

Réponse écophysiologique de  
*Seriatopora hystrix* (Dana, 1846) suite à  
un stress hypo- ou hypersalin à court  
terme

Mémoire présenté par  
**GEORGES Nadège**  
En vue de l'obtention d'un grade de Maître en Sciences Biologiques

Promoteur de mémoire :  
**Prof. GROSJEAN Philippe**



Année académique 2017-2018

## Table des matières

<b>Remerciements .....</b>	<b>3</b>
<b>Résumé .....</b>	<b>4</b>
<b>Introduction .....</b>	<b>5</b>
<b>1.1. Les écosystèmes coralliens .....</b>	<b>6</b>
1.1.1. Généralités du milieu.....	6
<b>1.2. Scléractiniaires hermatypiques .....</b>	<b>8</b>
1.2.1. Taxonomie .....	8
1.2.2. Symbioses .....	11
1.2.3. Calcification .....	14
<b>1.3. Menaces .....</b>	<b>17</b>
<b>1.4. La salinité .....</b>	<b>19</b>
1.4.1. Composition de l'eau de mer .....	19
1.4.2. Définition de la salinité .....	21
1.4.3. Salinité mondiale .....	23
1.4.4. Variations locales de la salinité.....	24
<b>But .....</b>	<b>26</b>
<b>Matériels et méthodes .....</b>	<b>28</b>
<b>3.1. Mésocosmes artificiels .....</b>	<b>29</b>
<b>3.2. Dispositif expérimental .....</b>	<b>32</b>
3.2.1. Respiromètres .....	32
3.2.2. Test des respiromètres.....	35
3.2.3. Effet de l'hypo- et hypersalinité .....	35
<b>3.3. Bouturage des colonies de <i>S. hystrix</i> .....</b>	<b>37</b>
<b>3.4. Poids immergé et squelettique.....</b>	<b>37</b>
<b>3.5. Couleur des boutures .....</b>	<b>39</b>
<b>3.6. Paramètres physico-chimiques.....</b>	<b>40</b>
3.6.1. Alcalinité.....	41
3.6.2. Nutriments .....	42
<b>3.7. Paramètres écophysiologiques.....</b>	<b>44</b>
<b>3.8. Croissance des boutures .....</b>	<b>45</b>
<b>3.9. Analyse statistique.....</b>	<b>46</b>

<b>Résultats .....</b>	<b>47</b>
<b>4.1. Paramètres physico-chimiques .....</b>	<b>48</b>
4.1.1. Salinité .....	48
4.1.2. Température.....	49
4.1.3. pH .....	50
<b>4.2. Taux de croissance.....</b>	<b>50</b>
<b>4.3 Photosynthèse nette et respiration .....</b>	<b>54</b>
<b>4.4. Nutriments .....</b>	<b>55</b>
4.4.1. Nutriments inorganiques.....	55
4.4.2. Nutriments organiques.....	59
<b>4.5. Alcalinité .....</b>	<b>63</b>
<b>4.6. Coloration et aspect des boutures .....</b>	<b>65</b>
<b>Discussion .....</b>	<b>67</b>
<b>5.1. Coloration .....</b>	<b>69</b>
<b>5.2. Photosynthèse nette et respiration .....</b>	<b>70</b>
<b>5.3. Taux de croissance.....</b>	<b>76</b>
<b>Conclusion.....</b>	<b>78</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>	<b>80</b>
<b>Annexe.....</b>	<b>92</b>

# Remerciements

Je remercie le professeur Philippe Grosjean qui m'a accueillie dans son laboratoire afin d'effectuer ce mémoire et qui a permis la mise en œuvre de celui-ci.

Je voudrais également remercier les autres personnes du laboratoire d'Ecologie Numérique des Milieux aquatiques. Tout d'abord, je remercie Guyliann qui m'a suivie depuis le début et qui a répondu aux nombreuses questions que je pouvais avoir et qui m'a supportée tout au long de l'année dans son bureau. Je remercie Antoine, notre super technicien sans qui la mise en place de l'expérience n'aurait pas été possible. Pour finir, je remercie les autres mémorants, Thomas et Mailis, pour avoir partagé cette année.

Un dernier remerciement revient à Ayrton qui m'a soutenue dans la vie quotidienne et qui a supporté mes moments de stress, mes moments de doutes et qui était toujours là dans n'importe quelle situation.

# Résumé

**Mot-clès :** Scléractinaire, écophysiologiques, salinité, photosynthèse, respirométrie

Depuis plusieurs années, les changements climatiques et les effets qu'ils engendrent sur les écosystèmes intéressent fortement les scientifiques. Dans le cadre de ce mémoire, il sera question de l'impact des changements locaux de salinité, qu'ils s'agissent d'une diminution ou d'une augmentation, sur une courte durée. En effet, ces phénomènes sont de plus en plus fréquents dû par exemple à une augmentation du taux de précipitation ou du nombre de tempêtes tropicales mais encore à l'augmentation des usines de dessalement dans les pays arides.

Le but de cette étude est de comprendre les effets des changements de salinité sur les écosystèmes coralliens et plus particulièrement sur l'espèce de scléractinaire hermatypique *Seriatopora hystrix* (Dana, 1846). Pour ce faire, différents paramètres écophysiologiques tel que la respiration, la photosynthèse et la croissance sont étudiés à l'aide de chambre respirométrique où les salinités expérimentales sont fixées à 28 et 42.

Les effets engendrés sont, tout d'abord, une décoloration des boutures face aux changements de salinité, une diminution du taux de croissance, et du taux de calcification, dans les deux conditions. Ces diminutions étant plus marquées dans le cas d'une augmentation de salinité. Un autre effet important des chocs salins s'observe par la diminution de la photosynthèse nette chez l'ensemble des boutures stressées et d'une diminution de la respiration chez celles mises en conditions hypersalines. A la fin de l'expérience de salinité, le taux de croissance et la coloration ont continué à être monitorés et ont montré un retour à des conditions normales après plusieurs semaines à une salinité de 35.

L'ensemble de ces résultats montre un impact non-négligeable des changements de salinité sur cette espèce de corail. Malgré cela, d'autres études ont montré des effets espèces-spécifiques amenant à la conclusion que les effets ne peuvent être généralisés et que de plus amples études doivent être menées afin de mieux comprendre les mécanismes liés à l'impact du changement de salinité.

# Introduction

Depuis plusieurs années, les changements climatiques et les effets qu'ils engendrent sur les écosystèmes intéressent fortement les scientifiques. Ces changements climatiques provoquent une multitude de bouleversements, notamment une hausse des températures, qui est un des sujets d'étude principal, mais cette hausse a bien d'autres conséquences comme l'augmentation de l'intensité et de la puissance des cyclones, ouragans, typhons, ... (Webster & al. 2005) qui peuvent provoquer d'énormes dégâts sur les écosystèmes marins (Scoffin, 1993). Parmi les effets de ces événements climatiques extrêmes, l'apport massif d'eau douce par les pluies torrentielles peut provoquer, localement, des diminutions importantes de la salinité (Jokiel et Coles, 1993).

De plus, l'impact anthropique génère également des dérèglements, tels que l'augmentation des gaz à effet de serre provoquant une baisse du pH marin, le déversement de polluants, l'impact direct sur la structure des écosystèmes dû par exemple à la pêche ou au tourisme et bien d'autres phénomènes encore (Barange et al, 2010 ; César, 2003). Ainsi, le développement d'usines de désalinisation de l'eau de mer pour produire de l'eau potable dans les régions arides tel qu'autour de la Mer Rouge, peut également provoquer une augmentation locale de la salinité (Roberts et al, 2010).

Dans un contexte de changements globaux et significatifs des habitats marins, la question principale concernant le vivant est de savoir s'il est capable de les supporter (résistance ou résilience), ou si nous allons assister à un remaniement complet de biocénose sur terre. Dans le cadre de ce travail, nous nous intéresserons plus particulièrement aux capacités à supporter des changements de salinité d'un scléractiniaire hermatypique : *Seriatopora hystrix*, Dana, 1846.

## 1.1. Les écosystèmes coralliens

### 1.1.1. Généralités du milieu

Apparu il y a 65 millions d'années (Richmond et Wolanski. 2011), les récifs coralliens sont des écosystèmes extrêmement riches et considérés comme les plus anciens de notre planète (Dubinski et Stambler 2011). Ils recouvrent une superficie d'environ 250 000 km<sup>2</sup> (Veron et Stafford-Smith, 2000) et sont très souvent comparés à la forêt tropicale avec laquelle ils partagent de nombreuses caractéristiques (McIntyre, 2011 ; Rosenberg et al. 2007).

