



UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES

Faculté des Sciences

Département de Biologie des Organismes

Laboratoire de Biologie Marine



UNIVERSITÉ DE MONS

Faculté des Sciences

Institut des Biosciences - Institut Complexys

Laboratoire d'Écologie numérique des Milieux aquatiques

# **Impact de l'acidification des océans sur l'oursin *Echinometra mathaei* et son activité bioérosive des récifs coralliens : étude en mésocosmes artificiels**

Laure Moulin

Thèse présentée en vue de l'obtention du titre de Docteur en Sciences

Septembre 2014



**Promoteurs de thèse :**

Philippe Dubois (ULB)

Philippe Grosjean (UMONS)



UNIVERSITÉ LIBRE DE BRUXELLES  
Faculté des Sciences  
Département de Biologie des Organismes  
Laboratoire de Biologie Marine



UNIVERSITÉ DE MONS  
Faculté des Sciences  
Institut des Biosciences - Institut Complexys  
Laboratoire d'Écologie numérique des Milieux aquatiques

# **Impact de l'acidification des océans sur l'oursin *Echinometra mathaei* et son activité bioérosive des récifs coralliens : étude en mésocosmes artificiels**

Laure Moulin

Thèse présentée en vue de l'obtention du titre de Docteur en Sciences

Septembre 2014



## **Promoteurs de thèse :**

Philippe Dubois (ULB)  
Philippe Grosjean (UMONS)

## **Comité de lecture :**

Lei Chou (ULB)  
Chantal De Ridder (ULB)  
Patrick Flammang (UMONS)  
Frédéric Gazeau (Observatoire Océanologique de Villefranche-sur-Mer)

## REMERCIEMENTS

---

*Je suis quasiment née les pieds sous l'eau. On ne choisit pas sa famille mais dans mon cas, ce fut une bonne pioche. J'ai donc fait mon petit bonhomme de chemin avec la mer jamais très loin, du moins dans mes pensées. Et ça y est, me voilà arrivée à la fin d'une thèse, en biologie marine ! Ah, nostalgie quand tu nous tiens... Nombreuses sont les personnes qui ont contribué au présent travail et je voudrais donc tout naturellement commencer par les remercier.*

*Philippe G., merci de m'avoir accueilli dans votre laboratoire. Ces quatre années passées dans l'équipe m'ont apporté et appris beaucoup. Je m'y suis sentie comme un poisson dans son mésocosme. Merci de m'avoir encouragé à toujours perfectionner ma recherche. Merci pour votre esprit innovant et vos conseils. Grâce à vous, même si je fus difficile à convaincre, je fais maintenant partie des utilisateurs de R et je ne conçois plus ma vie professionnelle sans ce logiciel « magique ».*

*Philippe D., merci d'avoir cru en moi, et cela à plusieurs reprises. Merci de m'avoir fait découvrir en tout premier le sujet si passionnant de l'acidification des océans. Bien que n'étant pas physiquement dans le même labo la plupart du temps, j'ai toujours senti ton appui bienveillant. Merci pour ton écoute, tes conseils, ta patience, ta disponibilité, ta gentillesse et tes encouragements. Ce fut un plaisir d'avoir un promoteur comme toi.*

*Monsieur Jangoux, merci de m'avoir ouvert les portes du laboratoire de Biologie Marine, de m'avoir transmis la passion des échinodermes et de m'avoir montré la voie vers la biologie marine.*

*Je remercie mon comité d'accompagnement, Lei Chou et Patrick Flammang, pour leurs conseils et pour leur temps. Patrick, merci de m'avoir enseigné l'utilisation du SEM.*

*Merci au FNRS d'avoir financé ma thèse ainsi que les missions de terrain et conférences auxquelles j'ai pu participer au cours de ces quatre années.*

*J'ai en effet eu la chance d'effectuer deux missions de terrain à La Réunion. Je remercie la Réserve Naturelle Marine de La Réunion qui nous a permis de prélever des organismes sur le récif, le laboratoire d'écologie marine (ECOMAR) de l'Université de La Réunion pour ses données physico-chimiques et l'aquarium de La Réunion pour son aide logistique. Je pense également tout particulièrement à Michel et Babeth Roperts ainsi qu'à Alain Deringer. Merci de m'avoir fait découvrir cette merveilleuse île et de m'avoir aidé à trouver des oursins en suffisance.*

