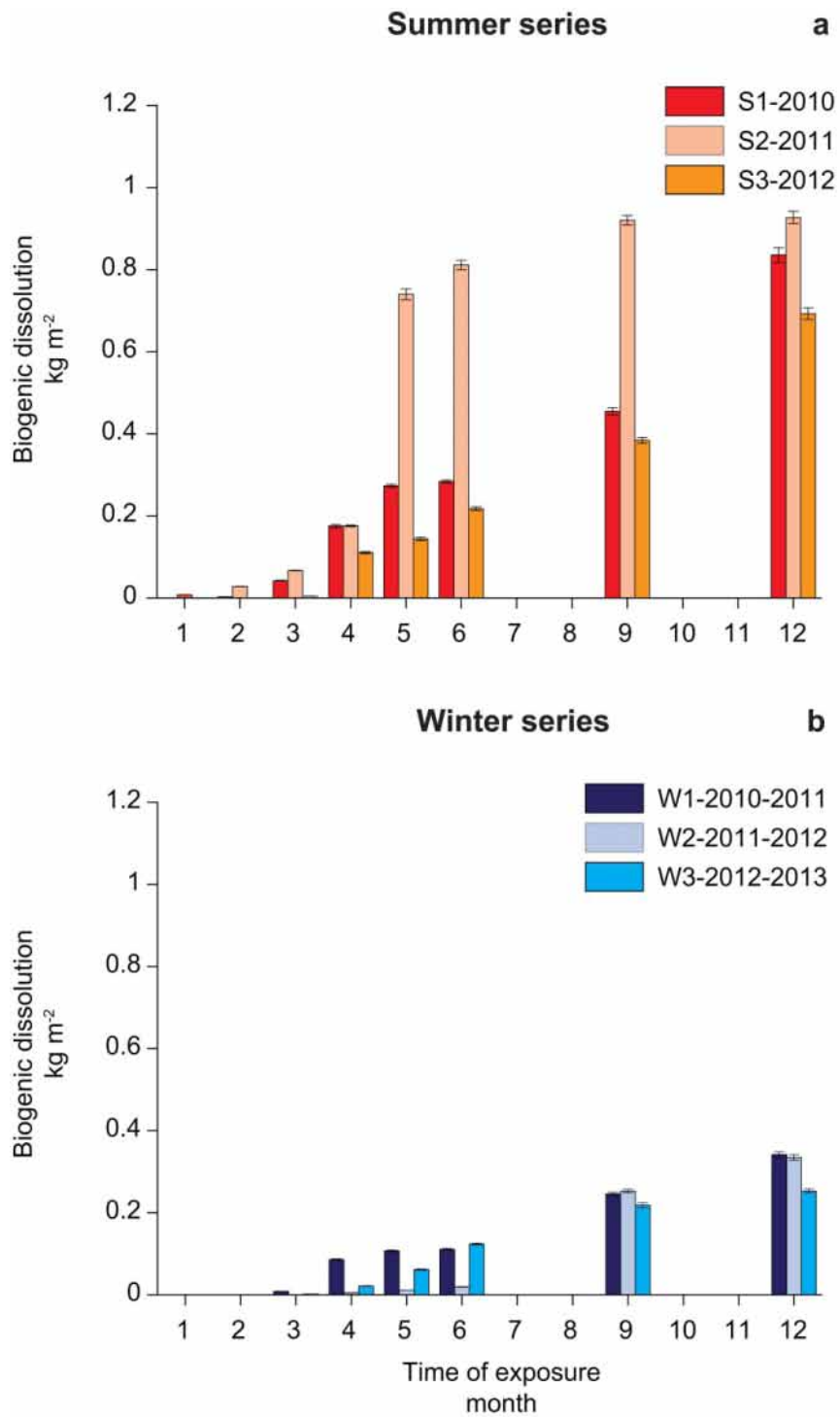


Figure 48 Mean biogenic dissolution (\pm standard error) due to microborers as a function of time for the three summer series (a) and the three winter series (b).

Table 7 Quantity of calcium carbonate bioeroded by grazers and microborers measured on the same samples after one year of exposure and values of partial bioerosion considering both grazing values and biogenic dissolution rates obtained after one year. Mean \pm standard error.

Time series	Grazing	Microbioerosion	Partial Bioerosion
	$Kg\ m^{-2}\ yr^{-1}$	$Kg\ m^{-2}\ yr^{-1}$	$Kg\ m^{-2}\ yr^{-1}$
S1 (2010)	0.87 ± 0.06	0.83 ± 0.02	1.70 ± 0.08
S2 (2011)	0.43 ± 0.06	0.92 ± 0.01	1.35 ± 0.07
S3 (2012)	1.57 ± 0.21	0.69 ± 0.01	2.26 ± 0.28
W1 (2010-2011)	0.39 ± 0.18	0.34 ± 0.01	0.73 ± 0.19
W2 (2011-2012)	1.96 ± 0.48	0.33 ± 0.01	2.29 ± 0.49
W3 (2012-2013)	0.58 ± 0.16	0.25 ± 0.01	0.83 ± 0.17

5.4 Discussion

This paper presents the first *in situ* study of the dynamics of the biogenic dissolution process of carbonates due to microborers in coral reefs over long term, i.e. several years, and with a high resolution (monthly). This study highlighted for the first time that the biogenic dissolution rates were higher when substrates were newly available for the colonization of microborers during the summer season than during the winter season, and this as soon as the first month of exposure ($89\ vs.\ 0.006\ g\ m^{-2}$ after one month). The seasonal effect on biogenics dissolution rates was recently studied by Färber et al. (2015) in the Mediterranean sea on limestones colonized by microborers over one summer series and one winter series. The authors did not observed the temporal dynamic of the biogenic dissolution process because rates were measured only after 8 months of exposure for the summer series and 6 months of exposure for the winter series. Interestingly, higher rates of biogenic

dissolution due to microborers measured for carbonates exposed during a summer series than during a winter series were observed (Färber et al. 2015). Similarly, in our study, after 12 months of exposure, the biogenic dissolution in blocks exposed during summer series was higher than that in blocks exposed during winter series (by factor of 2.7). This difference is most probably related to the acceleration of microboring community successions during summer series described in Grange et al. (2015a). Indeed, the biogenic dissolution observed, here, over long term, was fully dependent on microboring community successions as was observed by Grange et al. (2015b) over one year. For the summer series, the dominance of pioneer microborers occurred between 1 and 3 months while for the winter series their dominance extended to 4 months of exposure due to the postponed installation of *Ostreobium quekettii* during winter series (3 months vs. 4 months). This chlorophytes is a sciaphile species, i.e., adapted to low light intensities, that grows rapidly in depth inside substrates (Fork and Larkum 1989, Tribollet et al. 2006, Grange et al. 2015b) contrary to pioneer species that are known to require high light level and thus remain at the surface to insure photosynthesis (Grange et al. 2015b). The rapid growth in depth (only 6 months of exposure were necessary to reach more than 1 mm during summer series while 9 months were necessary during winter series) and the early settlement of *O. quekettii* for the summer series conducted to higher biogenic dissolution rates measured in coral blocks as soon as the third months of exposure than for winter series. The biogenic dissolution rates measured in our study were strongly correlated to the depth of penetration of microboring filaments ($p < 0.01$, $R^2 = 0.9$) as demonstrated by Tribollet (2008b). Moreover after 6 months this depth could be essentially attributed to *O. quekettii*. Before one year of exposure, this chlorophyte was the dominant microboring species whatever the studied series, which demonstrated *de novo* that *O. quekettii* is the main agent of the biogenic dissolution rates on dead carbonate substrates (Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005, Tribollet 2008b, Tribollet et al. 2009, Grange et al. 2015b). The acceleration of microboring community successions described above was directly controlled by the environmental conditions: high temperature, low turbidity, high light level but also because the epilithic successions was also accelerated (Grange et al. 2015a). Influencing microboring community successions, these parameters had an indirect control on the biogenic dissolution rates.

In addition to lower values of biogenic dissolution rates measured in blocks exposed during winter series, we noticed that this rates measured after 12 months in during winter series corresponded to those measured after 9 months of exposure during summer series. Because of the correlation between biogenic dissolution and penetration depth, this gap of 3 months for the biogenic dissolution was met also for the depth of penetration of microborers. The hypothesis is that this gap

might be maintained until the biogenic dissolution rates reach the “plateau” (see definition in Grange et al. (2015b)). Different steps in the biogenic dissolution process for all studied series were studied as described in Grange et al. (2015b) starting with low biogenic dissolution rates due to the dominance of pioneer species (step 1), followed by high rates due to the installation and development in depth of *O. quekettii* (step 2). However, only one studied series (S2) presented the step 3 of the biogenic dissolution process characterized by a “plateau” that seems to be due to the compensation depth of microboring filaments, i.e. depth at which the production is equal to respiration. During S2, a stabilization of the depth of penetration of microboring filaments was observed after 6 months of exposure around 2.5 mm. This could match to the compensation depth of *O. quekettii* that dominated the communities. For the two other summer series (S1 and S3), this depth was reached after 12 months of exposure, which may explain why we did not observe the step 3 for the S1 and S3 summer series. Similarly, this last step was not observed in winter series.

Table 8 Summary of the microboring community successions described by Grange et al. (2015a). Composition of immature communities dominated by pioneer photophile species and mature communities dominated by *Ostreobium quekettii* observed with fungi and *Plectonema terebrans*. The time necessary for their settlement on dead carbonate substrates and the period of their dominance in the microboring community are also indicated. Time in months.

	Necessary time for settlement		Dominance period	
	Summer series	Winter series	Summer series	Winter series
Pioneer photophile species				
<i>Phaeophila</i> sp. / <i>Eugomontia</i> sp.	1 88 %	1 100%	1 to 4 – 5	1 to 6
<i>Mastigocoleus</i> sp.	1 2%	2 – 3 5%	90 – 25%	100-35%
Mature sciaphile species				
<i>Ostreobium</i> sp.	3 – 4 11%	4 14%	5 – 6 to 12	7 to 12
Fungi / <i>Plectonema</i> sp.	1 – 2 10%	3 – 4 6%	75-90%	55-94%

In addition to the seasonal effect on the biogenic dissolution rates, a strong inter-annual variability of this parameter was observed for the summer series. This strong inter-annual variability was mostly controlled by the inter-annual variability of the penetration depth of microboring filaments related to less stable environmental conditions in summer than in winter in New Caledonia (Grange et al. 2015a). The pattern of the bioeroded surface area over time seemed to be similar whatever the series, with a linear increase between 1 and 6 months of exposure (from less than 10% to on average less than 30%) and stabilization around a maximum value of 25% between 6 and 12 months of exposure. This pattern is comparable to that of Tribollet (2008b). During our summer series, the increase of the penetration depth of microboring filaments between 1 and 6 months of exposure was higher during S2 than for the two other summer series (more than 2 mm vs. 1 mm after 6 months of exposure). During the first month of exposure of the S2 series (January 2011), the study site was impacted by the cyclone ‘Vania’ which caused a resuspension of organic matter and sediments and a strong rainfall together with an increase in nutrient concentrations (see Table 2 and Grange et al. 2015a). Nutrient enrichments were shown to increase of the surface area colonized by microborers, and their depth of penetration in shells (Carreiro-Silva et al. 2009, Carreiro-Silva et al. 2012). The increase in nutrient concentrations observed in 20xx in our case could thus have stimulated the settlement of microboring spores as soon as the first month of exposure and thus increased the abundance of microboring filaments at the substrate surfaces (bioeroded surface area > 17%); knowing that the high abundance of microboring filament also promoted their development in depth. In addition, the re-suspension of sediments related to the vania cyclone could have altered the substrate surfaces facilitating the penetration of microboring filaments in the coral skeleton by facilitating, for instance, the light penetration inside substrates. Nevertheless, others parameters (i.e. grazing or turbidity) can also have affected the distribution in depth of the microboring filaments and the biogenic dissolution. On one hand, the high turbidity and low temperature observed during the series S1 clearly postponed the settlement of *Ostreobium quekettii* in blocks and, thus, the development in depth of the microboring filaments. On the other hand, the higher grazing rates measured during the series S3 impacted the average depth of penetration of microboring filaments (reduction by 3.5 on average compared to S2). Indeed, it was shown that feeding grazers can abrade the surface of the substrates (Afeworki et al. 2011) and eliminate part of microboring filaments (Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005). In the case of intense grazing, measurement of biogenic dissolution are very ‘residual’ (see definition in Chazottes et al. 1995). On the contrary, a moderate grazing tends to positively impact biogenic dissolution rates (Tribollet and Golubic 2005, Grange et al. 2015b) as observed during S2.

The simultaneous measurement of grazing (mostly Parrotfish here, Grange et al. 2015a) and microbioerosion allowed to estimate a partial bioerosion of coral reefs on the study site after 1 year of exposure. The dissolution due to macroborers was not observed here because the experiment did not last long enough to allow the colonization by these organisms (see review by Tribollet and Golubic 2011). The partial bioerosion values obtained here were comprised between 0.7 to 2.3 kg of CaCO₃ dissolved by per square meter and per year. These values are comparable to those obtained by Tribollet and Golubic (2005) on the GBR (from 0.2 to 1.8 kg m⁻² yr⁻¹) or Chazottes et al. (1995) in French Polynesia (1.8 kg m⁻² yr⁻¹). The partial bioerosion was significantly higher in substrate newly available for bioerosion in summer than in winter (1.8 vs. 1.3 kg m⁻² yr⁻¹) due to both higher values of grazing and biogenic dissolution rates. We observed an inter-annual variability of this parameter due to the inter-annual variability of the biogenic dissolution during summer series as explained above and also due to inter-annual variability of grazing as well as during winter and summer series (Table 8). Indeed, low grazing activity was observed on blocks exposed during S1, S2, W1 and W3 due to adverse conditions for grazers, i.e. low temperature during summer mostly due to an El Niño event (until April 2010) and a cyclone (in January 2011) (Hatcher 1981, Carpenter 1986, Polunin and Klumpp 1992, Letourneur 1993, Grange et al. 2015a). On the contrary, higher grazing was observed during S3 and W2 due to optimal conditions for grazers. The higher grazing rates measured during S3 and W2 increased the part of non-measurable biogenic dissolution due to the ingestion of substrates containing microborers by grazers. The biogenic dissolution rates were thus more residual during S3 and W2 than during the other studied series and rates for these series were thus under-estimated. However, we could estimate that the most representative value of biogenic dissolution rates obtained after 1 year of exposure; i.e. with moderate grazing; would be close to 1 kg m⁻² yr⁻¹ which is of the same order to values estimated on offshore reefs on the GBR after 1 year of exposure (Tribollet 2008b).