La richesse que renferme ces écosystèmes est énorme. En effet, ils possèdent la plus grande diversité par unité de surface ainsi que la plus grande diversité d'habitat formé par les

milliers d'espèces de coraux qui les peuplent (McIntyre, 2011). Ces écosystèmes se sont formés grâce à l'association particulière des Scléractiniaires avec des algues photosynthétiques du genre *Symbiodinium*, les zooxanthelles, menant à une symbiose mutualiste permettant la prolifération de ces coraux symbiotiques dans ces environnements éventuellement très oligotrophes.

Cet écosystème marin, bien que fortement diversifié, ne se trouve que dans une zone délimitée du globe (Fig.1). Les récifs coralliens se développent dans des régions caractérisées par des conditions précises (Burke et Spalding, 2011) telles qu'une oligotrophie de l'eau, une forte irradiance, une température de l'eau variant entre 18°C et 34°C toute l'année et dont les variations sont faibles, et une turbidité de l'eau peu présente afin de permettre le passage de la lumière jusqu'au récif. Ces conditions très précises ne se trouvent qu'entre les tropiques, soit entre 30°N et 30°S. Il est à noter que certains récifs se forment dans des conditions toutes autres, tel que démontré récemment en Amazonie où un récif a été découvert à plus de 200m de profondeur et appelé « The Great Amazon Reef System (GARS ; Francini-Filho et al. 2018) ou au Japon où la température chute régulièrement entre 11-14°C (Veron et Stafford-Smith, 2000).



Figure 1 : Schéma représentant la distribution des récifs coralliens (en rouge) dans les océans du monde. Les zones en bleu représentent les récifs possédant des coraux en symbiose avec des zooxanthelles. (Veron et Stafford-Smith, 2000)

Les récifs intertropicaux sont construits par des scléractiniaires dits hermatypiques (décris au point 1.2.3). Trois grands types de récifs existent sur Terre (Fig. 2 ; Veron et Stafford-Smith, 2000, Cesar et al., 2003) et dérivent les uns des autres : les récifs frangeants, les récifs barrière et les atolls. Les récifs frangeants sont des récifs se formant sur les bords du littoral et se trouvent par conséquent proches des côtes où ils forment un platier de faible profondeur appelé « le lagon ». Ce type de récifs est retrouvé, par exemple, autour de l'île de la Réunion. Le récif barrière quant à lui forme une structure plus éloignée des côtes comme observée au

niveau de la Grande Barrière de Corail en Australie et provient d'un enfouissement progressif des terres. Pour finir, les atolls sont des structures retrouvées en pleine mer et sont de forme circulaire renfermant le lagon. Ce type de récifs se forme par enfouissement et disparition de l'île autour de laquelle il s'est formé. Les atolls peuvent être observés, par exemple, aux Maldives.



Figure 2: Schéma représentant la formation des différents types de récifs. L'image représente un récif frangeant (à gauche), un récif barrière (au centre) et un atoll (à droite) et montre le lien entre la formation de ces récifs (Veron-Stafford-Smith, 2000)

## 1.2. Scléractiniaires hermatypiques

### 1.2.1. Taxonomie

La définition du mot « corail » est très ambiguë et peut être plus ou moins spécifique en fonction du contexte. Dans le cadre de ce mémoire, le terme corail sera employé pour décrire les scléractiniaires hermatypiques ou dits « coraux bâtisseurs de récifs ».

Les Scléractiniaires sont des animaux classés dans l'embranchement des Cnidaires, au même titre que les méduses et les anémones, et se divisent en 4 classes : les *Anthozoa*, les *Hydrozoa*, les *Cubozoa* et les *Scyphozoa* (Hidaka 2016). La plupart des coraux hermatypiques se retrouvent principalement dans la classe des *Anthozoa* et plus précisément dans l'ordre des *Scleractinia* appartenant à la sous-classe des *Hexacorallia*. Ces espèces se caractérisent, comme leur nom l'indique, par une symétrie d'ordre six pouvant être visible au nombre de tentacules que possède chaque polype ou au nombre de mésentères présents dans le coelenteron.

Le corail regroupe des scléractiniaires dits « hermatypiques » caractérisés par cette symbiose mutualiste avec des dinoflagellés du genre *Symbiodinium* (Kühl et al., 1995, Karako, 2004). La présence de ces algues photosynthétiques leur permet la production d'une grande quantité de squelettes sous forme de carbonate de calcium ( $\text{CaCO}_3$ ) et permet de les qualifier

de bâtisseurs de corail. Cependant, il est bon de préciser que tous les scléractiniaires zooxanthellates ne rentrent pas forcément dans cette catégorie.

#### *1.2.1.1. Seriatopora hystrix Dana, 1846*

L'espèce étudiée dans le cadre de ce travail est *Seriatopora hystrix* Dana, 1846. Elle fait partie de la famille de *Pocilloporidae* (Ruppert et al., 2004, Veron et Stafford & Smith, 2000) et se retrouve dans des récifs possédant une distribution Indo-Pacifique généralement de faible profondeur (platier intertidaux) (Fig. 3 ; Veron et Stafford-Smith, 2000).

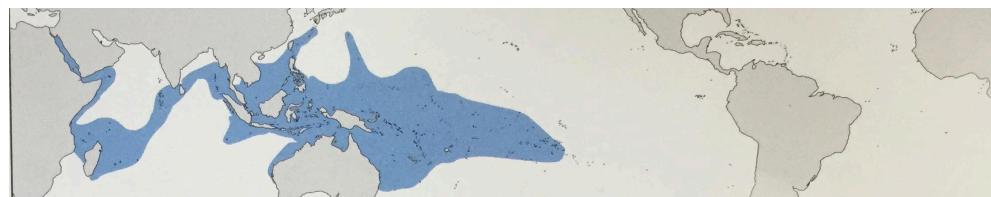


Figure 3: Carte représentant la distribution de *Seriatopora hystrix* dans le monde

Les colonies formées par cette espèce ont un aspect branchu où les branches possèdent une section fine et sont caractérisées par une organisation des polypes en ligne le long de celle-ci, ce qui constitue un caractère taxonomique discriminant du genre (Fig.4.; Veron et Stafford-Smith, 2000). Les polypes représentent les entités fonctionnelles de la colonie et sont caractérisés par la présence de tentacules entourant l'orifice buccal et ayant un rôle dans la nutrition du polype grâce à la présence de structures urticantes appelées « cnidocytes » spécialisées dans la capture du zooplancton dont se nourrit le corail. Les proies capturées sont ensuite ramenées à la bouche et digérées au niveau des mésentères du coelenteron à l'intérieur du polype (Titlyanov et Titlyanova, 2002 ; Ruppert et al., 2004). Les polypes formant une colonie sont connectés entre eux au niveau de la cavité gastrovasculaire par une extension appelée le coenosarc permettant la circulation de l'eau et des nutriments dans l'ensemble de la colonie.