*Ce travail a été rendu possible grâce à la mise en place de nombreuses collaborations. Je remercie Rudy Wattiez, David Gillan et Mélissa Laghdass du laboratoire de Protéomique et Microbiologie de l'UMONS pour leur collaboration dans notre projet commun COREAM dont fait partie cette thèse. Je pense également à Fabienne Delaunois, Véronique Vitry et Sébastien Colmant du service de Métallurgie de l'UMONS. Merci pour votre enthousiasme, votre gentillesse et pour votre aide dans la mise au point des mesures biomécaniques. Merci à Philippe Compère du*

*Laboratoire de morphologie fonctionnelle et évolutive de l'ULg pour son temps, ses enseignements, ses conseils avisés et la découverte d'une méthode de mesure passionnante. Merci à Jean Dille du laboratoire « Materials engineering, characterization, synthesis and recycling » (4MAT) de l'ULB qui a pris le temps de m'enseigner de nouvelles techniques de mesures biomécaniques. Merci à Natacha Brion du laboratoire « Laboratory of Analytical and Environmental Chemistry » de la VUB qui m'a si gentiment permis de gagner un temps précieux dans les analyses de nutriments.*

*Je remercie tout particulièrement mes collègues ECONUMiens, Antoine Batigny, Kévin Denis et Julien Leblud. Vous avez été d'agréables compagnons de route et cette thèse n'aurait certainement pas été aussi chouette sans vous. Antoine, notre MacGyver aquariophile, merci notamment pour ton aide et ton soutien technique (désormais, je répare tout avec un colson ;-)). Julien, merci pour ton aide, ta patience et nos discussions enrichissantes. Kévin, merci pour ta bonne humeur. Julien, Kevin, sans vous, R serait certainement resté un charabia incompréhensible pour moi ! Je remercie également les mémorantes passées et présentes, Aline, Julie, Laura A., Laura D., Marie. Vous avez amené un peu de féminité dans ce labo et j'ai beaucoup appris de vous.*

*Je remercie tous les membres du laboratoire de Biologie Marine de l'ULB. Mes visites étaient toujours un plaisir. Merci à Chantal, Gauthier, Bruno, Isabelle, Quentin, Aurélie, Saloua, Viviane, Thierry, Philippe, Mathieu, ... Merci également aux anciens membres du labo et spécialement à Ana. Tes enseignements m'ont été précieux. Marie, nos discussions téléphoniques, tes ressources bibliographiques et ton aide m'ont beaucoup apporté.*

*Je remercie également les autres membres du CIBIM : le laboratoire de « Biologie des Organismes Marins et Biomimétisme » (Bomb) de l'UMONS et le laboratoire de « Biologie marine » de l'UCL. Nos réunions annuelles et les moments passés ensemble furent enrichissants.*

*Je remercie ma famille et mes amis qui m'ont toujours soutenu avant et pendant cette thèse. Maman, merci pour ton soutien, tes encouragements, ta confiance et tes corrections finales. Je pense tout particulièrement à mon papa qui a contribué à la personne que je suis devenue. Merci à mes grands-parents, et spécialement à mon grand-père Christian qui m'a transmis sa passion des océans. Merci également à ma belle-maman pour son aide logistique mais également pour son soutien de tous les jours.*

*Enfin, mais non moins important, merci à Cédric Bourdeaud'hui. J'ai la chance de pouvoir compter sur toi dans les bons comme dans les mauvais moments. Je pense, par exemple, aux week-ends où je t'obligeais à venir avec moi au labo pour venir m'aider à ouvrir mes respiromètres. Merci de m'avoir supporté ces dernières semaines et de m'avoir accompagné tout au long de ces quatre années.*

Depuis le début de la période industrielle, les activités humaines ont généré une augmentation importante de la concentration atmosphérique en  $\text{CO}_2$ . Une partie de ce  $\text{CO}_2$  s'accumule dans l'atmosphère, entraînant une augmentation de l'effet de serre naturel et de la température à la surface du globe. Ce processus est plus connu sous le terme réchauffement climatique ou global. De plus, environ 25 % du  $\text{CO}_2$  produit sont absorbés par les océans. La dissolution du  $\text{CO}_2$  dans l'eau de mer, entraîne une augmentation de la concentration en protons et en ions bicarbonates ( $\text{HCO}_3^-$ ) et une diminution de la concentration en ions carbonates ( $\text{CO}_3^{2-}$ ). Il en résulte une diminution du pH et du taux de saturation de l'eau de mer vis-à-vis du carbonate de calcium. L'ensemble de ces processus est appelé acidification des océans (AO). Le pH des eaux de surface océaniques a déjà diminué de 0,1 unité depuis le début de l'ère industrielle. Ce phénomène devrait s'intensifier au cours du siècle. Selon les prévisions moyennes d'émissions futures de gaz à effet de serre de l'IPCC, la température moyenne des eaux de surface devrait augmenter de 2 à 4 °C et son pH devrait diminuer de 0,3 à 0,4 unité d'ici 2100.