The various environmental conditions observed during this study (i.e. seasonal conditions, extreme event, El Niño period) conducted to a strong inter-annual variability of the biogenic dissolution rates. This fact shows the complexity of this process and the importance of long term studies. Furthermore, our study provided new data of biogenic dissolution rates that will significantly improve biogeochemical model developed to predict the future of coral reefs in the context of global change which currently considered the biogenic dissolution as negligible due to the limited data available (Pandolfi et al. 2011, Perry et al. 2012, Perry et al. 2014). Studies which determined this parameter with direct observations are scarce and were not performed with high temporal

resolution and over long period of time (Chazottes et al. 1995, Tribollet and Golubic 2005). Based on a study realized over a longer period, we reveals for the first time that the process of biogenic dissolution is enhanced due to the early settlement of *Ostreobium quekettii*, the main agent of the biogenic dissolution on carbonate substrates, when a substrate is newly available in summer. In the context of climate change, the IPCC (2013) predicts, for the South Pacific and for the end of the century, an increase of seawater temperature of 3°C and a drop of the ocean pH of -0.4 pH unit in the worst scenario (RCP8.5) which could enhance coral mortality (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011, Frieler et al. 2013) and thus the quantity of substrates available for the colonization by microborers. The increase of seawater temperature and the acidification could accelerate the settlement of *O. quekettii* and this on a potentially greater quantity of carbonate substrate which could conduct to an acceleration of the biogenic dissolution by the end of the century.

5.5 Supplementary materials for TA and DIC analyzes

Monthly samples of Total Alkalinity and Dissolved Inorganic Carbon of the study site were analyzed in triplicate. These analyzes were performed using seawater sampled with Niskin bottle at 3-4 m-depth. After sampling, seawater was filtered through 0.45 µm pore size syringe filters, immediately treated with 0.1 ml of saturated mercury chloride solution, sealed in boron glass bottles and stored at 4 °C in the dark until analysis. TA and DIC were measured on the SnapoCO₂ platform (Institut National des Sciences de l'Univers in the 'LOCEAN' lab) using automatic titration and standardized with standard seawater provided by A.G. Dickson.



Imprégnation de galeries de microperforants en résine sur une lame mince légèrement décalcifiée, observée au Microscope Electronique à Balayage. Crédit photo : J. Grange.

Chapitre VI- Synthèse et Perspectives

6.1 Synthèse des travaux réalisés

Ce dernier chapitre synthétise les éléments de réponses apportés par ce travail de thèse aux principaux objectifs énoncés au début de ce manuscrit et met en perspective les implications et les nouveaux questionnements soulevés lors de l'interprétation de ces résultats.

6.1.1 Rappel du contexte et des objectifs

L'importance écosystémique et économique des récifs coralliens n'est plus à démontrer. En effet, ces écosystèmes supportent entre autre une ressource halieutique majeure capable de nourrir plusieurs millions d'êtres humains et jouent un rôle important dans le cycle du carbone et des carbonates à l'échelle planétaire. Dans le contexte actuel du changement global plusieurs études ont démontré la fragilité des récifs vis-à-vis de perturbations telles que l'augmentation de la température des eaux marines, l'acidification des océans ou encore l'augmentation du niveau marin. A ce jour, il est estimé que 20% des récifs coralliens ont d'ores et déjà disparu. A cela s'ajoute 20% qui montrent des signes d'extinction imminente. La plupart des études d'impact des facteurs du changement climatique et des perturbations anthropogéniques sur les récifs coralliens se sont concentrées sur les effets envers les forces de construction (principalement la calcification) et tendent à montrer une augmentation de la mortalité récifale pour la fin du siècle. Cette mortalité accrue semble inquiétante car après leur mort les organismes coralliens sont fortement impactés par le principal facteur de destruction des récifs : la bioérosion. Cependant, peu de travaux de recherche ont été entrepris afin de mieux comprendre le processus de la dissolution biogénique réalisée par les microperforants qui participe grandement à la bioérosion récifale. Dans le but de mieux comprendre et modéliser le devenir des récifs coralliens il est essentiel de maîtriser tous les paramètres impactant les récifs et donc la dissolution biogénique.

Dans ce cadre, une étude originale et à long terme du processus de dissolution biogénique a été réalisée depuis 2009 sur des blocs expérimentaux en Nouvelle-Calédonie. Au cours de trois séries commençant en été et trois séries commençant en hiver, ces blocs ont été exposés entre un et douze mois aux microperforants. Ce plan d'expérimentation a ainsi permis pour la première fois (Figure 49):

- d'identifier le temps nécessaire à l'installation des différentes communautés microperforantes dans les squelettes coralliens, d'observer pour la première fois la période d'installation de l'espèce *Ostreobium quekettii*, l'agent majeur de la dissolution biogénique, et de suivre les successions des communautés microperforantes avec une résolution mensuelle ;
- de modéliser la dynamique temporelle de la dissolution biogénique à l'échelle mensuelle et de mettre en avant les différentes étapes de ce processus ;
- d'étudier l'influence des facteurs biotiques et abiotiques sur les successions de communautés microperforantes et les taux de dissolution biogénique associés ;
- d'observer la variabilité saisonnière et interannuelle des successions de communautés microperforantes ainsi que des taux de dissolution biogénique associés ;
- de proposer un modèle conceptuel des interactions entre les facteurs biotiques et abiotiques et les successions de communautés microperforantes.

6.1.2 Synthèse des principaux résultats

6.1.2.1 Successions des communautés à haute résolution temporelle

Dès le premier mois d'exposition, les blocs ont été colonisés par des filaments microperforants. Ces premiers filaments appartenaient uniquement à des espèces pionnières qui présentent des cycles de vie courts caractéristiques des communautés immatures (Figure 49). Parmi ces espèces pionnières les chlorophycées du genre *Phaeophila* sp. et *Eugomontia* sp. ont pu être observées mais également une cyanobactérie, *Mastigocoleus testarum*.

Après trois mois d'exposition il a été possible d'observer les premiers filaments d'*Ostreobium quekettii* dans les squelettes coralliens (Figure 49). Même si les abondances des espèces pionnières diminuent avec le temps celles-ci restent encore largement dominantes.

A partir de cinq mois de colonisation un basculement dans les communautés microperforantes est réalisé. Alors que les espèces pionnières étaient dominantes, l'abondance d'*Ostreobium* a fortement

augmenté et elle tendait à devenir l'espèce dominante, caractérisant ainsi les communautés dites matures.

Après six ou sept mois d'exposition aux microperforants, les squelettes coralliens sont abondamment colonisés par *Ostreobium*. En effet, les espèces pionnières représentaient moins de 10% des microperforants et les communautés matures étaient dominantes.

Après un an d'exposition les communautés microperforantes sont stabilisées et largement dominées par *O. quekettii*.

6.1.2.2 La dynamique de la dissolution biogénique à haute résolution temporelle

La dissolution biogénique augmente au cours du temps, de façon non linéaire, en passant de moins de 1 mg à plus de 900 g de carbonate de calcium dissous par m² de récif après douze mois d'exposition. Les travaux réalisés ont permis de mettre en évidence pour la première fois trois étapes dans le processus de dissolution biogénique qui dépendent fortement des successions des communautés microperforantes (Figure 49).

La première étape est réalisée durant les trois premiers mois et se caractérise par une dominance des communautés immatures qui restent en surface et conduisent à des taux de dissolution biogénique très faibles (<35 g m⁻² mo⁻¹).

La deuxième étape intervient après quatre mois d'exposition et se caractérise par l'installation et le développement en profondeur des filaments d'*O. quekettii*. Cette étape conduit à une forte augmentation des taux de dissolution biogénique qui ont pu dépasser les 500 g m⁻² mo⁻¹. C'est également au cours de cette étape qu'a été mesurée la valeur maximale de dissolution biogénique (jusqu'à 900 g m⁻²) après sept ou douze mois d'exposition (Figure 49).

Enfin, la dernière étape qui intervient après sept ou douze mois de colonisation (selon les paramètres externes), se caractérise par une large dominance d'*O. quekettii* qui a atteint sa profondeur maximale de pénétration (appelée profondeur de compensation) et induit une

stabilisation de la dissolution biogénique (atteinte d'un plateau) et donc des taux plus faibles (<30 g m⁻² mo⁻¹). L'hypothèse serait que cette dernière étape se poursuivrait au-delà d'un an d'exposition.

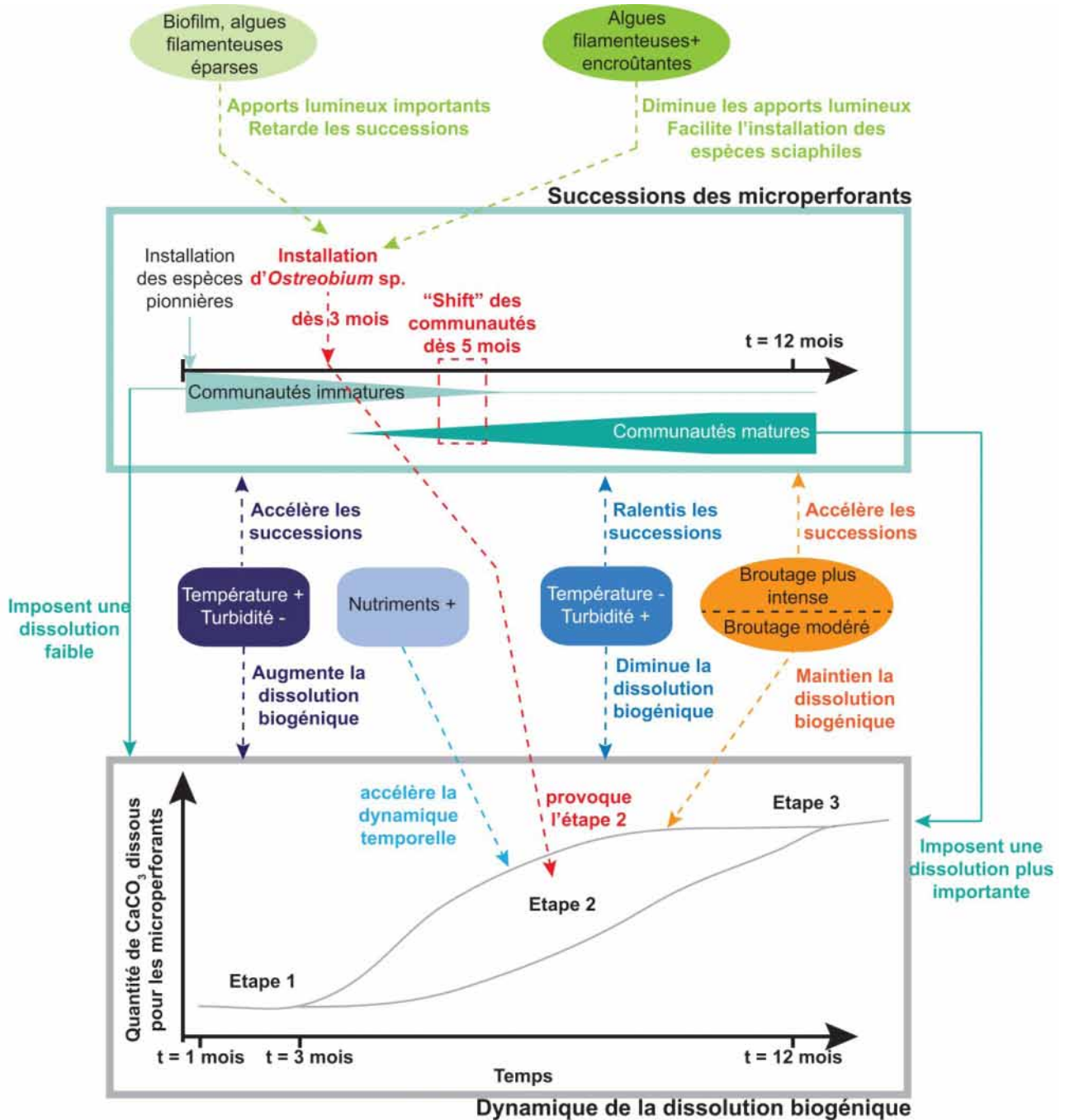


Figure 49 Illustration des principaux résultats de cette étude.

6.1.2.3 L'influence des facteurs externes biotiques/abiotiques

En plus des successions de communautés microperforantes d'autres facteurs externes ont influencé le processus de dissolution biogénique.

6.1.2.3.1 Facteurs biotiques : le broutage et le couvert épilithiques

Parmi les facteurs biotiques contrôlant la dissolution biogénique, le broutage est sans doute le plus important. Il avait été démontré précédemment, au cours de séries temporelles uniques que selon son intensité celui-ci pouvait stimuler ou au contraire réduire la dissolution biogénique. En effet, un broutage peu intense permettrait d'augmenter les apports lumineux aux microperforants qui pourraient alors se développer plus en profondeur, ce qui augmenterait donc la dissolution biogénique. Au contraire, un broutage trop intense éliminerait les filaments microperforants plus rapidement que leur développement en profondeur dans les substrats, ce qui réduirait alors la dissolution biogénique. Les travaux présentés ici ont permis de confirmer ce lien existant entre les brouteurs et les microperforants mais surtout d'observer plus en détail et au cours de six séries temporelles cette relation synergique. Dans le cas d'un broutage peu intense intervenant durant l'étape 3 de stabilisation de la dissolution biogénique, celui-ci permet aux filaments microperforants ayant atteint leur profondeur de compensation de se développer plus en profondeur et donc de maintenir des valeurs de dissolution biogénique élevées. Dans le cas d'un broutage plus intense intervenant avant six mois de colonisation par les microperforants, celui-ci permettrait de favoriser la dominance d'*O. quekettii* dans les communautés. Cette espèce ayant la capacité de se développer en profondeur se trouve, en effet, protégée du broutage alors que les espèces pionnières qui restent en surface sont éliminées par le broutage intense. En revanche, le broutage plus intense réduirait de manière artificielle la dissolution biogénique mesurée. En effet, une partie du substrat bioérodé par les microperforants est ingérée par les brouteurs et donc ne pourra pas être prise en compte dans le calcul de la dissolution biogénique. Celle-ci est qualifiée de résiduelle. Enfin, ces travaux ont permis de démontrer une activité de broutage plus élevée sur des substrats fortement colonisés par *O. quekettii*.