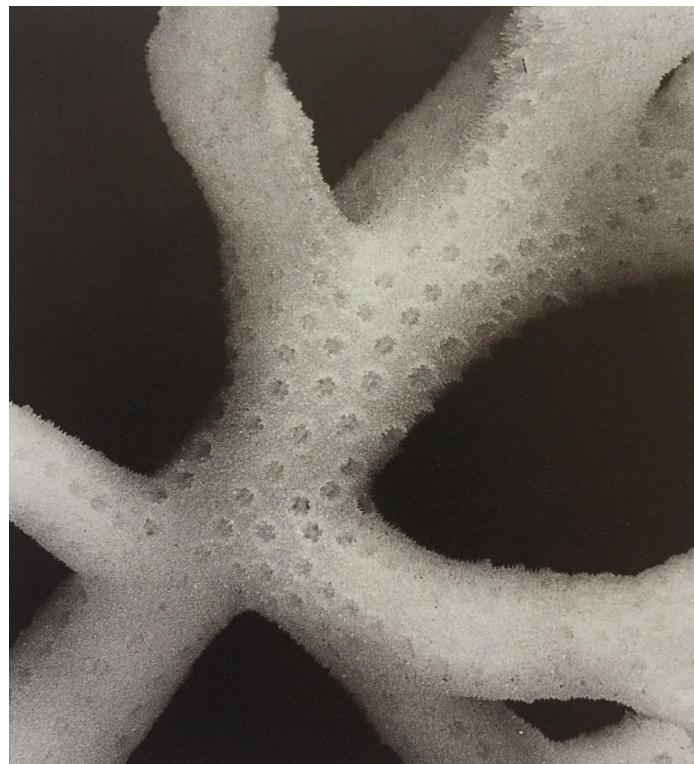


Figure 4: Photographie d'un squelette mis à nu de *Seriatopora hystrix* mettant en évidence la disposition des polypes (Grossissement x3 ; Veron et Stafford-Smith, 2000)

D'un point de vue anatomique (Fig. 5), les coraux sont des animaux diploblastiques c'est-à-dire que leurs tissus se composent de deux feuillets : l'épiderme, d'origine ectodermique, et en contact avec le milieu externe ou avec le squelette, et le gastroderme, d'origine endodermique, correspondant au feuillet interne en contact avec la cavité gastrovasculaire. Ces deux couches tissulaires sont séparées par un espace peu cellularisé et riche en collagène appelée la mesoglée (Allemand et al., 2004 ; Ruppert et al. 2004 ; Hidaka, 2016). La colonie est composée de deux épithéliums distincts : l'épithélium oral, en contact avec la colonne d'eau et caractérisé par la présence de zooxanthelles au niveau du gastroderme et l'épithélium aboral, en contact avec le squelette calcaire et responsable de la formation de ce dernier, contenant un épiderme dit calicoblastique (Allemand et al., 2004 ; Ruppert et al. 2004). Le squelette calcaire se divise en fraction organique, appelée matrice organique, et en fraction minérale et se forme par le processus de biominéralisation en cristallisant le carbonate de calcium sous forme d'aragonite (Allemand et al. 2004).

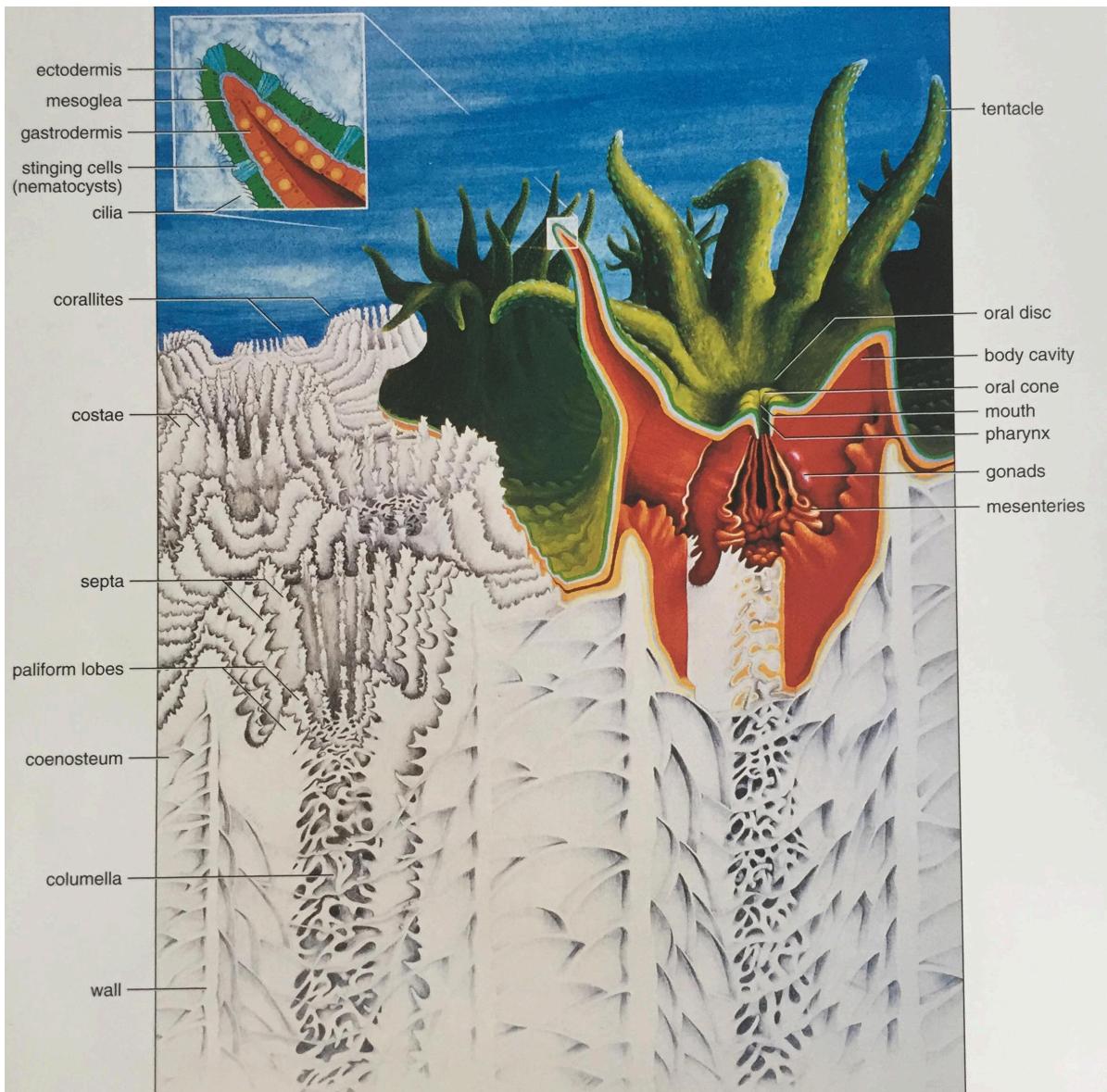


Figure 5: Schéma d'une coupe longitudinale dans un polype (Véron-Stafford-Smith, 2000)

### 1.2.2. Symbioses

Les coraux se caractérisent par les symbioses qu'ils forment avec divers organismes dont la plus connue est la symbiose mutualiste avec les dinoflagellés du genre *Symbiodinium*, plus communément appelés zooxanthelles (Prescott, 2005). Mais bien d'autres symbioses existent au sein d'une colonie. Par exemple avec des bactéries, des protistes ou encore des archées. L'ensemble formé par l'animal et ses symbiontes est appelé l'*holobionte corallien* (Borneman, 2001).

### *1.2.2.1. Les zooxanthelles*

Les zooxanthelles sont des algues unicellulaires pouvant se trouver sous forme symbiotique mais également sous forme libre dans la masse d'eau ou dans les sédiments (Dubinski et Stambler, 2011 ; Fabricius et al., 2001). Dans le cadre de ce mémoire, seuls les zooxanthelles symbiotiques des coraux seront décrites.

Plusieurs clades ont été mis en évidence et actuellement 8 ont été définis (clades A – H ; Veron et Stafford-Smith, 2000 ; Dubinski et Stambler, 2011, Ruppert et al. 2004). Ils sont retrouvés dans divers organismes marins tels que les éponges, les méduses, les anémones, les coraux et les ciliés (Prescott, 2005)

Les zooxanthelles présentes chez les coraux appartiennent à 6 clades : A – D, F et G et sont localisées, en proportions variables en fonction de l'espèce et des conditions du milieu, à l'intérieur des cellules du gastroderme oral de l'animal dans une vacuole spécialisée appelée « symbosome » (Allemand et al. 2004). Ce symbosome se caractérise par la présence d'une zooxanthelle unique possédant des organites tel qu'un chloroplaste, riche en chlorophylles a et c ainsi que des caroténoïdes et des xanthophylles (Prescott, 2005 : Barsanti et al. 2006 ; Kirk, 1994), relié aux thylakoïdes, des pyrénoïdes permettant le stockage de photosynthétats et des cristaux d'acide urique permettant un stockage d'azote facilement mobilisable en cas de pénurie d'azote. Ces symbiosomes apportent donc un milieu chimiquement stable aux symbiotes ainsi qu'une protection contre la digestion par l'hôte.