Au cours des deux dernières décennies, de nombreuses études ont mis en évidence l'impact négatif de l'AO sur les organismes marins. Les premières études ont été menées principalement en milieu artificiel et ont mis en évidence des conséquences majeures sur la physiologie des organismes, principalement au niveau individuel. Cependant, les dernières études menées dans le domaine ont souligné l'importance de mettre en place des expériences à long terme, à l'échelle de l'écosystème, et dans des conditions plus proches du milieu naturel. Ce type d'étude permet de prendre en compte les interactions écosystémiques et les processus d'acclimatation afin de mieux prévoir les effets directs mais aussi indirects de la diminution du pH dans les océans.

L'existence des récifs coralliens tropicaux dépend de la vitesse de formation du socle récifal qui les façonnent (principalement via la calcification des coraux hermatypiques) qui doit rester supérieure à sa (bio)érosion. D'une part, plusieurs études ont montré que le taux de calcification des coraux hermatypiques diminue lorsque la  $p\text{CO}_2$  augmente. D'autre part, les oursins sont d'importants bioérodeurs des récifs et contribuent donc à la perte de masse calcaire récifale. Cependant, les oursins empêchent également, par leur broutage, le recouvrement des coraux par les algues favorisées par l'AO. Dès lors l'effet de l'élévation de la  $p\text{CO}_2$  sur les oursins et leur capacité bioérosive peut être déterminant pour l'avenir des récifs coralliens tropicaux au cours du siècle, particulièrement ceux où la densité de ces bioérodeurs est importante. Une telle prédiction

est d'autant plus complexe si l'on prend en compte la possible acclimatation des différents acteurs à long terme.

Dès lors, le but du présent travail fut d'évaluer l'effet à long terme de l'élévation de la  $p\text{CO}_2$  prévue en 2100 sur la physiologie et l'activité érosive d'un oursin clé de certains récifs coralliens, *Echinometra mathaei*, dans un dispositif artificiel reproduisant l'écosystème corallien.

La première étape a été la mise en place un outil expérimental permettant de maintenir à long terme un écosystème de récifs coralliens simplifié en condition contrôle et au pH prévu en 2100 tout en maintenant les autres paramètres physico-chimiques identiques et proches du milieu naturel (y compris dans leurs variations journalières). Le système mis en place est composé de scléractiniaires hermatypiques comme constructeurs de récif, d'oursins (*E. mathaei*) comme bioérodeurs et brouteurs et un substrat calcaire de récif avec ses communautés d'algues, bactéries, archae, champignons et méiofaune. Les variations journalières de pH et de température reproduisent celles mesurées *in situ* dans le site de La Saline, Ile de La Réunion, d'où proviennent une partie des organismes. Le pH moyen des aquariums contrôles a été maintenu avec succès à une moyenne de  $8,09 \pm 0,04$ , celui des aquariums à  $p\text{CO}_2$  élevée à  $7,63 \pm 0,02$ . L'alcalinité totale du système a pu être maintenue entre 2350 et 2450  $\mu\text{mol.kg}^{-1}$ .

L'impact de l'AO prévue en 2100 (pH 7,7) sur la physiologie d'*E. mathaei* été étudié à court terme (sept semaines). La principale source de nourriture des oursins fut la communauté algale se développant sur le substrat, comme en conditions naturelles. Cette étude a permis de mettre en évidence, à court terme, la capacité de résistance de cet oursin à une AO modérée. En effet, la croissance et le métabolisme ne furent pas affectés significativement. Ces observations ont été associées au maintien de la balance acide-base du fluide extracellulaire, le liquide coelomique, par accumulation de bicarbonates dans celui-ci.