Alors que l'effet du broutage sur la dissolution biogénique avait été observé à plusieurs reprises l'influence du couvert épilithique (c'est-à-dire le biofilm et les algues présents à la surface d'un

substrat) n'avait été observée qu'une fois dans des squelettes coralliens exposés douze mois. Le couvert épilithique influence non pas directement la dissolution par les microperforants mais les espèces microperforantes de par leur capacité spécifique à utiliser la lumière. La dominance d'algues encroûtantes et filamenteuses à la surface des substrats limite physiquement les apports lumineux dans les squelettes coralliens et permet ainsi l'installation d'*O. quekettii*. *Ostreobium* est en effet, qualifiée de « sciaphile » (qui aime l'ombre) et est connue pour se développer dans des milieux avec de faibles niveaux lumineux. Elle peut être retrouvée jusqu'à plus de 300 m de profondeur. Il a été montré au cours de ces travaux que le retard dans le recrutement des algues encroûtantes sur les substrats entraînait directement un retard de l'installation d'*O. quekettii* et donc qu'un niveau lumineux élevé ne permettait pas son recrutement. A l'inverse, la présence d'algues éparses permet de maintenir des niveaux lumineux importants en laissant passer la lumière et favorise les espèces pionnières. Ces espèces pionnières sont dites « photophiles » et requièrent des niveaux lumineux importants pour leur croissance.

6.1.2.3.2 Facteurs abiotiques : la température, la turbidité et les nutriments

Cette première étude réalisée *in situ* a permis un suivi en parallèle des communautés microperforantes, de la dissolution biogénique mais également d'un nombre important de paramètres environnementaux tels que la température, la salinité, la turbidité, la fluorescence... Parmi ces paramètres, ce sont essentiellement les variations temporelles de la température, la turbidité ainsi que des concentrations en nutriments qui ont impacté la microbioérosion. Cependant, ces trois paramètres n'ont pas eu le même effet. La température et la turbidité semble avoir impacté les successions des communautés microperforantes alors que les nutriments semblent avoir influencé la dissolution biogénique.

Des températures de l'eau plus basses et combinées à une turbidité élevée qui entraîne un niveau lumineux plus faible, ont conduit à un ralentissement des successions de communautés microperforantes. Dans ces conditions, les communautés sont restées plus longtemps au stade immature (2 mois supplémentaires) et l'installation d'*O. quekettii* a été retardée d'un mois. En conséquence la dissolution biogénique mesurée a été plus faible.

Le site d'étude est caractérisé par des eaux oligotrophes. Au cours d'une des séries temporelles un pic de phosphates a été observé durant les premiers mois de colonisation par les microperforants. Ce

pic ne semble pas avoir impacté les successions des communautés microperforantes mais a pu stimuler le développement des filaments présents à la surface et en profondeur. La stimulation des microperforants a eu pour conséquence une accélération de la dynamique temporelle de dissolution biogénique ce qui a entraîné des valeurs de dissolution plus élevées après un an d'exposition.

6.1.2.4 La variabilité interannuelle et saisonnière de la microbioérosion

La microbioérosion a été étudiée pour la première fois au cours de plusieurs séries temporelles d'un an. Ces séries ont permis d'observer la variabilité interannuelle de ce processus en comparant d'une part les trois séries commençant en été et d'autre part les trois séries commençant en hiver mais également sa variabilité saisonnière en comparant les trois séries dont la colonisation a commencé l'été avec les trois séries dont la colonisation a commencé l'hiver.

Les travaux présentés ici ont mis en avant une forte variabilité interannuelle de la microbioérosion au cours des séries commençant l'été alors que le processus semble stable lorsqu'il commence en hiver. Cette forte variabilité interannuelle s'explique par une plus forte variabilité des paramètres environnementaux au niveau du site d'étude durant les premiers mois de colonisation, soit durant la saison estivale. En effet, la Nouvelle-Calédonie a été impactée par un phénomène El Niño durant l'été 2010 entraînant des chutes de température de l'eau et une plus forte turbidité dans la zone. Ces conditions ont ralenti le processus de microbioérosion comme expliqué ci-dessus. Durant l'été 2011, un cyclone a frappé la zone d'étude entraînant une augmentation des nutriments liée à la fois à la remise en suspension et aux fortes pluies qui ont apporté des nutriments de source continentale dans la zone d'étude. Ces conditions semblent avoir fortement stimulé la microbioérosion. Enfin, les conditions environnementales étaient stables durant l'été 2012 et le processus de microbioérosion se déroulant durant la série temporelle correspondante pourrait donc constituer la dynamique temporelle de la microbioérosion « type ».

En plus de la variabilité interannuelle, une forte variabilité saisonnière de la microbioérosion a été observée. En effet, les séries temporelles démarrant en été ont présenté des dissolutions biogéniques 2,7 fois plus élevées après un an d'exposition que celles démarrant en hiver. Cette différence significative est due à la fois à une accélération des successions des communautés microperforantes

lors des séries d'été aux conditions environnementales favorables (température plus élevée et faible turbidité), mais surtout à l'installation précoce, dès 3 mois, d'*O. quekettii*.

6.2 L'importance de la dissolution biogénique et de la bioérosion récifale

6.2.1 Implication pour les modèles biogéochimiques

Cette étude a permis d'obtenir six nouveaux taux annuel de dissolution biogénique (compris entre 250 et 920 g m⁻² an⁻¹, Chapitre V) contraints par des conditions environnementales et pour des pressions de broutage et couverts épilithiques connus. Les nouvelles données apportées par ces travaux pourraient permettre d'améliorer les modèles biogéochimiques développés dans le but de prédire le devenir des récifs coralliens. La plupart des modèles développés à ce jour ne prennent pas ou peu en compte la dissolution biogénique car elle est considérée comme négligeable du fait sans doute de la taille microscopique des filaments, de la difficulté à quantifier la dissolution biogénique de manière précise mais également du fait du nombre très restreint de données dans la littérature (Tableau 9). Les travaux présentés ici apportent non seulement un nombre important de données supplémentaires avec leurs contextes mais confirment également l'importance de la dissolution biogénique en milieu récifal.

6.2.2 L'importance de la dissolution biogénique dans la bioérosion récifale après 1 an

Notre étude a été réalisée sur des périodes d'un an et n'a pas permis d'observer la macrobioérosion réalisée par des organismes tels que les éponges ou les vers serpulidés. En effet, ces organismes s'observent plus aisément dans des substrats exposés plus de deux ans. Cependant, le suivi en parallèle de la dissolution biogénique et du broutage a permis de quantifier une bioérosion partielle après 1 an ainsi que la contribution des deux agents présents ici. La bioérosion partielle estimée après 1 an est en moyenne comprise entre 1,52 et 1,77 kg de carbonate de calcium bioérodé par m² de récif et peut atteindre une valeur maximale de 2,29 kg de carbonate de calcium bioérodé par m² de récif. La dissolution biogénique par les microperforants peut constituer jusqu'à 70% de la

bioérosion partielle, ce qui montre l'importance de ce processus dans la bioérosion de substrats carbonatés exposés depuis 1 an.

Tableau 9 Synthèse des études quantifiant la dissolution biogénique dans des squelettes coralliens exposés aux microperforants durant 1 an. Les taux sont exprimés en kg de CaCO_3 dissous par m^2 de récif et par an.

Études	Où	Taux
Chazottes et al. 1995	Polynésie Française	0,10*
Chazottes et al. 2002	Ile de la Réunion	0,019 – 0,056*
Tribollet et Golubic 2005	GBR	0,12 – 1,08*
Tribollet et al. 2009	Hawaï	0,31
Master 2 : J. Toncin**	Bermudes	0,12
	Ile de la Réunion	0,45 – 0,93
Cette étude	Nouvelle-Calédonie	0,25-0,92

*correspond aux taux publiés convertis selon la méthode de calcul définie par Tribollet et al. 2009 et utilisée dans la présente étude

**données non publiées

6.3. Des axes pour le futur

Les données obtenues durant ma thèse m'ont permis de proposer pour la première fois un modèle de dissolution biogénique des squelettes coralliens et un modèle conceptuel des interactions entre les successions de communautés microperforantes et les paramètres externes (biotiques/abiotiques). A partir de ces données il serait intéressant de développer un premier modèle numérique de la dissolution biogénique en fonction de paramètres externes. Cependant, Les données mensuelles

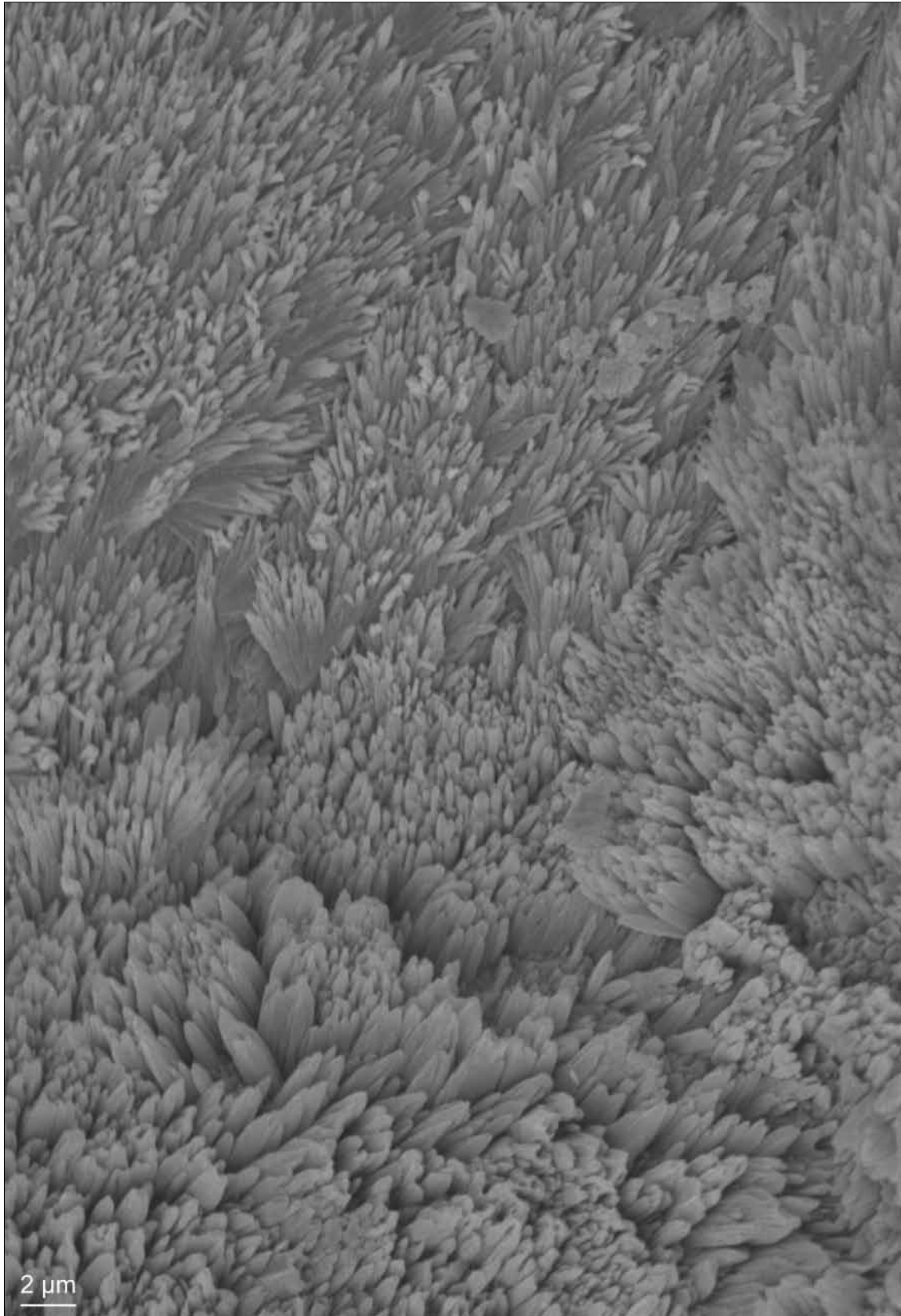
concernant la microbioérosion et le suivi environnemental ont permis de mettre en avant les processus à haute résolution et l'effet de certains paramètres biotiques et abiotiques mais, en contrepartie, elles ne permettent pas d'observer une évolution des taux de dissolution biogéniques annuels à long terme selon les conditions environnementales. Un recul d'au moins 10 ans serait nécessaire. Ainsi, l'effet d'autres paramètres environnementaux pourrait être mis en avant. Dans ce but, il serait intéressant de poursuivre à la fois le suivi des paramètres environnementaux en continu et de la dissolution biogénique après 1 an de colonisation. Par ailleurs, un suivi similaire pourrait être réalisé avec d'autres substrats carbonatés présent dans les récifs tels que les coquilles de mollusques, certaines espèces étant des ressources économiques importantes, ce qui permettrait de rendre mieux compte de la participation de la dissolution biogénique à l'échelle récifale.

Dans le contexte du changement global, les différents scénarios des modèles numériques de l'IPCC décrivent une augmentation de la température et une diminution du pH à l'échelle globale (IPCC 2013). Dans le Pacifique sud, le scénario le plus catastrophique (RCP 8.5) prédit pour la fin du siècle une augmentation de la température de 3°C et une diminution du pH de 0,4 unité. Le changement global va diminuer les capacités de maintien des récifs coralliens, notamment du fait, entre autre, de l'augmentation de la mortalité des coraux (Hoegh-Guldberg et al. 2007, Pandolfi et al. 2011, Frieler et al. 2013, Hoegh-Guldberg et al. 2014, Howes et al. 2015b). Cette mortalité entraînerait alors une forte augmentation des substrats carbonatés disponibles à la colonisation pour les microperforants. Or, la dissolution biogénique semble stimulée dans des conditions d'acidifications principalement du fait d'une stimulation du développement en profondeur d'*Ostreobium quekettii*. De plus, les résultats de cette thèse montrent une stimulation de la dissolution biogénique due à l'installation précoce d'*O. quekettii*, l'agent principale de la dissolution, lorsque la colonisation démarre avec des températures de l'eau plus élevées. Ceci suggérerait une augmentation de la dissolution biogénique des substrats carbonatés pour la fin du siècle fragilisant d'autant plus les récifs coralliens. La multiplication d'études réalisant en parallèle un suivi des conditions environnementales et de la dissolution biogénique semble indispensable à la confirmation de cette hypothèse. De plus, ces études permettraient de mettre en avant la part de chaque facteur biotique et abiotique, eux-mêmes impactés par le changement global, influençant les microperforants et la dissolution biogénique dans le contexte du changement global.