Ces espèces symbiotiques sont transmises de différentes manières. Le premier mode est dit « vertical » et caractérise une transmission du parent à la descendance. Cette transmission s'effectue au niveau du gastroderme oral où se situent les zooxanthelles et où a lieu également la formation des oocytes. Le second mode de transmission est dit « horizontal » et correspond à l'acquisition des symbiotes libres dans la colonne d'eau par **le juvéniles** ou par la colonie. Ce mode de transmission est très important, écologiquement parlant, car il permet une diversification ou une adaptation de la colonie face à des changements de conditions du milieu (Dubinski et Stambler, 2011 ; Borneman, 2001).

La symbiose formée par la zooxanthelle avec le corail est de type mutualiste et apporte des avantages à chacune des parties qui la compose. L'avantage premier est la capacité de l'holobionte corallien à proliférer dans des eaux oligotrophes (Fabricius, 2001 ; Dubinski et Stambler, 2011) mais bien d'autres avantages sont tirés de cette association et sont basés sur le transport et l'échange entre les deux parties de composés essentiels au métabolisme de

chacun. Tout d'abord, la zooxanthelle en étant un organisme photosynthétique va consommer du dioxyde de carbone, dont la provenance vient en partie de la respiration de l'hôte et en partie du milieu extérieur. Cela conduit à la production d'oxygène utilisable pour améliorer l'efficacité de la respiration de l'hôte (Prescott, 2005 ; Borneman 2001). D'autres produits de la photosynthèse sont également utilisés par l'hôte tels que des hydrates de carbones servant de source énergétique (Rosenberg et al. 2007) ou des molécules tels que le glycérol, des sucres, des acides aminés... (Stambler, 2011). Ces photosynthétats sont relâchés du symbiose vers l'hôte, suite à l'action de molécules induisant ces relargages produits par l'hôte : les Host Release Factor (HRF ; Stambler, 2011). Ces facteurs sont caractérisés par un faible poids moléculaire et se localisent dans les membranes de l'hôte, en particulier le symbiosome. Leurs natures et leurs fonctionnements sont mal connus car ils diffèreraient entre les organismes. (Grant et al., 1998 ; Gates et al., 1995).

Un autre avantage important est le rôle clé que joue cette symbiose dans l'augmentation de la vitesse de calcification des coraux. En effet, le taux de respiration du corail est plus important de jour, grâce à la photosynthèse qui « booste » l'activité des mitochondries de l'hôte par apport d'oxygène et de photosynthétats, que de nuit ayant pour conséquence une production d'énergie sous forme d'ATP également plus importante de jour d'environ 35%. Cette énergie est utilisée en grande partie pour transporter les ions nécessaires vers les sites de calcification, qui par conséquent, possèdent un meilleur rendement de jour que de nuit (Al-Horani et al., 2003). D'autres avantages liés à la calcification existent et sont expliqués plus en détails dans le point 1.3.3 ci-dessous.

#### *1.2.2.2. Les autres microorganismes*

Bien que la symbiose avec les zooxanthelles soit la plus connue et la mieux référencée, de nombreux autres microorganismes composent l'holobionte corallien. Cette partie des symbiotes est nommée le microbionte (Rohwer et al., 2002 ; Röthig et al., 2016) et comprend des bactéries, des archées, des fongis et également des virus (Rosenberg et al. 2007)

Les bactéries se retrouvent dans 3 habitats différents dans la colonie : sur la couche de mucus externe, dans les tissus et dans le squelette calcaire et forment des communautés distinctes. Au niveau de la couche de mucus, la communauté est composée notamment de fixateurs. L'abondance de bactéries est grande et environ égale à celle trouvée au niveau des tissus corallien. Au niveau du squelette calcaire, il est possible de retrouver des bactéries

endolithiques apportant 50% des besoins en azote du corail, et également des cyanobactéries jouant un rôle primordial lors de la perte des zooxanthelles (Rosenberg et al. 2007). En effet, lors du blanchiment du corail, les cyanobactéries présentes dans le squelette ont un apport plus important en lumière et peuvent alors pratiquer une photosynthèse de façon plus intense et ainsi palier en partie la perte de *Symbiodinium* pour l'holobionte corallien par leur photosynthèse. Les bactéries symbiotiques possèderaient également un rôle dans la résistance du corail face aux maladies en produisant des antibiotiques et, par compétition, avec les bactéries pathogènes (Ritchie, 2011).

Les archées, quant à elles, présentent une diversité semblable à celle de l'environnement et se localisent dans la couche du mucus externe (Siboni et al. 2008). L'analyse de cette communauté chez trois espèces de Scléractiniaires a permis de mettre en évidence la présence de *Crenarchaeota* et de *Euryarchaeota*. Le séquençage chez ces espèces a permis de mettre également en évidence la présence d'espèces proches génétiquement d'archées connues pour être capables de réduire les nitrates ou à des espèces capables d'oxyder l'ammonium suggérant que les archées joueraient un rôle dans le recyclage de l'azote. (Siboni et al. 2008)

Les virus sont assez peu étudiés et seraient majoritairement présents au niveau de la couche de mucus et dans les tissus coralliens (Rosenberg et al. 2007).

### 1.2.3. Calcification

La calcification se fait par biominéralisation au niveau de l'épiderme aboral ou épiderme calicoblastique. La calcification requiert deux fractions distinctes pour la formation du squelette : une fraction organique, correspondant à la matrice organique, et une fraction minérale, correspond à l'apport en ions.

La fraction inorganique représente l'ensemble des ions nécessaires à la formation du carbonate de calcium. Il s'agit donc des ions calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ) et du carbone inorganique, fourni sous la forme de dioxyde de carbone ( $\text{CO}_2$ ) et de bicarbonate ( $\text{HCO}_3^-$ ), provenant du milieu extérieur et acheminé jusqu'au site de calcification soit par voie paracellulaire (diffusion passive) soit par voie transcellulaire (transport actif). L'acheminement du calcium jusqu'au lieu de calcification (*Fig.5*) se fait majoritairement par diffusion passive entre le milieu externe et l'intérieur des cellules calicoblastique. La voie menant des cellules calicoblastique jusqu'au lieu

de calcification se fait, quant à elle, de manière active par l'intermédiaire de pompes  $\text{Ca}^{2+}$  - ATPase permettant le transport antiport de calcium et de protons, ces derniers étant produits lors de la précipitation du carbonate de calcium. (Allemand et al. 2004). Le transport du calcium peut également se faire par voie paracellulaire directement du milieu extérieur jusqu'au site de calcification par un trajet des ions entre les cellules calicoblastiques (Allemand et al. 2011) ou encore par combinaison des deux trajets paracellulaires expliqués dans ce paragraphe.

L'acheminement du carbone, sous forme de carbone inorganique dissous (Dissolved Inorganic Carbon ; DIC), se fait de manière différente en fonction de l'espèce chimique considérée. Le dioxyde de carbone diffuse librement au travers des membranes lipidiques et 60-70% de l'apport provient de la respiration et donc d'une source métabolique (Allemand et al. 2011). Les formes ioniques du DIC, les bicarbonates ( $\text{HCO}_3^-$ ) et les carbonates ( $\text{CO}_3^{2-}$ ), proviennent de l'eau de mer et ont besoin d'être acheminés par des transporteurs, situés au niveau de l'épiderme calicoblastique, jusqu'au lieu de calcification. Le processus exact de transport est encore aujourd'hui assez peu connu. Par contre, il a été montré la présence d'anhydrase carbonique dans l'épiderme aboral catalysant l'équilibre entre  $\text{CO}_2$  et  $\text{HCO}_3^-$ .