Une même expérience a ensuite été réalisée à long terme. La diminution du pH a été induite progressivement durant six mois jusqu'à atteindre un pH moyen de 7,65 qui fut ensuite maintenu à cette valeur pendant sept mois supplémentaires. La capacité de régulation de la balance acide-base du liquide coelomique et la résistance d'*E. mathaei* à l'AO a été confirmée à long terme. Tant la croissance que le métabolisme et les propriétés mécaniques du squelette ne furent pas affectés. Cette résistance apparaît liée aux capacités de régulation acide-base d'*E. mathaei*, un trait apparemment d'origine génétique. Cette résistance pourrait également dépendre de la quantité et de la qualité de la nourriture disponible (calcaire ou non). Il est suggéré que les ions bicarbonates impliqués dans la régulation acide-base proviendraient en partie de la nourriture.

Parallèlement à ces mesures physiologiques, l'activité érosive d'*E. mathaei* a été mesurée. Les résultats indiquent que le taux de bioérosion triple en conditions acidifiées (pH 7,65). Cette augmentation serait liée à l'augmentation de l'activité de broutage des oursins et à la dissolution biologique du substrat, les propriétés mécaniques des dents des oursins et du squelette des coraux ne semblant pas affectés significativement. Nous suggérons que cette activité érosive accrue pourrait avoir un impact sur l'équilibre dynamique entre bioérosion et bioaccrétion des coraux et pourrait déterminer l'avenir des récifs coralliens où *E. mathaei* est le principal bioérodeur. Il faut toutefois noter que l'activité érosive de cet oursin est liée à une consommation accrue des macro-algues en compétition avec les coraux et algues corallines, favorisant ainsi ces derniers.

Les résultats obtenus, associés à ceux provenant de la littérature, indiquent que les changements globaux pourraient provoquer un changement profond des écosystèmes coralliens tropicaux. En effet, l'ensemble des bioérodeurs principaux étudiés jusqu'à présent semblent résistants aux changements climatiques globaux et montrent une augmentation de leur activité érosive. Dans le cas des récifs ayant déjà à l'heure actuelle une faible calcification nette, l'augmentation de la bioérosion pourrait mener à l'érosion nette et à la réduction puis à la disparition du récif. La prédiction du devenir des récifs coralliens tropicaux à l'échelle planétaire doit toutefois prendre en compte de nombreux paramètres : acclimatation, résistance/sensibilité et interactions des différents acteurs des récifs. D'autres études comparables à celles menées dans le présent travail devraient être mises en place afin de tester ces différents facteurs. Les données obtenues pourraient dès lors être utilisées dans la construction d'un modèle mécanistique permettant de mettre en place localement des mesures de conservation du récif, en complément de l'indispensable réduction massive de l'émission de CO<sub>2</sub> atmosphérique à l'échelle mondiale.

Since the beginning of the industrial era, human activities have resulted in a significant increase in the concentration of atmospheric CO<sub>2</sub>. A part of this CO<sub>2</sub> accumulates in the atmosphere, resulting in an increase of the natural greenhouse effect and of the temperature on the Earth's surface. This process is known as the climate change or global warming. Moreover, about 25 % of CO<sub>2</sub> produced is absorbed by oceans. The dissolution of CO<sub>2</sub> in seawater increases the concentration of protons and bicarbonate ions (HCO<sub>3</sub><sup>-</sup>) and decreases the concentration of carbonate ions (CO<sub>3</sub><sup>2-</sup>). This results in a decrease in pH and in the calcium carbonate saturation state. All of these processes are called ocean acidification (OA). The pH of surface ocean waters has already fallen by 0.1 pH units since the beginning of the industrial era. This phenomenon is expected to intensify over the next century. According to average IPCC emission scenarios of future emissions of greenhouse gases, the average temperature of the surface ocean water is expected to increase by 2 to 4 °C and pH should decrease by 0.3 to 0.4 units by 2100.

Over the past two decades, many studies have highlighted the negative impact of OA on marine organisms. The first studies were mostly conducted in artificial environments and highlighted major impact on the physiology of organisms, mainly at the individual level. However, recent studies in the field have stressed the importance to conduct long-term experiments at the ecosystem scale, and in conditions closer to the natural environment. This kind of study can take into account ecosystem interactions and acclimation processes to better predict the direct, but also indirect, effects of the decrease of the pH of the ocean waters.

The persistence of tropical coral reefs is dependent on the rate of constructive processes (mainly through the reef-building coral calcification) which must exceed its (bio) erosion. On one hand, several studies have shown that the rate of reef-building coral calcification decreases with increasing *p*CO<sub>2</sub>. On the other hand, sea urchins are important bioeroders of coral reefs and thus contribute to the loss of reef material. However, sea urchins also prevent, by their grazing, the overgrowth of corals by algae which are favored by OA. Therefore, the effect of elevated *p*CO<sub>2</sub> on sea urchins and their bioerosive ability can be decisive for the future of tropical coral reefs during the century, especially where the density

of these bioeroders is important. Such a prediction is even more complex if one takes into account possible acclimation of different contributors at the long-term.