Comme expliqué précédemment la durée d'exposition des blocs n'a pas permis de quantifier la macrobioérosion récifale. Cette force de destruction des récifs n'est pas négligeable et est en moyenne, à l'échelle globale, de l'ordre de $3 \text{ kg m}^{-2} \text{ an}^{-1}$ (Neumann 1966, Rützler 1975, Scoffin et

al. 1980, Davies and Hutchings 1983, Trudgill 1983, Scott et al. 1988, Kiene and Hutchings 1994, Reaka-Kudla et al. 1996, Pari et al. 1998, Osorno et al. 2005). De plus, la macrobioérosion due notamment aux éponges perforantes semble être stimulée par certains effets du changement global tels que l'acidification des océans (Wisshak et al. 2012, Duckworth and Peterson 2013, Fang et al. 2013, Fang et al. 2014). Afin de mieux contraindre les modèles numériques de prédiction du devenir des récifs coralliens et plus largement du cycle des carbonates il est essentiel de multiplier les études à long terme sur la quantification de la bioérosion totale. Ces études devraient ainsi prendre en compte à la fois le broutage, la macro et la microbioérosion et cela dans différentes zones géographiques. En effet, la bioérosion et la contribution de chaque agent peut varier fortement d'un récif à l'autre.

Dans le but de multiplier les données de bioérosion et plus particulièrement celles de dissolution biogénique il est important d'améliorer les méthodes de quantification. En effet, celle-ci prend beaucoup de temps et nécessite des techniques assez coûteuses du fait de la taille microscopique des filaments et de leurs distributions hétérogènes (observations au microscope électronique à balayage et traitement d'un nombre très important d'images). Ce travail méthodologique a été commencé durant ma thèse avec tout d'abord le développement d'un script sous R permettant de calculer rapidement les valeurs de dissolution biogénique à partir des mesures de profondeur de pénétration des filaments dans les substrats et des surfaces bioérodées par les microperforants. De plus, j'ai eu accès à un microtomographe, grâce à une collaboration avec le Muséum National d'Histoire Naturelle, qui m'a permis de reconstruire en 3D les galeries creusées par les microperforants dans le squelette corallien. Cette reconstruction, qui à ce jour n'est pas terminée, permettrait d'obtenir une valeur de dissolution biogénique absolue prenant en compte toutes les galeries (Annexe A.3). La dissolution biogénique mesurée via la reconstruction 3D pourrait être mise en relation avec un paramètre facilement mesurable telle que la concentration en chlorophylle contenue dans les filaments microperforants grâce à une calibration. Cette mesure de la concentration en chlorophylle dans un échantillon pourrait alors donner une estimation de la dissolution biogénique. Le développement de cette méthode permettrait d'obtenir de nouvelles données de dissolution biogénique rapidement, à moindre coût et cela partout dans le monde. Ainsi un suivi de la microbioérosion à l'échelle globale pourrait être réalisé.



Aiguilles d'aragonite d'un squelette corallien intact (photo prise au microscope électronique à balayage). Crédit photo : J. Grange.

Bibliographie

- Aeby, G., A. Tribollet, G. Lasne, and T. Work. *in press*. Assessing threats from coral and CCA disease on the reefs of New Caledonia. *Marine and Freshwater Research*.
- Afeworki, Y., J. H. Bruggemann, and J. J. Videler. 2011. Limited flexibility in resource use in a coral reef grazer foraging on seasonally changing algal communities. *Coral Reefs* **30**:109-122.
- Andersson, A. J., and D. Gledhill. 2013. Ocean acidification and coral reefs: Effects on breakdown, dissolution, and net ecosystem calcification. *Annual Review of Marine Science* **5**:321-348.
- Andersson, A. J., F. T. MacKenzie, and L. M. Ver. 2003. Solution of shallow-water carbonates: An insignificant buffer against rising atmospheric CO₂. *Geology* **31**:513-516.
- Andréfouët, S., G. Cabioch, B. Flamand, and B. Pelletier. 2009. A reappraisal of the diversity of geomorphological and genetic processes of New Caledonian coral reefs: a synthesis from optical remote sensing, coring and acoustic multibeam observations. *Coral Reefs* **28**:691-707.
- Anthony, K. R. N., D. I. Kline, G. Diaz-Pulido, S. Dove, and O. Hoegh-Guldberg. 2008. Ocean acidification causes bleaching and productivity loss in coral reef builders. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **105**:17442-17446.
- Bartlett, M. S. 1937. Properties of Sufficiency and Statistical Tests. *Proceedings of the Royal Society of London. Series A, Mathematical and Physical Sciences* **160**:268-282.
- Birkeland, C. 1997. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York.
- Birkeland, C., and D. Grosenbaugh. 1985. *Ecological interactions between tropical coastal ecosystems*. United Nations Environment Programme, Regional Seas Report and Studies.
- Bonvalot, J., J.-C. Gay, and E. Habert. 2012. *Atlas de la Nouvelle-Calédonie*. IRD, Congrès de la Nouvelle-Calédonie, Marseille, Nouméa.
- Bornet, E., and C. Flahault. 1889. Sur quelques plantes vivant dans le test calcaire des mollusques. *Bulletin de la Société Botanique de France* **36**:CXLVII-CLXXVI.
- Brown, B. E. 1987. Worldwide death of corals: natural cyclic events or man-made pollution? *Marine Pollution Bulletin* **18**:9-13.
- Bruggemann, J. H., A. M. VanKessel, J. M. VanRooij, and A. M. Breeman. 1996. Bioerosion and sediment ingestion by the Caribbean parrotfish *Scarus vetula* and *Sparisoma viride*: Implications of fish size, feeding mode and habitat use. *Marine Ecology Progress Series* **134**:59-71.
- Bruggemann, J. H., M. J. H. Vanoppen, and A. M. Breeman. 1994. Foraging by the stoplight Parrotfish *Sparisoma viride*. 1. Food selection in different, socially determined habitats. *Marine Ecology Progress Series* **106**:41-55.
- Bruke, L., K. Reytar, M. Spalding, and A. Perry. 2012. *Reefs at risk revisited*. World Resources Institute, Washington
- Bucher, D. J., V. J. Harriott, and L. G. Roberts. 1998. Skeletal micro-density, porosity and bulk density of acroporid corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **228**:117-136.
- Bunce, S. 2013. *Rapport d'état environnemental -Ile aux Canards-*. Centre d'Initiation à l'Environnement, Nouméa.
- Carpenter, R. C. 1986. Partitioning herbivory on its effects on coral-reef algal communities. *Ecological Monographs* **56**:345-363.
- Carreiro-Silva, M., W. E. Kiene, S. Golubic, and T. R. McClanahan. 2012. Phosphorus and nitrogen effects on microbial euendolithic communities and their bioerosion rates. *Marine Pollution Bulletin* **64**:602-613.
- Carreiro-Silva, M., T. R. McClanahan, and W. E. Kiene. 2005. The role of inorganic nutrients and herbivory in controlling microbial bioerosion of carbonate substratum. *Coral Reefs* **24**:214-221.
- Carreiro-Silva, M., T. R. McClanahan, and W. E. Kiene. 2009. Effects of inorganic nutrients and organic matter on microbial euendolithic community composition and microbial bioerosion rates. *Marine Ecology Progress Series* **392**:1-15.

- Casareto, B. E., L. Charpy, M. J. Langlade, T. Suzuki, H. Ohba, M. Niraula, and Y. Suzuki. 2008. Nitrogen fixation in coral reef environments. Pages 890-894 in Proceedings of the 11th International Coral Reef Symposium, Florida.
- Caspers, H. 1985. Methods of Seawater Analysis. 2nd edition. Verlag Chemie, Weinheim/Deerfield Beach, Florida.
- Cesar, H. 1996. Economic Analysis of Indonesian Coral Reefs. The World Bank.
- Chauvin, A., V. Denis, and P. Cuet. 2011. Is the response of coral calcification to seawater acidification related to nutrient loading? *Coral Reefs* **30**:911-923.
- Chazottes, V., T. Le Campion-Alsumard, and M. Peyrot-Clausade. 1995. Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology* **113**:189-198.
- Chazottes, V., T. Le Campion-Alsumard, M. Peyrot-Clausade, and P. Cuet. 2002. The effects of eutrophication-related alterations to coral reef communities on agents and rates of bioerosion (Reunion Island, Indian Ocean). *Coral Reefs* **21**:375-390.
- Dallalab, G. E., and L. Wilkinson. 1986. An analytic approximation to the distribution of Lilliefors' test for normality. *The American Statistician* **40**:294-296.
- Davies, P. J., and P. Hutchings. 1983. Initial colonization, erosion and accretion on coral substrate : Experimental results, Lizard Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **2**:27-35.
- Delcroix, T., and C. Hénin. 1997. ENSO signals in the vicinity of New Caledonia: past, present and probable future anomalies. Pages 112-118 in Proceedings of the Third SPREP Meeting on Climate Change and Sea Level Rise in the South Pacific Region, Noumea, New Caledonia.
- Diaz-Pulido, G., and L. J. McCook. 2002. The fate of bleached corals: patterns and dynamics of algal recruitment. *Marine Ecology Progress Series* **232**:115-128.
- Dickson, A. G., and F. J. Millero. 1987. A comparison of the equilibrium constants for the dissociation of carbonic acid in seawater media *Deep-Sea Research* **34**:1733-1743.
- Done, T. J. 1992. Phase-shift in coral-reef communities and their ecological significance. *Hydrobiologia* **247**:121-132.
- Done, T. J., J. C. Ogden, W. J. Wiebe, and B. R. Rosen. 1996. Biodiversity and ecosystem function of coral reefs. Pages 393-428 in H. A. Mooney, J. H. Cushman, E. Medina, O. E. Sala, and E.-D. Schulze, editors. *Functional roles of biodiversity : A global perspective*. Wiley and Sons, Chichester, New York.
- Dray, S., and A. B. Dufour. 2007. The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software* **22**:1-20.
- Duckworth, A., and B. Peterson. 2013. Effects of seawater temperature and pH on the boring rates of the sponge *Cliona celata* in scallop shells. *Marine Biology* **160**:27-35.
- Eddinger, E. N., G. V. Limmon, J. Jompa, W. Widjatmoko, J. M. Heikoop, and M. J. Risk. 2000. Normal coral growth rates on dying reefs: Are coral growth rates good indicators of reef health? *Marine Pollution Bulletin* **40**:404-425.
- Faith, D. P., P. R. Minchin, and L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Vegetatio* **69**:57-68.
- Fang, J. K. H., M. A. Mello-Athayde, C. H. L. Schönberg, D. I. Kline, O. Hoegh-Guldberg, and S. Dove. 2013. Sponge biomass and bioerosion rates increase under ocean warming and acidification. *Global Change Biology* **19**:3581-3591.
- Fang, J. K. H., C. H. L. Schönberg, M. A. Mello-Athayde, O. Hoegh-Guldberg, and S. Dove. 2014. Effects of ocean warming and acidification on the energy budget of an excavating sponge. *Global Change Biology* **20**:1043-1054.
- Färber, C., M. Wisshak, I. Pyko, N. Bellou, and A. Freiwald. 2015. Effects of water depth, seasonal exposure, and substrate orientation on microbial bioerosion in the Ionian Sea (Eastern Mediterranean). *Plos One*.
- Fine, M., E. Meroz-Fine, and O. Hoegh-Guldberg. 2005. Tolerance of endolithic algae to elevated temperature and light in the coral *Montipora monasteriata* from the southern Great Barrier Reef. *Journal of Experimental Biology* **208**:75-81.

- Fork, D. C., and A. W. D. Larkum. 1989. Light harvesting in green-alga *Ostreobium* sp., a coral symbiont adapted to extreme shade. *Marine Biology* **103**:381-385.
- Frieler, K., M. Meinshausen, A. Golly, M. Mengel, K. Lebek, S. D. Donner, and O. Hoegh-Guldberg. 2013. Limiting global warming to 2°C is unlikely to save most coral reefs. *Nature Climate Change* **3**:165-170.
- Ganachaud, A. S., A. S. Gupta, J. C. Orr, S. E. Wijffels, K. R. Ridgway, M. A. Hemer, C. Maes, C. R. Steinberg, A. Tribollet, B. Qiu, and J. C. Kruger. 2011. Observed and expected changes to the tropical Pacific Ocean. Pages 101-187 in J. D. Bell, J. E. Johnson, and A. J. Hobday, editors. *Vulnerability of Tropical Pacific Fisheries and Aquaculture to Climate Change*. Secretariat of the Pacific Community, New Caledonia.
- Garcia-Pichel, F. 2006. Plausible mechanisms for the boring on carbonates by microbial phototrophs. *Sedimentary Geology* **185**:205-213.
- Garcia-Pichel, F., E. Ramirez-Reinat, and Q. J. Gao. 2010. Microbial excavation of solid carbonates powered by P-type ATPase-mediated transcellular Ca²⁺ transport. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **107**:21749-21754.
- Gardner, T. A., I. M. Cote, J. A. Gill, A. Grant, and A. R. Watkinson. 2005. Hurricanes and Caribbean coral reefs: Impacts, recovery patterns, and role in long-term decline. *Ecology* **86**:174-184.
- Gektidis, M. 1999. Development of microbial euendolithic communities: The influence of light and time. *Bulletin of the Geological Society of Denmark* **45**:147-150.
- Glynn, P. W. 1997. Bioerosion and coral reef growth: a dynamic balance. Pages 68-98 in C. Birkeland, editor. *Life and Death Of Coral Reefs*. Chapman and Hall, USA.
- Golubic, S., G. Brent, and T. Le Campion-Alsumard. 1970. Scanning electron microscopy of endolithic algae and fungi using a multipurpose casting-embedding technique. *Lethaia* **3**:203-209.
- Golubic, S., I. Friedmann, and J. Schneider. 1981. The lithobiontic ecological niche, with special reference to microorganisms. *Journal of Sedimentary Petrology* **51**:475-478.
- Golubic, S., G. Radtke, and T. Le Campion-Alsumard. 2005. Endolithic fungi in marine ecosystems. *Trends in Microbiology* **13**:229-235.
- Grange, J. S., H. Rybarczyk, C. Dupouy, A. Saliot, and A. Tribollet. 2015a. Main biotic and abiotic factors influencing successions of microboring communities in coral reefs – a study of six series of one year In prep for *Coral Reefs*.
- Grange, J. S., H. Rybarczyk, and A. Tribollet. 2015b. The three steps of the carbonate biogenic dissolution process by microborers in coral reefs (New Caledonia). *Environmental Science and Pollution Research*:1-13.
- Grenz, G., R. Le Borgne, J.-P. Torréton, and R. Fichez. 2013. New-Caledonia lagoon: A threatened paradise under anthropogenic pressure? Pages 31-56 in M. Mwinyihija, editor. *Lagoons: Habitat and Species, Human Impacts and Ecological Effects*. Nova Science Publishers.
- Gross, J., and U. Ligges. 2015. nortest: Tests for Normality.
- Grothendieck, G. 2013. nls2: Non-linear regression with brute force.
- Hall-Spencer, J. M., R. Rodolfo-Metalpa, S. Martin, E. Ransome, M. Fine, S. M. Turner, S. J. Rowley, D. Tedesco, and M.-C. Buia. 2008. Volcanic carbon dioxide vents show ecosystem effects of ocean acidification. *Nature* **454**:96-99.
- Hallock, P. 1981. Production of carbonate sediments by selected large benthic foraminifera on two Pacific coral reefs. *Journal of Sedimentary Petrology* **51**:467-474.
- Harmelin-vivien, M. L. 1994. The effects of storms and cyclones on coral reefs: A review. *Journal of Coastal Research Issue Special 12: Coastal Hazards*:211-231.
- Harmelin-Vivien, M. L., and P. Laboute. 1986. Catastrophic impact of hurricanes on atoll outer reef slopes in the Tuamotu (French Polynesia). *Coral Reefs* **5**:55-62.
- Harney, J. N., and C. H. Fletcher. 2003. A budget of carbonate framework and sediment production, Kailua Bay, Oahu, Hawaii. *Journal of Sedimentary Research* **73**:856-868.