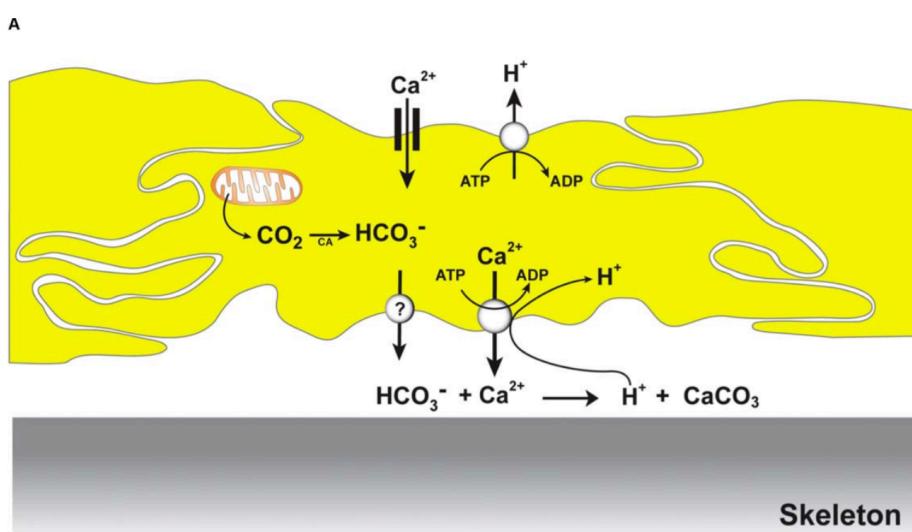


Figure 6 : Schéma représentant les différents chemins d'entrée du calcium dans les cellules calicoblastiques d'un corail hermatypique. (Allemand et al., 2004)

La seconde fraction importante de la biominéralisation est la matrice organique. Celle-ci est composée de protéines, de polysaccharides, de lipides, de chitine et peut être divisée en fractions soluble et insoluble. Son rôle dans la formation du squelette se ferait notamment dans la nucléation des cristaux d'aragonite, dans la régulation de leur morphologie, ... (Allemand et al, 2004)

La calcification est également liée à un autre phénomène important : la photosynthèse. Plusieurs hypothèses existent pour expliquer le lien entre ces deux processus (Allemand et al. ; 2004 ; 2011) :

- (1) Une modification de l'équilibre de la réaction de calcification par la prise de CO<sub>2</sub> par la photosynthèse. L'effet de la diminution de dioxyde de carbone sur le lieu de calcification est le déplacement de l'équilibre vers la formation du précipité de CaCO<sub>3</sub>. (*Fig6 : Modèle de Goreau*)
- (2) Les protons produits par la formation du carbonate de calcium sont utilisés comme source d'énergie dans la photosynthèse. (*Fig6 ; Modèle de McConaughey*)
- (3) Une production d'hydroxyde (OH<sup>-</sup>) par la photosynthèse. Ceux-ci peuvent ensuite réagir avec les protons produits par la calcification et permettre à la calcification de se faire correctement via la régulation du pH à l'intérieur des tissus du polype (*Fig.6 ; Modèle de Allemand*)
- (4) La présence de zooxanthelles influencerait la composition de la matrice organique ou apporterait les précurseurs nécessaires à la matrice organique (Cuiff et al. 1997 ; 1998)

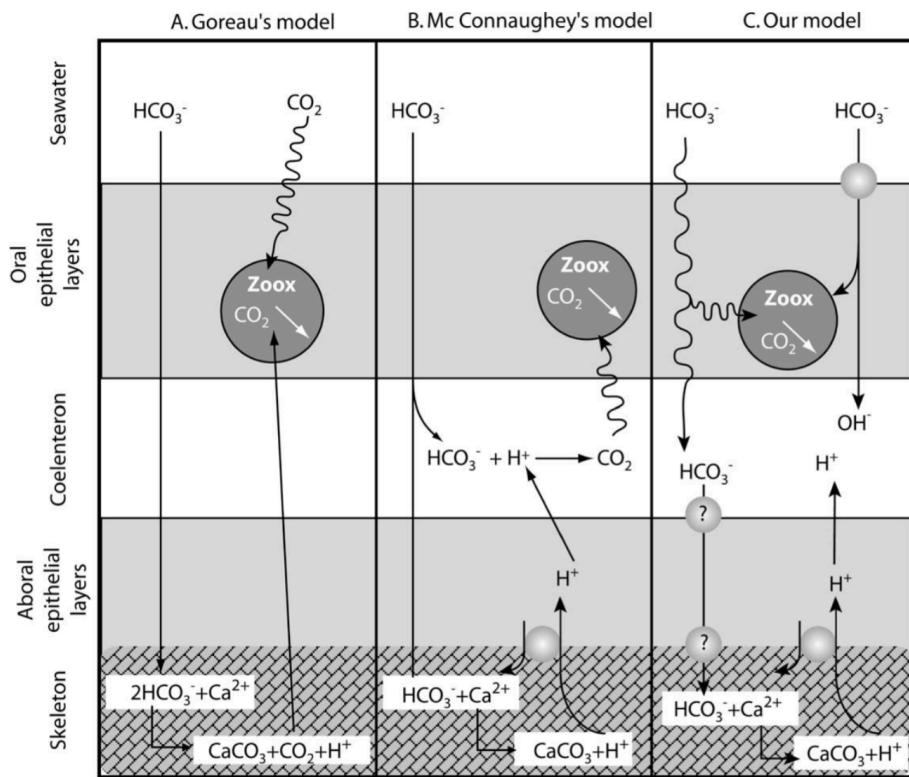


Figure 7 : Schéma représentant les différentes hypothèses liant la photosynthèse à la calcification. (Allemand et al. 2004)

### 1.3. Menaces

A l'heure actuelle, les récifs coralliens font partie des écosystèmes les plus menacés de la planète. En effet, il est estimé que près de 25% des récifs ont d'ores et déjà disparus et que presque 50% des récifs restants sont dans un état critique. (Burke et Spalding, 2011). Les menaces auxquelles les récifs font face sont de différentes natures mais principalement anthropiques :

- a) Le développement côtier provoque des dommages directs ou indirects à des structures marines clés telles que les mangroves ou les herbiers de phanérogammes marines. Ces écosystèmes sont intimement liés ensemble et aux récifs coralliens (Rosenberg et Loya, 2004) entraînant une destruction en chaîne de ces écosystèmes. Les côtes sont également le lieu de déversements de nombreux déchets et polluants provoquant des dégâts sur les structures proches et éloignées des sites de contaminations. Dans ces sources de destructions peuvent être classés le tourisme de masse et la navigation.

- b) L'augmentation de la sédimentation due à la destruction d'écosystèmes terrestres tels que les forêts tropicales où l'abattage massif d'arbres provenant de forêts primaires. Une telle destruction provoque un apport massif de sédiments, autrefois arrêtés par ces arbres, vers les rivières qui les acheminent vers les océans.
- c) La surpêche entraîne un dérèglement de la chaîne alimentaire qui règne dans les océans. Au niveau du récif, la surpêche de poissons herbivores, par exemple, peut entraîner un développement d'algues qui entraînent une compétition avec les coraux pouvant ainsi provoquer un changement d'écosystème dominé par les algues. Ce genre de menace peut également mener à une diminution de la diversité sur le récif (Cesar et al., 2003)
- d) La pêche destructive. Il n'est pas inhabituel que certaines techniques de pêche demandent l'utilisation d'explosifs détruisant fortement la structure de l'écosystème ou l'utilisation de produits dangereux et nocifs comme la pêche au cyanure (Mous et al. 2000).
- e) Les grands changements climatiques engendrent une multitude d'effets tels qu'une hausse du dioxyde de carbone atmosphérique provoquant des effets sur les océans comme l'augmentation de la température de l'eau, la baisse du pH marin menant à l'acidification des océans, ... (Rosenberg et al, 2007 ; Ruppert et al., 2004, Rosenberg et Loya, 2004, Barange et al., 2010)

Bien d'autres menaces pèsent sur ces écosystèmes fragiles. Dans ce mémoire, la menace étudiée concerne principalement les changements de salinité du milieu pouvant être importants et de longue durée. Ces variations sont décrites dans la partie suivante

## 1.4. La salinité

### 1.4.1. Composition de l'eau de mer

La concentration des différents sels qui confèrent sa salinité à l'eau de mer, a été pour la première fois analysée de manière chimique par Bergman (1779). Plusieurs années plus tard, Marcet effectuera des analyses et émettra l'hypothèse suivante en 1819 (Wooster, 1969) :

« All the specimens of sea water which I have examined, however different in their strength, contain the same ingredients all over the world, these bearing very nearly the same proportions to each other; so that they differ only as to the total amount of their saline contents »