The aim of this work was therefore to evaluate the long-term effect of the increase of  $p\text{CO}_2$  expected in 2100 on the physiology and bioerosive activity of a key sea urchin in some coral reefs, *Echinometra mathaei*, using an artificial device which reproduces the coral reef ecosystem.

The first step was to set up an experimental tool which allows the maintenance at long-term (more than one year) of a simplified coral reef ecosystem in control condition and at the pH expected in 2100 while keeping other physico-chemical parameters identical and close to natural conditions (including in their daily variations). The developed system is composed of scleractinian hermatypic corals as reef builders, sea urchins (*E. mathaei*) as bioeroders and grazers and coral reef substrate with its diverse communities of algae, bacteria, archaea, fungi and meiofauna. Daily variations in pH and temperature reproduce those measured *in situ* in the lagoon of La Saline, Reunion Island, from where some of the organisms originate. The average pH of control aquaria was successfully maintained at a mean of  $8.09 \pm 0.04$ , and the high  $p\text{CO}_2$  aquaria at  $7.63 \pm 0.02$ . The total alkalinity of the system was maintained between 2350 and 2450  $\mu\text{mol kg}^{-1}$ .

The impact of the OA expected in 2100 (pH 7.7) on the physiology of *E. mathaei* was studied at short-term (seven weeks). Sea urchins fed principally on algae that grow on the reef calcareous substrate, as in natural conditions. This study highlighted the resistance of this sea urchin to a moderate OA at short-term. Indeed, the growth and the metabolism were not significantly affected. This was associated to the ability of sea urchins to regulate the acid-base balance of their extracellular fluid, the coelomic fluid, through bicarbonate compensation.

The same experiment was then performed at long-term. The decrease in pH was induced gradually during six months until reaching a mean pH of 7.65, which was then maintained at this value during seven more months. The ability to regulate the acid-base balance of the coelomic fluid and the resistance of *E. mathaei* to OA was confirmed at long-term. Growth, metabolism and mechanical properties of the skeleton were not affected. This resistance appears to be related to the capabilities of acid-base regulation of *E. mathaei*, an apparently genetic trait. This resistance may also depend on the quantity and quality of the available

food (calcareous or not). We suggest that the bicarbonate ions involved in acid-base regulation are partly mediated by food.

Simultaneously to physiological measurements, the erosive activity of *E. mathaei* was measured. Results indicate that the rate of bioerosion triples under acidified conditions (pH 7.65). This increase is mediated by the increased activity of grazing of sea urchins and biological dissolution of the substrate, as the mechanical properties of the teeth of the sea urchins and coral skeletons do not appear significantly affected. We suggest that this increased bioerosion could have an impact on the dynamic balance between bioerosion and bioaccretion of corals and could determine the future of coral reefs where *E. mathaei* is the main bioeroder. It should be noted that the erosive activity of the sea urchin is associated with increased consumption of macroalgae that compete with corals and coralline algae, favoring the latter.

The results, according to those compiled from the literature, indicate that global change may cause a profound change in tropical reef ecosystems. Indeed, all major bioeroders studied so far seem to be resistant to global climate change and show an increase in erosive activity. For corals that currently show a low net ecosystem calcification, increased bioerosion could lead to net erosion and to the reduction and disappearance of the reef. However, prediction of the future of tropical coral reefs globally must take into account many parameters: acclimatization, tolerance/sensitivity and interactions of the various actors of the reefs. Other comparable studies to those carried out in the present work should be conducted in order to test these factors. The data obtained could then be used in the construction of a mechanistic model to implement, locally, reef conservation measures, in addition to the required massive reduction of atmospheric CO<sub>2</sub> emission worldwide.