- Hatcher, B. G. 1981. The interaction between grazing organisms and the epilithic algal community of a coral reef. Pages 515-524 *in* Proceedings of the 4th International Coral Reef Symposium.
- Hoegh-Guldberg, O., R. Cai, E. S. Poloczanska, P. G. Brewer, S. Sundby, and K. Hilmi. 2014. The Ocean. Pages 1655-1731 *in* V. R. Barros, C. B. Field, D. J. Dokken, M. D. Mastrandrea, K. J. Mach, T. E. Bilir, and e. al., editors. *Climate Change 2014: Impacts, Adaptation, and Vulnerability. Part B: Regional Aspects. Contribution of Working Group II to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel of Climate Change.* Cambridge University Press, Cambridge; New York, NY.
- Hoegh-Guldberg, O., P. J. Mumby, A. J. Hooten, R. S. Steneck, P. Greenfield, E. Gomez, C. D. Harvell, P. F. Sale, A. J. Edwards, K. Caldeira, N. Knowlton, C. M. Eakin, R. Iglesias-Prieto, N. Muthiga, R. H. Bradbury, A. Dubi, and M. E. Hatziolos. 2007. Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science* **318**:1737-1742.
- Hollander, M., A. V. Douglas, and E. Chicken. 2014. *Nonparametric statistical methods.* 3rd edition, Hoboken, New Jersey.
- Holm-hansen, O., C. J. Lorenzen, R. W. Holmes, and D. H. Strickland. 1965. Fluorometric determination of chlorophyll. *International Council for the Exploration of the Sea* **30**:3-15.
- Hopley, D. 2011. *Encyclopedia of modern coral reefs: structure, form and process.* Springer.
- Howes, E. L., F. Joos, C. M. Eakin, and J.-P. Gattuso. 2015a. The Oceans 2015 initiative, Part I: An updated synthesis of the observed and projected impacts of climate change on physical and biological processes in the oceans. ID-DRI, Paris, France.
- Howes, E. L., F. Joos, C. M. Eakin, and J.-P. Gattuso. 2015b. An updated synthesis of the observed and projected impacts of climate change on the chemical, physical and biological processes in the oceans. *Frontiers in Marine Science* **2**:online.
- Huang, D. 2012. Threatened reef corals of the World. *Plos One* **7**.
- Hubbard, D. K. 1992. Hurricane induced sediment transport in open-shelf tropical systems—an example from St Croix, U.S. Virgin Islands. *Journal of Sedimentary Petrology* **62**:946-960.
- Hubbard, D. K., A. I. Miller, and D. Scaturro. 1990. Production and cycling of calcium carbonate in a shelf-edge reef system (St. Croix, U.S. Virgin Islands): applications to the nature of reef systems in the fossil record. *Journal of Sedimentary Petrology* **60**:335-360.
- Hughes, T. P., M. J. Rodrigues, D. R. Bellwood, D. Ceccarelli, O. Hoegh-Guldberg, L. McCook, N. Moltschaniwskyj, M. S. Pratchett, R. S. Steneck, and B. Willis. 2007. Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology* **17**:360-365.
- Hutchings, P. A. 1986. Biological destruction of coral reefs - A review. *Coral Reefs* **4**:239-252.
- IPCC. 2013. *Climate Change 2013: The Physical Science Basis. Contribution of Working Group I to the Fifth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*, Cambridge, United Kingdom and New York, NY, USA.
- Jessen, C., C. R. Voolstra, and C. Wild. 2014. *In situ* effects of simulated overfishing and eutrophication on settlement of benthic coral reef invertebrates in the Central Red Sea. *PeerJ*.
- Kiene, W., G. Radtke, M. Gektidis, S. Golubic, and K. Vogel. 1995. Factors controlling the distribution of microborers in Bahamian Reef environments. Pages 174-188 *in* H. Schuhmacher, W. Kiene, and W. C. Dullo, editors. *Factors controlling Holocene reef growth: An interdisciplinary approach.* Facies.
- Kiene, W. E., and P. A. Hutchings. 1994. Bioerosion experiments at Lizard-Island, Great Barrier Reef. *Coral Reefs* **13**:91-98.
- Kinsey, D. W. 1985. Metabolism, calcification and carbon production: System level studies. Pages 505-525 *in* Proceedings of the Fifth International Coral Reef Congress, Tahiti.
- Knowlton, N., R. E. Brainard, R. Fisher, M. Moews, L. Plaisance, and M. J. Caley. 2010. Coral reef biodiversity. Pages 65-77 *in* A. McIntyre, editor. *Life in the World's Oceans: Diversity, Distribution, and Abundance.* Wiley-Blackwell, Oxford.

- Koehne, B., G. Elli, R. C. Jennings, C. Wilhelm, and H. W. Trissl. 1999. Spectroscopic and molecular characterization of a long wavelength absorbing antenna of *Ostreobium* sp. *Biochimica Et Biophysica Acta-Bioenergetics* **1412**:94-107.
- Krumins, V., M. Gehlen, S. Arndt, P. Van Cappellen, and P. Regnier. 2013. Dissolved inorganic carbon and alkalinity fluxes from coastal marine sediments: model estimates for different shelf environments and sensitivity to global change. *Biogeosciences* **10**:371-398.
- Lazar, B., and Y. Loya. 1991. Bioerosion of coral reefs - A chemical approach. *Limnology and Oceanography* **36**:377-383.
- Le Campion-Alsumard, T. 1975. Experimental study of the colonization of calcite fragments by marine endolithic Cyanophyceae. *Cahiers de Biologie Marine* **16**:177-185.
- Le Campion-Alsumard, T. 1979. Les cyanophycées endolithes marines: Systématique, Ultrastructure et Biodestruction *Oceanologica Acta* **2**:143-156.
- Le Campion-Alsumard, T., S. Golubic, and P. Hutchings. 1995a. Microbial endoliths in skeletons of live and dead corals - porites lobata (Moorea, French Polynesia). *Marine Ecology Progress Series* **117**:149-157.
- Le Campion-Alsumard, T., S. Golubic, and K. Priess. 1995b. Fungi in corals: symbiosis or disease? Interaction between polyps and fungi causes pearl-like skeleton biomineralization. *Marine Ecology Progress Series* **117**:137-147.
- Letourneur, Y. 1993. Impact of hurricane Firinga on fish community structure on fringing reefs of Reunion Island, S.W. Indian Ocean. *Environmental Biology of Fishes* **37**:109-120.
- Lewis, P. D. E., and D. W. R. Wallace. 2006. MS Excel Program Developed for CO₂ System Calculations. Carbon Dioxide Information Analysis Center, Oak Ridge National Laboratory, U.S. Department of Energy, Oak Ridge, Tennessee.
- Lorenzen, C. J. 1966. A method for the continuous measurement of *in vivo* chlorophyll concentration. *Deep-Sea Research* **13**:223-227.
- Lukas, K. J. 1974. Two species of the chlorophyte genus *Ostreobium* from skeletons of Atlantic and Caribbean reef corals. *Journal of Phycology* **10**:331-335.
- Lukas, K. J. 1978. Depth distribution and form among common microboring algae from the Florida continental shelf. *Geological Society of America - Abstracts with Programs* **10**:1 – 448.
- Mao Che, L., T. Le Campion-Alsumard, N. Boury-Esnault, C. Payri, S. Golubic, and C. Bézac. 1996. Biodegradation of shells of the black pearl oyster, *Pinctada margaritifera* var. *cumingii*, by microborers and sponges of French Polynesia. *Marine Biology* **126**:509-519.
- Martindale, W. 1992. Calcified epibionts as palaeoecological tools: examples from the recent and Pleistocene reefs of Barbados. *Coral Reefs* **11**:167-177.
- McAllister, D. E. 1991. What is the status of the world's coral reef fishes? . *Sea Wind* **5**:14-18.
- McClanahan, T. R. 1997. Primary succession of coral-reef algae: Differing patterns on fished versus unfished reefs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **218**:77-102.
- McClanahan, T. R. 2000. Bleaching damage and recovery potential of Maldivian coral reefs. *Marine Pollution Bulletin* **40**:587-597.
- McClanahan, T. R., N. Muthiga, and A. Mangin. 2001. Coral and algal changes after the 1998 coral bleaching: interaction with reef management and herbivores on Kenyan reefs. *Coral Reefs* **19**:308-391.
- Mehrbach, C., C. H. Culberson, J. E. Hawley, and R. M. Pytkowicz. 1973. Measurement of the apparent dissociation constants of carbonic acid in seawater at atmospheric pressure. *Limnology and Oceanography* **18**:897-907.
- Migon, C., S. Ouillon, X. Mari, and E. Nicolas. 2007. Geochemical and hydrodynamic constraints on the distribution of trace metal concentrations in the lagoon of Nouméa, New Caledonia. *Estuarine Coastal and Shelf Science* **74**:756-765.
- Milliman, J. D. 1993. Production and accumulation of calcium-carbonate in the Ocean - Budget of a nonsteady state. . *Global Biogeochemical Cycles* **7**:927-957.
- Moberg, F., and C. Folke. 1999. Ecological goods and services of coral reef ecosystems. *Ecological Economics* **29**:215-233.

- Moreton, B. M., J. M. Fernandez, and M. D. B. Dolbecq. 2009. Development of a field preconcentration/elution unit for routine determination of dissolved metal concentrations by ICP-OES in marine waters: Application for monitoring of the New Caledonia lagoon. *Geostandards and Geoanalytical Research* **33**:205-218.
- Mumby, P. J. 2009a. Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs* **28**:683-690.
- Mumby, P. J. 2009b. Phase shifts and the stability of macroalgal communities on Caribbean coral reefs. *Coral Reefs* **28**:761-773.
- Mumby, P. J., C. P. Dahlgren, A. R. Harborne, C. V. Kappel, F. Micheli, D. R. Brumbaugh, K. E. Holmes, J. M. Mendes, K. Broad, J. N. Sanchirico, K. Buch, S. Box, R. W. Stoffle, and A. B. Gill. 2006. Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science* **311**:98-101.
- Murphy, J., and J. P. Riley. 1962. A modified single solution method for the determination of phosphate in natural waters. *Analytica Chimica Acta* **27**:31-36.
- Murtagh, F., and P. Legendre. 2014. Ward's hierarchical agglomerative clustering method: which algorithms implement Ward's criterion? *Journal of Classification* **31**:274-295.
- Nagelkerken, I., S. Kleijnen, T. Klop, R. van den Brand, E. C. de la Moriniere, and G. van der Velde. 2001. Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: a comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Marine Ecology Progress Series* **214**:225-235.
- Neumann, A. C. 1966. Observations on coastal erosion in Bermuda and measurements of boring rate of sponge *Cliona lampa*. *Limnology and Oceanography* **11**:92-108.
- Ogden, J. C. 1988. The influence of adjacent systems on the structure and function of coral reefs. *in* Proceedings of the 6th International Coral Reef Symposium.
- Ogle, D. H. 2015. NCStats: Helper Functions for Statistics at Northland College.
- Osorno, A., M. Peyrot-Clausade, and P. A. Hutchings. 2005. Patterns and rates of erosion in dead *Porites* across the Great Barrier Reef (Australia) after 2 years and 4 years of exposure. *Coral Reefs* **24**:292-303.
- Ouillon, S., P. Douillet, R. Fichez, and J. Y. Panche. 2005. Enhancement of regional variations in salinity and temperature in a coral reef lagoon, New Caledonia. *Comptes Rendus Geoscience* **337**:1509-1517.
- Ouillon, S., P. Douillet, J. P. Lefebvre, R. Le Gendre, A. Jouon, P. Bonneton, J. M. Fernandez, C. Chevillon, O. Magand, J. Lefèvre, P. Le Hir, R. Laganier, F. Dumas, P. Marchesiello, A. Bel Madani, S. Andréfouët, J. Y. Panché, and R. Fichez. 2010. Circulation and suspended sediment transport in a coral reef lagoon: The south-west lagoon of New Caledonia. *Marine Pollution Bulletin* **61**:269-296.
- Pandolfi, J. M. 1992. Successive isolation rather than evolutionary centers for the organisation of Indo-Pacific reef corals. *Journal of Biogeography* **19**:593-609.
- Pandolfi, J. M., S. R. Connolly, D. J. Marshall, and A. L. Cohen. 2011. Projecting coral reef futures under global warming and ocean acidification. *Science* **333**:418-422.
- Pari, N., M. Peyrot-Clausade, T. Le Campion-Alsumard, P. Hutchings, V. Chazottes, S. Golubic, J. Le Campion, and M. F. Fontaine. 1998. Bioerosion of experimental substrates on high islands and on atoll lagoons (French Polynesia) after two years of exposure. *Marine Ecology Progress Series* **166**:119-130.
- Parrish, J. D. 1989. Fish communities of interacting shallowwater habitats in tropical oceanic regions. *Marine Ecology Progress Series* **58**:143-160.
- Paulay, G. 1997. Diversity and distribution of reef organisms. Pages 298-345 *in* C. Birkeland, editor. *Life and death of coral reefs*. Chapman and Hall, New York.
- Perry, C. T. 1998. Grain susceptibility to the effects of microboring: implications for the preservation of skeletal carbonates. *Sedimentology* **45**:39-51.