Cette hypothèse fut nommée plus tard « Principe des proportions constantes » et sera considérée comme la première loi de chimie océanique (Millero, 2008). Cette constance dans la proportion des sels présents dans l'eau fut vérifiée plusieurs fois au cours du dernier siècle notamment par Forchhammer, Dittmar (1884), Lyman et Flemming, Cox, Culkin et Riley (1965 ; 1967). Au terme de l'ensemble de ces études, la composition en ions de l'eau de mer est divisée en ions dits « majeurs » et « mineurs ». En ce qui concerne les ions majeurs, considérés comme tels car ils représentent 99.9% des ions totaux, ceux-ci sont au nombre de 11 (Brown et al., 1995) et sont classés en deux catégories (Gorham, 1961) : les anions, composés des chlorures ( $\text{Cl}^-$ ), les sulfates ( $\text{SO}_4^{2-}$ ), les bicarbonates ( $\text{HCO}_3^-$ ,  $\text{CO}_3^{2-}$ ), les bromures ( $\text{Br}^-$ ), les borates ( $\text{H}_2\text{BO}_3^-$ ) et les fluorures ( $\text{F}^-$ ), et les cations, composés du sodium ( $\text{Na}^+$ ), du magnésium ( $\text{Mg}^{2+}$ ), du calcium ( $\text{Ca}^{2+}$ ), du potassium ( $\text{K}^+$ ) et du strontium ( $\text{Sr}^{2+}$ ). L'ensemble de ces ions sont dits conservatifs car ils répondent au principe de conservation des proportions de Marcet. En ce qui concerne les proportions (*Tableau 1*), les chlorures et le sodium représentent les deux ions majoritaires de cette liste en représentant environ 86% des ions présent. Ceux-ci sont suivis, en terme d'importance, par les sulfates, le magnésium, le calcium, le potassium et les carbonates. Les ions restants (strontium, borates, fluorures et bromures) sont en proportions très faibles (> 0.5% de la composition). Le reste des ions trouvés en solution sont appelés ions mineurs et ceux-ci ne sont pas conservatifs car leurs proportions varient en fonction de différents paramètres tels que la localisation, la profondeur et l'utilisation par les organismes et/ou dans des processus chimiques et biologiques (Millero, 2006).

Tableau 1 : Tableaux résumant les proportions (%) des différents ions majeurs de l'eau de mer pour une chlorinité de 19‰ et le ratio (%) qu'il représente dans la quantité totale d'ions. Les valeurs originales correspondent aux valeurs calculées par Dittmar (1884) pour les composants majeurs de l'eau de mer (valeur en grammes par kilogrammes, ‰) à partir d'une concentration standard de 19‰ pour les chlorures ; Les valeurs recalculées (1940) correspondent aux valeurs de Dittmar corrigées par Lyman et Flemming (1940) à partir de la modification apportée aux poids atomiques ; Les valeurs 1940 correspondent aux valeurs obtenues par les méthodes d'analyses modernes. (Sverdrup, 1942)

Ions	Valeurs originales		Recalculées, Poids atomiques 1940		Valeurs 1940	
	Cl = 19‰	%	Cl = 19‰	%	Cl = 19‰	%
Cl <sup>-</sup>	18,971	55,29	18,971	55,26	18,980	55,04
Br <sup>-</sup>	0,065	0,19	0,065	0,19	0,065	0,19
SO <sub>4</sub> <sup>2-</sup>	2,639	7,69	2,635	7,68	2,649	7,68
CO <sub>3</sub> <sup>2-</sup>	0,071	0,21	0,071	0,21	-	-
HCO <sub>3</sub> <sup>-</sup>	-	-	-	-	0,140	0,41
F <sup>-</sup>	-	-	-	-	0,001	0,00
H <sub>3</sub> BO <sub>3</sub>	-	-	-	-	0,026	0,07
Mg <sup>2+</sup>	1,278	3,72	1,292	3,76	1,272	3,69
Ca <sup>2+</sup>	0,411	1,20	0,411	1,20	0,400	1,16
Sr <sup>2+</sup>					0,013	0,04
K <sup>+</sup>	0,379	1,10	0,385	1,12	0,380	1,10
Na <sup>+</sup>	10,497	30,59	10,498	30,58	10,556	30,61
Total	34,311		34,328		34,482	

Les ions présents sont donc de deux types : les cations, ions positifs, et les anions, ions négatifs. Ces deux types s'associent entre eux pour former des sels. Un type de cations ou d'anions peut s'associer à différents types qui lui sont opposés en charge. Selon les propos de D'Allones (1994), les sels majoritaires dans l'eau de mer sont par ordre d'importance : le chlorure de sodium (NaCl), le chlorure de magnésium (MgSO<sub>4</sub>), le sulfate de calcium (CaSO<sub>4</sub>),

le sulfate de potassium ( $K_2SO_4$ ), le carbonate de calcium ( $CaCO_3$ ) et le bromure de Magnésium ( $MgBr_2$ ). Ces 7 sels représentent plus de 99% des sels formés par les ions en solution dans les mers et les océans.

#### 1.4.2. Définition de la salinité

Depuis la mise au point de la mesure de la salinité, plusieurs définitions se sont succédé : une définition théorique et deux définitions pratiques : la première est la relation entre la salinité et la chlorinité et la seconde est la relation entre la salinité et la conductivité.

La première définition théorique de la salinité fut donnée par Forch en 1902 (Wooster, 1969) qui la définit comme étant :

« le poids (en grammes) de matière solide dissous dans un kilogramme d'eau de mer quand tous les bromures et les iodures ont été remplacés par une quantité équivalente de chlorures, tous les carbonates convertis en oxyde et la matière organique oxydée ».

A partir de cette définition, Knudsen (1902) mit en lumière la première définition pratique de la salinité (S) sous forme d'une relation empirique entre la salinité et la chlorinité (Cl) (Lyman, 1969) :

$$S (\%) = 0.030 + 1.8050 Cl (\%) \quad (1)$$

Où S correspond à la salinité en % et Cl correspond à la chlorinité en %

Cette relation fut calculée par mesure indirecte de la salinité par détermination de la chlorinité, au moyen d'une titration des chlorures par une solution de nitrate d'argent. Cette mesure fut permise par la mise en évidence du principe des proportions constantes.

Cependant, l'équation (1) est imprécise dû à son terme libre introduit par l'utilisation d'échantillons provenant de la mer Baltique, dont la salinité est plus faible dû aux nombreux estuaires qui s'y déversent. Par conséquent, une nouvelle définition est donnée par l'UNESCO en 1967 (hors échantillons de la Baltique) et définit la salinité absolue :

$$S (\%) = 1.80655 Cl (\%) \quad (2)$$

Où S correspond à la salinité en % et Cl correspond à la chlorinité en %

Malgré cette redéfinition, l'introduction de nouveaux instruments de mesures plus fiables et moins chères comme les salinomètres ou les sondes « Conductivity-Temperature-Depth » (CTD) ont permis la mesure indirecte de la salinité par mesure de la conductivité électrique de l'eau de mer. Par conséquent, une nouvelle définition pratique de la salinité fut établie en fonction de la conductivité électrique. La première définition basée sur ce principe est donnée par Cox, Culkin et Riley (1967) et se base sur la relation expérimentale entre la chlorinité et le ratio de la conductivité d'un échantillon d'eau standard :

$$S (\%) = -0.08996 + 28.29720 R + 12.80832 R^2 - 10.67869 R^3 + 5.98624 R^4 - 1.32311 R^5 \quad (3)$$

Où  $R$  correspond au ratio de la conductivité d'un échantillon d'eau de mer à 15°C à pression atmosphérique et dont la salinité dérive de l'équation (2) de la chlorinité et d'un échantillon de mer standard (Copenhague) ayant une salinité de 35, une température de 15°C et à pression atmosphérique.

En 1978, la « Joint Panel on Oceanographic Tables and Standards » (JPTOS) demande une redéfinition de la salinité. La définition officielle de la salinité, appelée Echelle de Salinité Pratique (PSU), est adoptée par l' « United Nations Educational, Scientific and Cultural Organization » (UNESCO), l' « International Council for the Exploration of the Sea » (ICES), le « Scientific Committee on Oceanic Research » (SCOR) et l' »International Association for the Physical Sciences of the Oceans » (IAPSO) qui définissent la salinité comme suit :

« La salinité pratique d'un échantillon d'eau de mer en fonction du rapport  $K$  de la conductivité électrique de cet échantillon d'eau de mer à 15°C et à la pression atmosphérique normale, et de celle d'une solution de chlorure de potassium dans laquelle la fraction en masse de KCl est 0,0324356 grammes, à la même température et même pression. Une valeur de  $K$  égale à 1 correspond par définition à une salinité pratique égale à 35 (sans unité). »

Cette définition fut convertie en une équation (Lewis, 1980) :

$$S=0,0080 - 0,1692K_{15}^{1/2} + 25,3853K_{15} + 14,0941K_{15}^{3/2} - 7,0261K_{15}^2 + 2,7081K_{15}^{5/2} \quad (4)$$

Où  $K_{15}$  correspond au ratio de la conductivité d'un échantillon à pression atmosphérique et une température de 15°C et d'un échantillon de solution standard de KCl à pression atmosphérique et une température de 15°C.