## TABLE DES MATIÈRES

---

|                                                                                                       |           |
|-------------------------------------------------------------------------------------------------------|-----------|
| <b>INTRODUCTION GÉNÉRALE.....</b>                                                                     | <b>1</b>  |
| 1. L'acidification des océans.....                                                                    | 1         |
| 1.1. L'augmentation du CO <sub>2</sub> atmosphérique.....                                             | 1         |
| 1.2. Le système des carbonates dans l'eau de mer et l'augmentation de CO <sub>2</sub> .....           | 2         |
| 1.3. Les prédictions en 2100-2300.....                                                                | 7         |
| 1.4. Les dispositifs expérimentaux et l'étude de l'acidification des océans en milieu benthique ..... | 11        |
| 2. Les récifs coralliens tropicaux et le changement global.....                                       | 15        |
| 2.1. Biologie des récifs coralliens tropicaux .....                                                   | 15        |
| 2.2. Le changement global en milieu récifal tropical.....                                             | 17        |
| 3. La (bio)érosion en milieu récifal tropical .....                                                   | 21        |
| 4. Echinometra mathaei .....                                                                          | 25        |
| 4.1. Taxonomie .....                                                                                  | 25        |
| 4.2. Morphologie - Anatomie .....                                                                     | 26        |
| 4.3. Physiologie et écologie en milieu récifal .....                                                  | 32        |
| 5. Impact de l'acidification des océans sur les métazoaires marins.....                               | 36        |
| 5.1. Hypercapnie, acidose et mécanismes de compensation.....                                          | 36        |
| 5.2. Le stade post-métamorphique des échinides.....                                                   | 39        |
| 5.2.1. La régulation acide base .....                                                                 | 39        |
| 5.2.2. La croissance.....                                                                             | 42        |
| 5.2.3. Les propriétés mécaniques du test.....                                                         | 44        |
| 5.2.4. Le métabolisme .....                                                                           | 44        |
| 5.2.5. La reproduction .....                                                                          | 45        |
| <b>OBJECTIFS.....</b>                                                                                 | <b>47</b> |

|                                |            |
|--------------------------------|------------|
| <b>CHAPITRE I.....</b>         | <b>49</b>  |
| 1. Introduction.....           | 50         |
| 2. Design .....                | 53         |
| 3. Results .....               | 63         |
| 4. Discussion .....            | 71         |
| <br>                           |            |
| <b>CHAPITRE II.....</b>        | <b>77</b>  |
| 1. Introduction.....           | 78         |
| 2. Materials and methods ..... | 79         |
| 3. Results .....               | 85         |
| 4. Discussion .....            | 90         |
| <br>                           |            |
| <b>CHAPITRE III.....</b>       | <b>94</b>  |
| Abstract .....                 | 94         |
| 1. Introduction.....           | 95         |
| 2. Materials and methods ..... | 96         |
| 3. Results .....               | 101        |
| 4. Discussion .....            | 111        |
| <br>                           |            |
| <b>CHAPITRE IV.....</b>        | <b>117</b> |
| Abstract .....                 | 117        |
| 1. Introduction.....           | 118        |
| 2. Materials and methods ..... | 120        |
| 3. Results .....               | 124        |
| 4. Discussion .....            | 129        |

|                                                                                               |                |
|-----------------------------------------------------------------------------------------------|----------------|
| <b>DISCUSSION GÉNÉRALE .....</b>                                                              | <b>135</b>     |
| 1. Impact du changement global sur les bioérodeurs de récifs coralliens .....                 | 135            |
| 1.1. Les échinides .....                                                                      | 135            |
| 1.2. Les autres bioérodeurs .....                                                             | 143            |
| 2. Les changements globaux climatiques en milieu récifal tropical .....                       | 147            |
| 2.1. Impact sur la calcification des récifs coralliens.....                                   | 147            |
| 2.2. Impact sur la croissance des algues non calcifiées .....                                 | 148            |
| 3. Les facteurs influençant la résistance et la résilience des récifs coralliens en 2100..... | 150            |
| 3.1. La bioérosion.....                                                                       | 150            |
| 3.2. Relation algivores-algues-coraux.....                                                    | 151            |
| 4. Devenir des récifs coralliens en 2100 : conclusion et perspectives .....                   | 153            |
| <br><b>RÉFÉRENCES.....</b>                                                                    | <br><b>157</b> |

## **ANNEXE 1**

Moulin L., Catarino A., Claessens T. & Dubois P (2011) Effects of seawater acidification on early development of the intertidal sea urchin *Paracentrotus lividus* (Lamarck 1816). *Marine Pollution Bulletin*, **62**, 48-54.

## **ANNEXE 2**

Collard M., Laitat K., Moulin L., Catarino A.I., Grosjean Ph. & Dubois Ph (2013) Buffer capacity of the coelomic fluid in echinoderms. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A Molecular Integrative Physiology*, **166(1)**, 199-206.