- Perry, C. T. 2000. Factors controlling sediment preservation on a north jamaican fringing reef: a process-based approach to microfacies analysis. *Journal of Sedimentary Research* **70**:633-648.
- Perry, C. T., E. N. Edinger, P. S. Kench, G. N. Murphy, S. G. Smithers, R. S. Steneck, and P. J. Mumby. 2012. Estimating rates of biologically driven coral reef framework production and erosion: a new census-based carbonate budget methodology and applications to the reefs of Bonaire. *Coral Reefs* **31**:853-868.
- Perry, C. T., and L. J. Hepburn. 2008. Syn-depositional alteration of coral reef framework through bioerosion, encrustation and cementation: Taphonomic signatures of reef accretion and reef depositional events. *Earth-Science Reviews* **86**:106-144.
- Perry, C. T., and I. A. Macdonald. 2002. Impacts of light penetration on the bathymetry of reef microboring communities: implications for the development of microendolithic trace assemblages. *Palaeogeography Palaeoclimatology Palaeoecology* **186**:101-113.
- Perry, C. T., G. N. Murphy, P. S. Kench, E. N. Edinger, S. G. Smithers, R. S. Steneck, and P. J. Mumby. 2014. Changing dynamics of Caribbean reef carbonate budgets: emergence of reef bioeroders as critical controls on present and future reef growth potential. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* **281**.
- Peyrot-Clausade, M., T. Le Campion-Alsumard, P. Hutchings, J. Le Campion, C. Payri, and M. C. Fontaine. 1995. Initial bioerosion and bioaccretion on experimental substrates in high island and atoll lagoons (French Polynesia). *Oceanologica Acta* **18**:531-541.
- Pollard, D. A. 1984. A review of ecological studies on seagrassfish communities, with particular reference to recent studies in Australia. *Aquatic Botany* **18**:3-42.
- Polunin, N. V. C., and D. W. Klumpp. 1992. Algal food supply and grazer demand in a very productive coral-reef zone. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **164**:1-15.
- R. Development Core Team. 2014. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Radtke, G., and S. Golubic. 2005. Microborings in mollusk shells, Bay of Safaga, Egypt: Morphometry and ichnology. *Facies* **51**:118-134.
- Radtke, G., T. le Campion-Alsumard, and S. Golubic. 1996. Microbial assemblages of the bioerosional "notch" along tropical limestone coasts. *Algological Studies* **83**:469-482.
- Raimbault, P., G. Slawk, B. Coste, and J. Fry. 1990. Feasibility of using an automated procedure for the determination of seawater nitrate in the 0-100nM range: examples from field and cultures. *Marine Biology* **104**:374-351.
- Rasser, M. W., and B. Riegl. 2002. Holocene coral reef rubble and its binding agents. *Coral Reefs* **21**:57-72.
- Reaka-kudla, M. L. 1994. Biodiversity of coral reefs. Page 22 *in* Science and a changing world, AAAS 94.
- Reaka-Kudla, M. L., J. S. Feingold, and W. Glynn. 1996. Experimental studies of rapid bioerosion of coral reefs in the Galápagos Islands. *Coral Reefs* **15**:101-107.
- Reyes-Nivia, C., G. Diaz-Pulido, and S. Dove. 2014. Relative roles of endolithic algae and carbonate chemistry variability in the skeletal dissolution of crustose coralline algae. *Biogeosciences* **11**:4615-4626.
- Reyes-Nivia, C., G. Diaz-Pulido, D. Kline, O. H. Guldborg, and S. Dove. 2013. Ocean acidification and warming scenarios increase microbioerosion of coral skeletons. *Global Change Biology* **19**:1919-1929.
- Richmond, R. H. 1993. Coral reefs: present problems and future concerns resulting from anthropogenic disturbance. *American Zoologist* **33**:524-536.
- Roberts, C. M. 1995. Effects of fishing on the ecosystem structure of coral reefs. *Conservative Biology* **9**:988-995.
- Robertson, A. I., and S. J. M. Blaber. 1992. Plankton, epibenthos and fish communities. *Coastal Estuary Studies* **41**:173-224.

- Rodolfo-Metalpa, R., F. Houlbreque, E. Tambutte, F. Boisson, C. Baggini, F. P. Patti, R. Jeffree, M. Fine, A. Foggo, J. P. Gattuso, and J. M. Hall-Spencer. 2011. Coral and mollusc resistance to ocean acidification adversely affected by warming. *Nature Climate Change* **1**:308-312.
- Rogers, C. S. 1990. Responses of coral reefs and reef organisms to sedimentation. *Marine Ecology Progress Series* **62**:185-202.
- Rolland, E. 2010. Suivi spatiotemporel des communautés de poissons des Aires Marines Protégées du Parc du Grand Nouméa de Nouvelle-Calédonie et contribution à la mise en place d'indicateurs comme outils d'aide à la gestion. La Rochelle.
- Rotjan, R. D., and J. L. Dimond. 2010. Discriminating causes from consequences of persistent parrotfish corallivory. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **390**:188-195.
- Rotjan, R. D., and S. M. Lewis. 2006. Parrotfish abundance and selective corallivory on a Belizean coral reef. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **335**:292-301.
- Royston, P. 1982. An extension of Shapiro and Wilk's W test for normality to large samples. *Applied statistics* **31**:115-124.
- Rützler, K. 1975. The role of burrowing sponges in bioerosion. *Oecologia* **19**:203-216.
- Schneider, J., and T. Le Campion-Alsumard. 1999. Construction and destruction of carbonates by marine and freshwater cyanobacteria. *European Journal of Phycology* **34**:417-426.
- Schneider, J., and H. Torunski. 1983. Biokarst on limestone coasts, morphogenesis and sediments production. *Marine Ecology* **4**:45-63.
- Schoenberg, C. H. L. 2001. Small-scale distribution of great barrier reef bioeroding sponges in shallow water. *Ophelia* **55**:39-54.
- Scoffin, P., E. Alexandersson, G. Bowes, J. Clokie, G. Farrow, and J. Milliman. 1980. Recent, temperate, sub-photoc, carbonate sedimentation: Rockall bank, Northeast Atlantic. *Journal of Sedimentary Research* **50**:331-355.
- Scott, P. J. B., K. A. Moser, and M. J. Risk. 1988. Bioerosion of concrete and limestone by marine organisms: A 13 year experiment from Jamaica. *Marine Pollution Bulletin* **19**:219-222.
- Shashar, N., and N. Stambler. 1992. Endolithic algae within corals - Life in an extreme environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **163**:277-286.
- Silverman, J., B. Lazar, L. Cao, K. Caldeira, and J. Erez. 2009. Coral reefs may start dissolving when atmospheric CO₂ doubles. *Geophysical Research Letters* **36**.
- Sotka, E. E., and M. E. Hay. 2009. Effects of herbivores, nutrient enrichment, and their interactions on macroalgal proliferation and coral growth. *Coral Reefs* **28**:555-568.
- Stearn, C. W., and T. P. Scoffin. 1977. Carbonate budget of a fringing reef, Barbados. Pages 471-476 in *Proceedings of the 3rd International Coral Reef Symposium*.
- Thode Jr, H. C. 2002. Testing for normality. Taylor and Francis, Hoboken, New Jersey, USA.
- Tribollet, A. 2008a. The boring microflora in modern coral reef ecosystems: a review of its roles. *Current Developments in Bioerosion*:67-94.
- Tribollet, A. 2008b. Dissolution of dead corals by euendolithic microorganisms across the northern Great Barrier Reef (Australia). *Microbial Ecology* **55**:569-580.
- Tribollet, A., M. Atkinson, P. Cuet, and A. Chauvin. 2014. Production of seawater alkalinity by bioeroding microflora increases with ocean acidification. Page 86 in *Ocean Sciences Meeting, Honolulu, Hawaii, USA*.
- Tribollet, A., G. Decherf, P. A. Hutchings, and M. Peyrot-Clausade. 2002. Large-scale spatial variability in bioerosion of experimental coral substrates on the Great Barrier Reef (Australia): importance of microborers. *Coral Reefs* **21**:424-432.
- Tribollet, A., C. Godinot, M. Atkinson, and C. Langdon. 2009. Effects of elevated pCO₂ on dissolution of coral carbonates by microbial euendoliths. *Global Biogeochemical Cycles* **23**:1-7.
- Tribollet, A., and S. Golubic. 2005. Cross-shelf differences in the pattern and pace of bioerosion of experimental carbonate substrates exposed for 3 years on the northern Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs* **24**:422-434.

- Tribollet, A., and S. Golubic. 2011. Reef bioerosion : agents and processes. Pages 435-450 in Z. Dubisnky and N. Stambler, editors. Coral reefs: an ecosystem in transition. Springer, Berlin Heidelberg.
- Tribollet, A., C. Langdon, S. Golubic, and M. Atkinson. 2006. Endolithic microflora are major primary producers in dead carbonate substrates of Hawaiian coral reefs. *Journal of Phycology* **42**:292-303.
- Tribollet, A., and C. Payri. 2001. Bioerosion of the coralline alga *Hydrolithon onkodes* by microborers in the coral reefs of Moorea, French Polynesia. *Oceanologica Acta* **24**:329-342.
- Trudgill, S. T. 1983. Measurements of rates of erosion of reefs and reef limestones. Pages 256-262 in D. J. Barnes, editor. Perspectives on coral reefs. Brian Clouston, A.C.T., Australia.
- Tudhope, A. W., and M. J. Risk. 1985. Rate of dissolution of carbonate sediments by microboring organisms, Davies Reef, Australia. *Journal of Sedimentary Petrology* **55**:440-447.
- Vogel, K., M. Gektidis, S. Golubic, W. Kiene, and G. Radtke. 2000. Experimental studies on microbial bioerosion at Lee Stocking Island, Bahamas and One Tree Island, Great Barrier Reef, Australia: implications for paleoecological reconstructions. *Lethaia* **33**:190-204.
- Vooren, C. M. 1981. Photosynthetic rates of benthic algae from the deep coral-reef of Curaçao. *Aquatic Botany* **10**:143-159.
- Wilkinson, C. 1993. Coral reefs are facing widespread extinctions: can we prevent these through sustainable management practices? . Pages 11-21 in Proceedings of the 7th International Coral Reef Symposium.
- Wilkinson, C. 2008. Status of coral reefs of the world: 2008, Townsville, Australia.
- Wisshak, Tribollet, Golubic, Jakobsen, and Freiwald. 2011a. Temperate bioerosion: ichnodiversity and biodiversity from intertidal to bathyal depths (Azores). *Geobiology* **9**:492-520.
- Wisshak, M., C. H. L. Schoenberg, A. Form, and A. Freiwald. 2014. Sponge bioerosion accelerated by ocean acidification across species and latitudes? *Helgoland Marine Research* **68**:253-262.
- Wisshak, M., C. H. L. Schönberg, A. Form, and A. Freiwald. 2012. Ocean acidification accelerates reef bioerosion. *Plos One* **7**:e45124.
- Wisshak, M., A. Tribollet, S. Golubic, J. Jakobsen, and A. Freiwald. 2011b. Temperate bioerosion: ichnodiversity and biodiversity from intertidal to bathyal depths (Azores). *Geobiology* **9**:492-520.
- Wood, E. D., F. A. J. Armstrong, and F. A. Richards. 1967. Determination of nitrate in sea water by cadmium-copper reduction. *Journal of Marine Biology* **47**:23-31.
- Woodley, J. D., E. A. Chornesky, P. A. Clifford, J. B. C. Jackson, L. S. Kaufman, N. Knowlton, J. C. Lang, M. P. Pearson, J. W. Porter, M. C. Rooney, K. W. Rylaarsdam, V. J. Tunnicliffe, C. M. Wahle, J. L. Wulff, A. S. G. Curtis, M. D. Dallmeyer, B. P. Jupp, M. A. R. Koehl, J. Neigel, and E. M. Sides. 1981. Hurricane Allen's Impact on Jamaican Coral Reefs. *Science* **214**:749-755.
- Work, T. M., G. S. Aeby, G. Lasne, and A. Tribollet. 2014. Gross and microscopic pathology of hard and soft corals in New Caledonia. *Journal of Invertebrate Pathology* **120**:50-58.
- Yentsch, C. S., and D. W. Menzel. 1963. A method for the determination of phytoplankton chlorophyll and phaeophytin by fluorescence. *Deep-Sea Research* **10**:221-231.
- Zundelevich, A., B. Lazar, and M. Ilan. 2007. Chemical versus mechanical bioerosion of coral reefs by boring sponges - lessons from *Pione cf. vastifica*. *Journal of Experimental Biology* **210**:91-96.



Avant la visite du centre de recherche de l'Institut of Marine Biology sur Coconut Island lors de la conférence ASLO à Hawaï. Crédit photo : J. Grange.

Annexes

A.1. Communications lors de congrès nationaux et internationaux

A.1.1 14^{ème} congrès des sédimentologues français, Paris, Novembre 2013

Impact *in situ* de l'acidification des océans sur le processus de dissolution biogénique des substrats calcaires : cas d'étude à Ischia (Italie)

Julie GRANGE¹, Riccardo RODOLFO-METALPA^{2,3}, Aline TRIBOLLET¹

¹ LOCEAN-IPSL, UMR UPMC/CNRS/IRD/MNHN, Paleoproxus, Centre IRD France-Nord, 93143 Bondy

² Marine Biology and Ecology Research Centre, School of Marine Science & Engineering, University of Plymouth, PL4 8AA UK

³ Centre IRD de Nouméa, UR COREUS 2, BP A5, 98848 Nouméa Cedex, Nouvelle-Calédonie

L'utilisation des gaz et carburants fossiles a conduit à l'augmentation de 40% des teneurs en dioxyde de carbone (CO₂) dans l'atmosphère depuis l'ère préindustrielle. Du fait de l'équilibre des gaz entre les compartiments atmosphérique et océanique, environ 30% de ce CO₂ est absorbé par l'océan provoquant l'acidification des océans (diminution de pH).