Il est à noter que cette définition comme les précédentes se base sur le principe selon lequel les proportions des différents sels sont constants dans les océans et mers du globe. Or cela n'est pas vrai pour toutes les eaux de mers. En effet, cette définition ne fonctionne pas pour mesurer des salinités dans les estuaires (Fofonoff ,1985), par exemple comme au niveau de la mer Baltique, dû notamment à l'apport important d'eau douce qui perturbe les proportions des différents sels.

#### 1.4.3. Salinité mondiale

Les océans sont composés de différentes masses d'eau. Celles-ci peuvent être classifiées en fonction de la profondeur. Trois grandes masses d'eau peuvent alors être définies (Emery, 1985) : Supérieure entre la surface et 500 mètres de profondeur, Intermédiaire entre 500 et 1500 mètres et Abyssales entre 1500 mètres et le fond. Si plusieurs masses d'eau existent, chacune possède des valeurs spécifiques pour les différents paramètres physico-chimiques.

Si l'on regarde au niveau de la salinité, les eaux supérieures montrent une plus grande variabilité que les couches inférieures dû notamment à des phénomènes tels que l'évaporation et les précipitations qui varient majoritairement en fonction de la latitude. De manière générale, la salinité de surface est en moyenne de 35 mais celle-ci varie plus largement entre 33 et 37. Malgré ces gammes restreintes, certains endroits sont caractérisés par des salinités bien différentes. En effet, la mer Baltique se caractérise par une des salinités les plus faibles (variation entre 8 et 20 de salinité) (Matthäus & Lass, 1994 ; Vuorinen & al., 1998) car plus de 30 fleuves sillonnant 9 pays différents s'y déversent. A l'opposé, la mer Rouge possède une salinité moyenne de 40.6 (Millero, 2006) car il s'agit d'une mer intracontinentale presque totalement fermée se trouvant dans une région aride soumise à une forte évaporation et à de faibles pluies.

En ce qui concerne les eaux intermédiaires, une variation est également visible en fonction de la latitude mais également en fonction de l'océan considéré. Malgré cela, les variations sont tout de même moins importantes que pour les eaux de surface (Sverdrup et al., 1942 ; Emery, 1985). Et pour finir, les eaux abyssales montrent des valeurs quasi constantes pour l'ensemble des océans avec des valeurs d'environ 34.5 de salinité (Emery, 1985).

A l'heure actuelle, la salinité est maintenue grâce à trois phénomènes importants : l'évaporation, les précipitations et l'apport en eau douce par les rivières. En ce qui concerne, la

stabilité des proportions, elle s'explique par le fait que l'évaporation ne se fait que sur l'eau alors que les sels restent en solution. Ceux-ci sont également en partie utilisés ou sédimentés mais cette fraction est remplacée par des apports d'eau tels que par les rivières érodant les roches continentales ou par les sources hydrothermales remontant des éléments de la lithosphère.

#### 1.4.4. Variations locales de la salinité

Comme mentionné dans le point précédent, les valeurs de salinité ne varient pas de manière importante dans les océans et les variations mondiales sont dues majoritairement au ratio du taux de précipitations et du taux d'évaporation.

Malgré la stabilité mondiale de la salinité, celle-ci peut varier fortement de manière locale sur une période plus ou moins longue, pouvant aller de quelques heures à plusieurs mois. Les variations locales de salinité sont dues à des phénomènes comme des épisodes de précipitations intenses provoquant l'augmentation des eaux de ruissellement vers les océans et une diminution de la salinité (Berkelmans et al. 1999 ; Van Woesik et al. 1995) ainsi qu'un apport important de nutriments. D'autres événements tels que les tempêtes tropicales, les ouragans ou la mousson provoquent également de telles situations. La salinité peut également augmenter en fonction de périodes de sécheresse importante ou de la désalinisation de l'eau de mer, dont les procédés sont en plein développement dans les pays arides afin de fournir un apport en eau douce à la population (Rothig et al. 2006 ; Chartrand et al. 2009 ; Roberts et al. 2010, Edge et al. 2013, Hédonin et al. 2015).

Plusieurs études ont montré l'étendue des variations de salinité provoquées par ces différents phénomènes. Cloud et al. (1952) montrent une diminution de la salinité à une valeur de 4 PSU dû à de fortes pluies aux niveaux des îles Gilbert dans l'Océan Pacifique, une diminution à 5,4 PSU pendant une période de 3 mois est observée sur les côtes sud de la Jamaïque après une apport important en eau douce sous forme de précipitations (Goodbody, 1961). En Floride, la zone formant le « Florida Bay » est soumise de manière régulière à des changements de salinité (Nuttall et al. 2000) provoquant, en fonction de la période de l'année, une diminution pouvant atteindre des valeurs extrêmes de 5 PSU lors de conditions hyposaline ou des valeurs hypersalines de plus de 37 PSU lors de périodes de sécheresse prolongée (Lirman et al. 2008 ; Manzello et Lirman 2003)

Le passage d'Ouragans provoque également des diminutions de salinité comme lors du passage de l'ouragan Flora en 1963 dans les Caraïbes (Goreau et al. 1964) où la salinité chute à 5-8PSU pendant 5 semaines, où lors du passage de cyclone sur la Grande Barrière de Corail en Australie provoquant une diminution de la salinité pendant des périodes pouvant s'étaler sur près de 3 semaines.

Les ruissellements provenant du continent sont également plus importants en prenant en compte le développement côtier et la diminution des protections naturelles du littoral provoquant une retenue moins importante des eaux (Wilkinson et al. 1999). Il a également été montré par des modèle tels que IPCC model que les périodes de mousson vont s'intensifier dans le futur (Cruz et al. 2007).

Les changements de salinité provoqués par l'ensemble de ces phénomènes occasionnent des dégâts importants dans les écosystèmes côtiers et proches des embouchures de grands fleuves (Crossland et al. 1928 ; Goreau et al. 1964 ; Coles et Jokiel 1993 ; Van Woesik 1995) tels que les récifs coralliens. Les effets sur les différentes espèces de coraux ont été assez peu étudiées et ont été, pour la plupart, les effets sur la photosynthèse de la zooxanthelle et sur la respiration de l'holobionte. Les réponses physiologiques ont montré que les effets des changements de la salinité étaient « espèces spécifiques ». *Stylophora pistillata*, espèce de scléractinaire très étudiée, montre une fragilité quant à la variation de ce paramètre (Loya et al. 2001 ; Kershwell et Jones 2003 ; Van Oppen 2005). En effet, Kershwell et Jones (2003) montrent une diminution de l'activité photosynthétique, déterminée par le mesure de la fluorescence émise par les symbiotes à l'aide d'un diving-PAM, accompagnée par une diminution de la densité de zooxanthelle après une exposition de 12h à 26 PSU. Ferrier-Pagès et al. (2003) observent une mortalité de 70% des boutures exposées à 40 PSU. Alors que d'autres espèces telles que *Psammocora stellata*, *Cyphastrea agassizi* et *Povona varians* survivent à une exposition de 4 mois à une salinité de 23 PSU (Edmondson 1928).

But

Dans ce travail, il est question d'étudier l'impact des changements de salinité sur l'espèce de scléractiniaire hermatypique *Seriatopora hystrix* (Dana, 1846) à court-terme. En effet, les changements de ce paramètre sont assez peu étudiés, alors que ce type de modifications environnementales sont fréquentes dans le milieu naturel.

Nous simulerons, de manière expérimentale, les variations de salinité observées à l'échelle locale telles qu'elles apparaissent fréquemment dans certaines parties du monde dues à l'augmentation des tempêtes tropicales ou au taux de précipitations menant à l'augmentation du ruissellement ayant un impact sur les récifs proches des embouchures. De même, nous simulerons expérimentalement le phénomène inverse dû, par exemple, à l'installation d'usines de dessalement sur les côtes de pays où la disponibilité en eau douce est faible. Nous nous focaliserons sur les effets sur l'écophysiologie du corail, qui sont encore mal connus.