Cette acidification affecte non seulement les organismes calcifiants tels que les coraux, les mollusques et les algues calcaires, mais aussi les organismes non calcifiants comme les macroalgues et le phytoplancton. Ce facteur affecte également des organismes moins connus mais qui jouent un rôle majeur dans la dissolution biogénique des substrats calcaires (ou microbioérosion) : les microbioérodeurs ou microperforants. Ils comprennent des cyanobactéries, des microalgues et des champignons. Ils sont essentiellement filamenteux et creusent activement des galeries dans les substrats calcaires. Ces organismes sont particulièrement actifs dans les substrats morts tels que les squelettes coralliens ou les sédiments et participent à leur diagénèse précoce.

Récemment, des expériences menées en aquarium et à court terme ont montré que l'augmentation de la teneur en CO₂ dans l'eau de mer (pH_T entre 8,2 et 7,65) stimule la croissance des microperforants dans des squelettes coralliens, et donc augmente les taux de dissolution biogénique. Qu'en est-il en milieu naturel et dans d'autres substrats carbonatés? Du fait de résurgences volcaniques riches en CO₂ le long d'une de ses côtes, l'île d'Ischia en Italie offre une zone d'étude importante pour observer et quantifier les effets *in situ* de l'acidification des océans sur les organismes microperforants et les taux de dissolution biogénique associés. Ainsi, des coquilles aragonitiques de *Callista* sp. ont été placées au niveau de 3 sites situés le long d'un gradient de pH_T (8,01 à 7,05) à Ischia en 2009. Après 6 mois d'exposition à la colonisation, les coquilles ont été collectées puis analysées au laboratoire (lames minces, observations au microscope électronique à balayage (MEB) et microscope optique). Les taux de dissolution biogénique ont été quantifiés sur la base (1) du pourcentage de la surface bioérodée, obtenu après observation au MEB, et (2) les profondeurs de pénétration des filaments des microbioérodeurs mesurées en microscopie optique.

Cette étude montre que des pH compris entre 7,21 et 7,05 engendrent une diminution significative de l'activité bioérosive des microperforants. En effet le taux moyen de dissolution biogénique des coquilles passe d'environ 7,7 g.m⁻².an⁻¹ pour un pH_T de 8,01 à 1,3 g.m⁻².an⁻¹ pour le pH_T de 7,21. A pH_T inférieur à 7,21, l'état de saturation en aragonite (Ω) était proche ou inférieur à 1 durant de longues périodes ce qui a entraîné la dissolution chimique de la surface des coquilles. La dissolution chimique des coquilles a empêché le développement en profondeur des communautés microperforantes dans les substrats. Ce résultat est en opposition avec les études précédentes réalisées avec des pH supérieurs à 7,65. Notre étude montre qu'une acidification intense des océans (i.e., pH < 7,65) pourrait ralentir la dissolution des substrats calcaires par les microperforants.

A.1.2 Ocean Sciences Meeting, Hawaii, Février 2014

Successions of microbioeroding communities over a year period with a monthly resolution: impact on carbonate dissolution rates in dead corals (New-Caledonia)

Grange J.S.^{1*}, Rybarczyk H.², Tribollet A.¹

¹ Institut de Recherche pour le Développement, UMR LOCEAN-IPSL, UPMC/CNRS/IRD/MNHN, 32 Avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy, France.

² Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR BOREA 7208 MNHN/CNRS/IRD/UPMC, CP 53, 61 rue Buffon, 75231 Paris CEDEX 5, France.

Coral reefs maintenance results from the balance between constructive and destructive forces, those being mainly due to the agents of bioerosion. Microborers -cyanobacteria, microalgae and fungi- are the main agents of dissolution of dead tropical substrates. Such dissolution results essentially from the activity of the chlorophyte *Ostreobium quekettii* in substrates exposed more than 6 months to colonization. Very little is known on the early stages of community successions and the pattern of associated biogenic dissolution rates. To date, the expression of rates in kg of CaCO₃ m⁻² of reef per year poses a problem as it does not reflect the dynamic over time of the dissolution process. Here, an experiment was carried out at an inshore reef in New Caledonia with coral blocks of *Porites* sp. to study simultaneously successions of microboring communities and environmental factors such as temperature and nutrients, every month over a year period. This study highlights for the first time (a) when *Ostreobium* is recruited and dominates communities, (b) the pattern of the dissolution process with a fine resolution and (c) the influence of environmental factors.

A.1.3 Second Young Natural History Scientists' Meeting, Paris, Février 2015

Temporal variability of carbonate biogenic dissolution by microborers and response to environmental factors in coral reefs (New Caledonia)

Grange J.S.^{1,4*}, Rybarczyk H.², Dupouy C.³, Saliot A.⁴, Tribollet A.¹

¹ IRD-Sorbonne Universités (Univ. Paris 6) UPMC-CNRS-MNHN, UMR IPSL-LOCEAN, 32 Avenue Henri Varagnat, 93143 Bondy, Fr.

² MNHN-Sorbonne Universités (Univ. Paris 6) UPMC-CNRS-IRD, UMR BOREA, 61 rue Buffon, 75005 Paris, Fr

³ IRD, UMR MIO, Campus de Luminy, Marseille, Fr.

⁴ UPMC-Sorbonne Université (Univ. Paris 6) CNRS-IRD-MNHN, Laboratoire IPSL-LOCEAN, 4 place jussieu, 75005 Paris, Fr.

Biogenic dissolution of carbonates by microborers (or microbioerosion) is one of the main destructive forces in coral reefs. This process seems to be enhanced by eutrophication and ocean acidification and the chlorophyte *Ostreobium* sp., the main agent of this process, appears as the most responsive microboring species to those environmental factors. *Ostreobium* sp. recruitment period, its development along community successions, the impact of its dynamics on rates of biogenic dissolution and how it is affected by environmental factors remain however, poorly known. An experiment was thus carried out on a reef in New Caledonia to study with a monthly resolution, *Ostreobium*'s ecology, microboring community successions and biogenic dissolution dynamics over time. Blocks of dead coral were used and exposed to colonization by microborers over six periods of one year, 3 starting in summer and 3 starting in winter, allowing the determination of the seasonal and interannual variability of the biogenic dissolution process. In parallel, environmental parameters (T°C, pH, chl_a, etc...) and biotic factors (grazing pressure and epilithic cover) were recorded every month and/or continuously. Results showed that (a) microboring communities at their early developmental stage (1-3 months) were dominated by large chlorophytes and induced low rates of biogenic dissolution whatever the studied year, (b) between 3 and 6 months, the chlorophyte *Ostreobium* sp. started dominating communities which consequently

increased rates of carbonate dissolution more or less exponentially depending on the studied year, and (c) after 6 months of exposure, *Ostreobium* was finally well settled and biogenic dissolution rates slowed down to reach a 'plateau' with some variations probably correlated to biotic factors. At a larger temporal scale, biogenic dissolution dynamics and rates varied greatly among studied years and seasons. Multivariate analyses were carried out to determine the main factors (biotic and abiotic) which could explain those temporal differences.

A.1.4 Our Common Future Under Climate Change, Paris, Juillet 2015

Rising reef carbonate dissolution due to bioeroding microflora under climate change - an overlooked buffer process?

Tribollet A¹, Cuet P², Grange J^{1*}, Rybarczyk H³, Chauvin A², Atkinson M J[‡]

¹ UMR ISPL-LOCEAN, 4 place Jussieu, 75005 Paris, France,

² UMR ENTROPIE, Université de la Réunion, 15 avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, La Réunion, France,

³ UMR BOREA, 61 rue Buffon, 75005 Paris, France,

[‡] HIMB, 46-007 Lilipuna Rd, 96744 Kaneohe, USA

Since the industrial era, the atmospheric partial pressure of CO₂ (pCO₂) has been rising. Consequently, the world's ocean is getting warmer and acidified. By the end of the century, IPCC models in the worst case scenario predict an increase of sea surface temperature of 4°C and a decrease of seawater pH estimated at 0.3-0.4 pH-units. As a consequence, the saturation state of surface seawater (Ω) with respect to calcium carbonate minerals (CaCO₃) will also decrease. All these climatic factors are expected to affect calcification and dissolution processes, putting for instance in jeopardy coral reef ecosystems which are entirely made of carbonates. Among those processes, biogenic dissolution of carbonates due to bioeroding microflora (or euendoliths), which comprise cyanobacteria, algae and fungi, has been the most overlooked process and is currently not taken into account in biogeochemical models. So far, rates of biogenic dissolution were estimated by quantifying the volume of calcium carbonate removed by bioeroding filaments using microscopy observations. Although those rates are significant (up to 1.1 kg CaCO₃ dissolved per m² per year in coral reefs), the question is how much alkalinity bioeroding microflora are able to release in the ocean, and how they are influenced by climate change (pH and temperature). In addition, all experiments recently carried out which highlighted the positive effects of ocean warming and acidification on biogenic dissolution, were realized under controlled conditions (mesocosms) in tropical regions over short periods of time (2-3 months). The long term dynamics of the process of biogenic dissolution under natural conditions remains poorly known. Here we present results of five

experiments carried out in tropical (Hawaii, New Caledonia reefs) and temperate regions (Ischia in Italy) at different time scales (a few hours up to 4 years), to show that (1) the amount of alkalinity produced by bioeroding microflora is significant (as high as $71 \text{ mequiv m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ which converts to a CaCO_3 dissolution rate of $1.3 \text{ kg m}^{-2} \text{ y}^{-1}$ under constant light conditions in tropical regions), (2) biogenic dissolution can occur under various saturation states ($0.8 < \Omega \leq 5$ both in temperate and tropical regions) and increases under rising pCO_2 (by 50% to 250% depending on conditions) as long as the saturation state is above 1 (otherwise carbonate dissolution due to chemical conditions limits euendolith development and thus, biogenic dissolution), and (3) biogenic dissolution is more efficient ($\times 2.7$) when new carbonate substrates become available for colonization by microboring communities in the summer season (higher temperature, light intensities, etc...) than in the winter season in tropical regions as colonization by the main agents of biogenic dissolution is faster in summer than in winter. These results suggest that at least in coral reef systems, global warming and ocean acidification will most probably stimulate the process of carbonate biogenic dissolution due to microboring flora, accelerating the transition from a net coral reef accretion towards net coral reef dissolution. We estimate that today, at ambient temperature and pH in coral reef ecosystems, at most 20% of produced carbonates are dissolved by bioeroding microflora. By 2100, these organisms may be responsible for the dissolution of up to 70% of reef carbonates that are expected to be produced. If all dissolution processes are taken into account, i.e. chemical dissolution driven by water chemistry and bacteria metabolic activity, biogenic dissolution by bioeroding flora and biogenic dissolution by macroborers (such as boring sponges), reef carbonate budget may become negative much earlier than 2100. The capacity of carbonate biogenic dissolution due to bioeroding flora in buffering seawater remains however, unknown and needs to be investigated in order to better understand carbon biogeochemical cycles and to improve predictions of the fate of carbonate coastal systems.

A.2. CV

A2.1 Coursus académique

2012-2015 **Doctorat en écologie des récifs coralliens**, UMR IPSL-LOCEAN, Ecole doctorale des sciences de l'environnement de l'île de France, Université Pierre et Marie Curie, Paris.

Voir Tableau 1.

2010-2012 **Master** en Sciences et Technologies, mention Sciences De l'Univers, Environnement et Ecologie, spécialité Océanographie et Environnement Marin, avec mention bien (3ème), Université Pierre et Marie Curie, Paris.

2008-2010 **Licence** en Sciences, Technologies, Santé, mention Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement, avec mention assez bien (5ème), Université de Rouen, Rouen.

2006-2007 **BTS** Bio-analyses et contrôles, 1ère année, Evreux.

Tableau 1. Détails concernant la formation doctorale

Risques chimiques, gestion d'un laboratoire	Par le CNRS
Dynamique de groupe et enseignement	Par le cabinet ALM
Gestion des déchets chimiques, ADR	Par Labo Service
Communication écrite, Posters, Rapports, Résumés	Par le cabinet United Partners
Gestion du stress	Par le cabinet ALM
Formation secouriste PSC1	Par l'association ADEDS 60
Pratiques managériales, gestion de projets, gestion du temps	Par le cabinet United Partners
Analyses statistiques et traitement de données	Par l'UPMC

A2.2 Expérience professionnelle

2012-2015 **Doctorat en écologie des récifs coralliens**, Université Pierre et Marie Curie, UMR IPSL-LOCEAN, Paris.

Titre du projet de thèse : « La dynamique temporelle des successions de communautés microperforantes et des taux de dissolution biogénique associé en milieu tropical. Quelle influence des paramètres biotiques et abiotiques ? »

Directrice de thèse : A. Tribollet (CR, IRD, UMR LOCEAN)

Co-directeur : A. Saliot (Pr Emérite, UPMC, UMR LOCEAN)

2012 **Stage de Master 2** (5 mois), Institut de Recherche pour le Développement, UMR IPSL-LOCEAN, Bondy.

Titre du projet : « Etude de l'effet du pH *in situ* sur la microflore perforante dans des substrats aragonitiques (Ischia, Italie) »

Dir. : A. Tribollet (CR, IRD, UMR LOCEAN)

2011 **Stage volontaire** (1 mois), Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR BOREA, Paris.

Titre du projet : « Etude de la dynamique de population de la Praire aux îles de Chausey »

Dir. : T. Meziane (Pr, MNHN, UMR BOREA)

2011 **Stage de Master 1** (2 mois), Muséum National d'Histoire Naturelle, UMR BOREA, Paris.

Titre du projet : « Composition des acides gras de diatomées et de cyanobactéries et devenir de ces molécules en présence de consommateurs »

Dir. : T. Meziane (Pr, MNHN, UMR BOREA)

A2.3 Expérience d'enseignement et encadrement d'étudiants

2012-2015 Chargée d'enseignements à l'UPMC :

-70 heures de TD de Géosciences en Licence 1 (Sciences et Technologie).

Circulation océanique, isotopes stables de l'oxygène, bilan radiatif terrestre, hydrologie, paléoproxies.

-140 heures de TP de chimie en Licence 3 professionnelle (Ressource et Qualité de l'Eau en Environnement) et Master 1 professionnel (Sol, Eau, Environnement).

Analyse d'eaux de rivières et de sols minéralisés, mise en place du laboratoire, principe et utilisation de l'appareil Spectroscopie Absorption Atomique à émission de Flamme (SAAF), enseignement des Bonnes Pratiques de Laboratoire.

2015 Participation à l'encadrement d'une stagiaire en Master 2 avec A. Tribollet et I. Domart-Coulon, Mlle Anaïs Massé (Université Aix-Marseille).

Titre du projet : « Colonisation par la communauté microperforante du corail branchu [Pocillopora damicornis](#), de ces stades juvéniles à l'adulte ».

2014 Co-encadrement d'une stagiaire en Master 2 avec A. Tribollet, Melle Jessy Toncin (Université Pierre et Marie Curie).

Titre du projet : « Etude de l'impact de l'eutrophisation et/ou de l'acidification des océans sur la microflore perforante des récifs coralliens et les taux de dissolution biogénique associés ».

2014 Accueil d'élèves de 3ème des collèges de Bondy dans le cadre du stage de découverte de la science.

2013 Participation à l'encadrement d'une stagiaire en Master 2 avec A. Tribollet, M^{elle} Sevahnee Pyneeandy (Université de La Rochelle).

Titre du projet : « Variabilité spatiale de la microbioérosion le long d'un gradient côte-océan dans le contexte de la Nouvelle-Calédonie »

A2.4 Publications

Publiées dans des journaux avec comité de lecture :

Grange J.S., Rybarczyk H., Tribollet A. (2015) The three steps of the carbonate biogenic dissolution process by microborers in coral reefs (New Caledonia). *Environmental Science and Pollution Research*. DOI: 10.1007/s11356-014-4069-z

Passarelli C., Hubas C., Nicolas-Segui A., **Grange J.S.**, Meziane T. (2012) Microphytobenthic biofilms are more stable under *Hediste diversicolor* (O.F. Müller) trophic pressure. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. DOI: 10.3354/meps09915

En préparation :

Grange J.S., Rybarczyk H., Dupouy C., Saliot A., Tribollet A. Main biotic and abiotic factors influencing successions of microboring communities in coral reefs – a study of six series of one year. *Sera soumis à Coral reefs*.

Tribollet A., **Grange J.S.**, Parra H., Rodolfo-Metalpa R., Carreiro-Silva M. *In situ* effects of ocean acidification on temperate biogenic dissolution of carbonates by boring microflora: Two case studies at Ischia (Italy) and Espalamaca (Azores). *Sera soumis à Global Biogeochemical Cycles*.

Grange J.S., Rybarczyk H., Tribollet A. Effects of several biotic and abiotic parameters on the microbioérosion of corals over six periods of one year. *Sera soumis à Global Biogeochemical Cycle*.

Mémoire :

Grange J.S. (2012) Effet *in situ* de l'acidification des océans sur la microflore perforante de substrats aragonitiques ; mémoire de Master 2 (UPMC).

A2.5 Communications scientifiques

Meetings internationaux:

Tribollet A., Cuet P., **Grange J.S.***, Rybarczyk H., Chauvin A., Atkinson M.J. (2015) Rising reef carbonate dissolution due to bioeroding microflora under climate change – an overlooked buffer process?. Our Common Future Under Climate Change (COP21, Paris). Juillet 2015. Présentation orale.

Grange J.S.*, Rybarczyk H., Dupouy C., Saliot A., Tribollet A. (2015) Temporal variability of carbonate biogenic dissolution by microborers and response to environmental factors in coral reefs (New Caledonia). Young Natural History Scientists' Meeting (Paris). Février 2015. Présentation par voie d'affiche.

Grange J.S.*, Rybarczyk H., Tribollet A. (2014) Successions of microbioeroding communities over a year with a monthly Resolution – Impact on biogenic dissolution in dead corals (New Caledonia). Ocean Sciences Meeting (Hawaii, USA). Février 2014. Présentation par voie d'affiche.

Meetings nationaux :

Grange J.S.*, Rybarczyk H., Tribollet A., Saliot A. (2014) La microbioérosion récifale: un processus en 3 étapes. Journée des doctorants du LOCEAN (Paris). Octobre 2014. Présentation orale.

Grange J.S.*, Rodolfo-Metalpa R., Tribollet A. (2013) Impact *in situ* de l'acidification des océans sur le processus de dissolution biogénique des substrats calcaires : cas d'étude à Ischia (Italie). 14^{ème} congrès français de sédimentologie (ASF, Paris). Novembre 2013. Présentation par voie d'affiche.

Tribollet A.*, Dupouy C., **Grange J.S.**, Brahmi C., Lazareth C., LeCornec F., Caquineau S., Butscher J., Ganachaud A., Varillon D. (2013) Suivi Temporel des Effets des Facteurs Climatiques (Acidification des Océans, Température) et Anthropiques (Eutrophisation, Pollution) sur la Dissolution Biogénique des Carbonates Récifaux (Nouvelle-Calédonie). Journée prospective de l'INSU, programme EC2CO (Paris). Mai 2013. Présentation orale.

A2.6 Implication dans des programmes de recherche

2015 'CORALBOUCLE' (PI : I. Domart-Coulon, MNHN, UMR MCAM). Projet IDEX (PRES Sorbonne Université).

Titre du projet : « Interactions fonctionnelles tissu-microorganismes au cours du bourgeonnement clonal de la colonie corallienne »

2013-2014 ‘**BIOREEF Response**’ (PI : A. Tribollet, IRD, UMR LOCEAN). Bourse post-doctorale Ile-de-France (R2DS) attribuée à C. Brahmi.

Titre du projet : « Dynamique des micro-organismes bioérodeurs des récifs coralliens et influence sur les proxies géochimiques : des indicateurs permettant d'améliorer les prévisions climatiques et la protection des ressources des populations locales

2010-2013 ‘**ACIDIC²**’ (PI : A. Tribollet, IRD, UMR LOCEAN). Projet GOPS-IRD (2010-2011) et INSU-EC2CO (2012-2013)

Titre du projet : « Variabilité temporelle des taux de dissolution des carbonates dus à la microflore perforante dans le contexte du changement global (acidification des océans et élévation de la température) »

A2.7 Expertises

Techniques :

- microscopie photonique
- microscopie électronique à balayage
- microtomographie aux rayons X
- cultures de micro-organismes
- extraction des lipides et analyses en GC et GS/MS
- extraction des pigments chlorophylliens et analyses en spectrophotométrie et spectrofluorométrie
- mesures de l'alcalinité et du système des carbonates (sur le Titrateur Titralab et la plateforme INSU SNAPO-CO)
- analyse des cations majeurs en spectroscopie d'absorption et d'émission atomique à émission de flamme
- taxonomie de la macrofaune et flore benthique et microbioérodeurs
- réalisation de lames pétrographiques minces

Informatique et logiciels :

- statistiques (R, Primer)
- bureautique (Pack Office)
- analyse par GC (Galaxie)
- traitement d'images (Photoshop, Illustrator, ImageJ, Avizo)
- graphiques scientifiques (OriginLab, Surfer)

Communication :

- vulgarisation, présentation de données scientifiques devant un public varié (école primaire, lycée, chercheurs)
- posters, rédaction de synthèses et de rapports
- veille technologique

Linguistique :

- Français (langue maternelle)
- Anglais (niveau B1)
- Espagnol (notions)

A2.8 Expérience de terrain

2013 Mission d'un mois en **Nouvelle-Calédonie** dans le cadre de ma thèse.

Objectifs : collecter des échantillons biologiques (substrats coralliens) et de l'eau de mer pour caractériser le site d'étude (récif de l'Île aux Canards).

2012 Mission d'une semaine sur l'estran à **Roscoff** (Bretagne) dans le cadre d'un court projet de recherche réalisé au cours de ma formation de Master 2.

Objectifs : prélever des échantillons de sédiments et de macro- et méiofaune benthique le long de transects côte-large dans trois zones (portuaire, sableuse, vaseuse avec apport d'eau douce) afin de mettre en évidence des habitats spécifiques à des assemblages faunistiques.

2011-2012 Sorties en bateau ponctuelles au large de **Roscoff** (Bretagne) et de **Banyuls/mer** (Languedoc-Roussillon) dans le cadre de ma formation de Master 1 et 2.

Objectifs : échantillonner la macrofaune benthique et de l'eau de mer pour divers analyses.

2011 Mission de trois jours dans l'**archipel de Chausey** (Manche) dans le cadre de mon stage de Master 1.

Objectifs : échantillonner le microphytobenthos, mesurer la stabilité des sédiments par mesure de l'induction magnétique des particules, prélever les chlorophylles et la matière organique afin de caractériser le sédiment.

A2.9 Responsabilités

2012-2015 **Responsable du laboratoire** 'coquilles' du LOCEAN.

Réorganisation des espaces de travail, plannings, gestion des stocks et des commandes, gestion des déchets et mise en place d'une armoire de sécurité.

2015 **Co-organisatrice de la conférence internationale** Young Natural History Scientists' Meeting qui a eu lieu à Paris en février 2015 (une centaine de participants).

Membre du comité scientifique.

2013-2015 **Représentante des doctorants** au conseil de l'Observatoire des Sciences de l'Univers Ecce Terra.

A.3. Microtomographie

La microtomographie a été utilisée afin de réaliser une reconstruction en trois dimensions des galeries creusées par les microperforants dans le squelette corallien d'un échantillon exposé 6 mois à leur colonisation (série temporelle 2010-2011) a été analysé via un microtomographe à rayon X appelé aussi CT-scan permettant d'obtenir un scan 3D de l'échantillon à l'échelle micrométrique. Pour cette analyse, l'échantillon entier a été découpé afin d'obtenir un sous échantillon de 2 mm de largeur sur 1 cm de hauteur. L'observation de galeries de l'ordre du micromètre est contrainte par l'analyse d'un échantillon de taille réduite.

Les images obtenues en microtomographie ont été ensuite analysées grâce au logiciel Amira (v. 5.4.3). L'ensemble des images est sous la forme d'un empilement de coupes 2D (Figure 50a) d'un micromètre d'épaisseur. La reconstruction du volume des galeries a été faite de manière manuelle. Comme chaque galerie est connectée au milieu externe il n'est pas possible de sélectionner directement ces galeries et de les soustraire au volume du squelette corallien. Pour chaque coupe il a donc fallu sélectionner « à la main » (Figure 50b) toutes les galeries puis recréer un empilement en 3D de celles-ci (Figure 50c, d) afin d'observer la reconstruction en 3 dimension du morceau de corail étudié et de calculer le volume des galeries résultant des microperforants (identifiables facilement par rapport aux pores naturels du corail, du fait de leur taille). La détermination du volume occupé par toutes les galeries permet enfin de calculer la quantité de carbonate dissous dans cet échantillon connaissant sa microdensité (2.58 g.cm^{-3}).

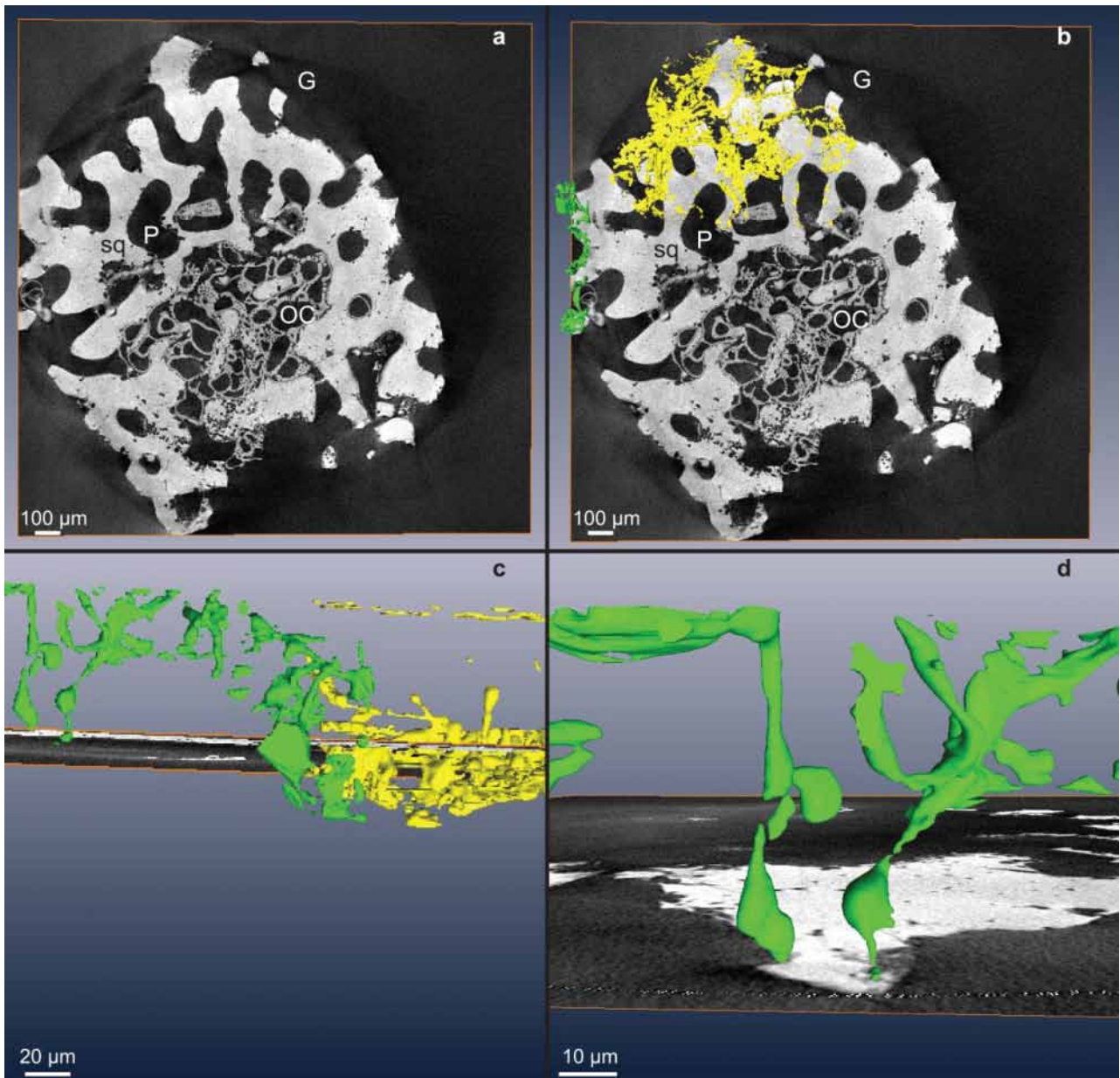


Figure 50 Illustration des galeries de microperforants dans un échantillon de squelette corallien observé en microtomographie. a – coupe transversale de l'échantillon (sq : squelette corallien, p : pore du squelette, oc : organismes calcifiant dans les pores du squelette, G : galeries de microperforants) vue du dessus avant le traitement d'image ; b – coupe transversale de l'échantillon après le traitement d'images, les galeries apparaissent en jaune et vert ; c – zoom sur une partie des galeries des microperforants reconstruit en 3D, vue latérale de la coupe transversale ; d – grossissement de galeries en 3D en cours de reconstruction.