Afin d'émettre les premières hypothèses sur l'impact de stress salins, des paramètres vitaux tels que la photosynthèse seront étudiés à l'aide de chambres respirométriques. Les effets de variation de salinité sur la croissance, l'assimilation des nutriments et le taux de calcification seront également quantifiés.

# Matériels et méthodes

### 3.1. Mésocosmes artificiels

Les mésocosmes utilisés dans le laboratoire d'Écologie numérique des Milieux aquatiques sont divisés en 2 structures distinctes mais similaires (A et B, duplcats). Dans le cadre de cette manipulation la structure utilisée est le mésocosme A (*Fig.8 et 9*). Celui-ci est composé de différentes parties tels que 3 aquariums de tailles différentes, un grand appelé A0 (500 litres) qui héberge les coraux en croissance et deux plus petits appelés bacs expérimentaux A1 et A2 (300 litres chacun), ainsi que de différents bacs permettant la filtration et le renouvellement de l'eau.

Les différents bacs contiennent une eau de mer synthétique, ayant une salinité moyenne de 35, et sont surmontés de sources lumineuses (Tubes fluorescente T5, 25 :75 bleue actinique 420nm 10000K trichromatique 39 Watts, Aqua Medic, Allemagne) ayant une intensité de rayonnement photosynthétique actif (« Photosynthetic Active radiation », abrégé en PAR) maximum de  $250 \mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ , mesurés à l'aide d'un Quantum-mètre (Quantum meter Mode MG-200, Apogee Logan UT, USA) à 15 cm de profondeur. En effet, l'intensité lumineuse est réglée de manière à simuler au mieux les conditions naturelles du milieu et par conséquent, l'intensité lumineuse augmente progressivement lors de l'allumage jusqu'à la valeur maximum, correspondant au zénith, et diminue progressivement avant la coupure des éclairages.

Les structures A1 et A2 sont connectées à des structures annexes, appelées refuges (80 litres chacun). Ces structures contiennent un substrat formé de squelettes de scléractiniaires concassés dans lequel s'ancrent des algues marines des genres *Halimeda* et *Caulerpa*. Les refuges sont également surmontés de sources lumineuses (tubes fluorescents T5) dont le cycle jour – nuit est inversé par rapport à celui présent dans les aquariums des mésocosmes. Cette inversion permet l'utilisation du dioxyde de carbone présent dans l'eau et la production d'oxygène par la photosynthèse des algues dans l'eau qui sera réinjectée dans les aquariums A1 et A2 et au terme du circuit dans l'aquarium A0.

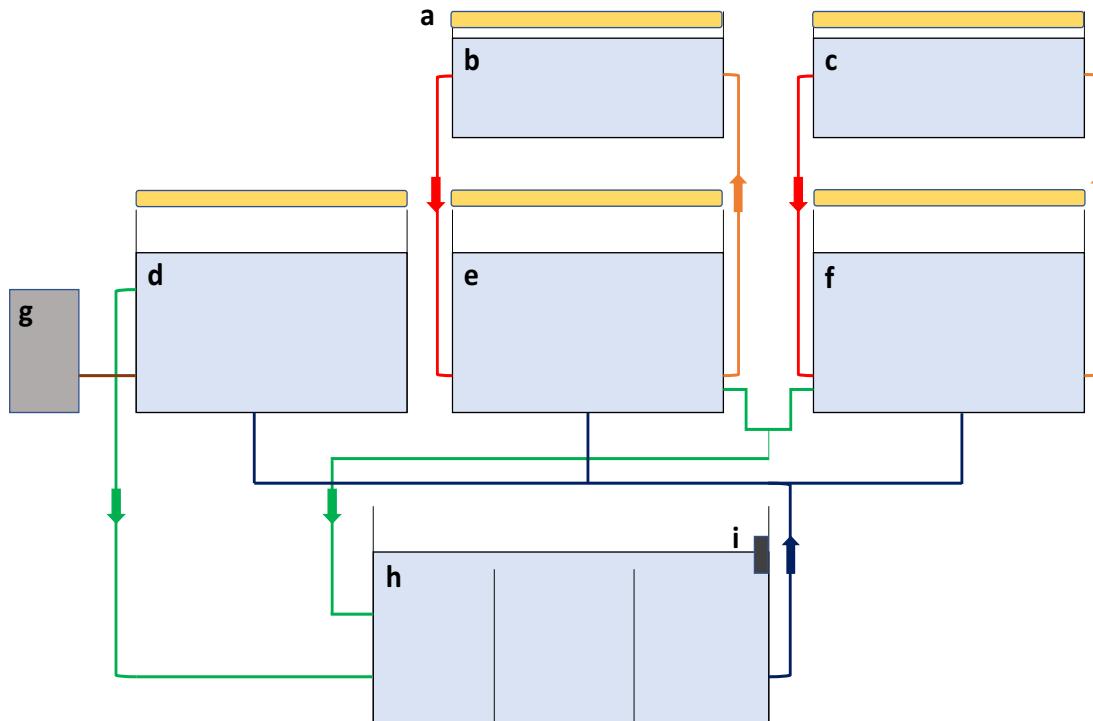


Figure 8 : Schéma représentant les installations composant le mésocosme A du laboratoire d'écologie numérique des milieux aquatiques. Les différentes structures représentées sont les suivantes : a. Eclairage ; b. c. Refuges 1 et 2 ; d. Bac A0 ; e. Bac A1 ; f. Bac A2 ; g. Eau osmosée ; h. Bac de décantation ; i. Détecteur de niveau d'eau

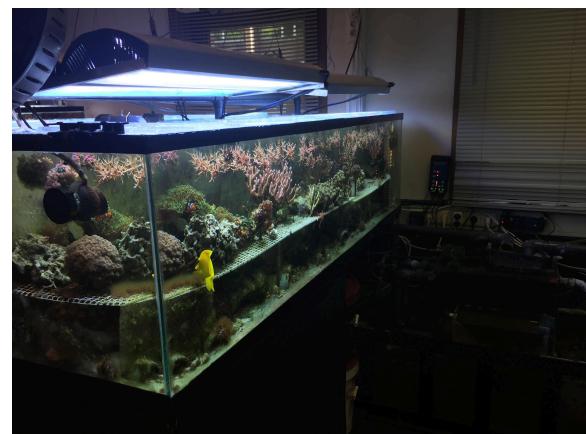
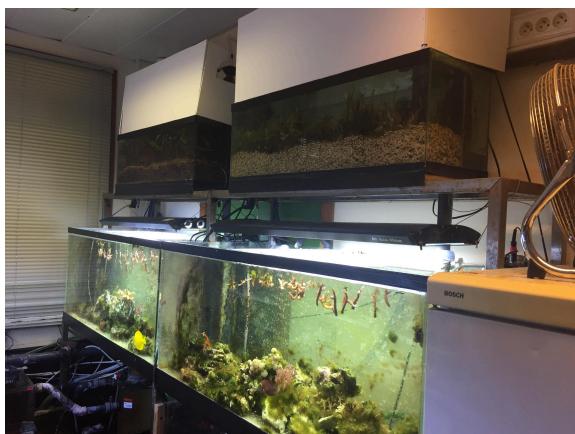


Figure 9 : Installation du mésocosme A. a. Bac expérimentaux A1 (à gauche) et A2 (à droite) surmontés par les refuges 1 et 2 ; b. Bac A0; c. Bac de décantation. (Photos : Georges Nadège)

Les 3 aquariums formant le mésocosme A sont reliés à un bac de décantation divisé en 3 parties afin de permettre une filtration mécanique grâce à une sédimentation entre chaque partie. Dans ce bac, des pierres dites « vivantes », des fragments de substrat corallien naturel transportés jusqu’au laboratoire avec des précautions similaires à celles pour le transport des coraux afin de préserver la flore, la faune, et les bactéries qu’elles contiennent, sont placées afin de permettre une filtration biologique de l’eau de mer. Notons que ce genre de pierres se retrouvent également dans les différents aquariums.

Pour finir, dans ce bac est également placé un écumeur (*Deltec AP850, Allemagne*) permettant de compléter la filtration de l’eau provenant des mésocosmes en retenant les molécules organiques amphiphiles sous forme d’écume grâce à l’injection de fines bulles dans l’eau de mer. Au terme de ce circuit de décantation, l’eau de mer ainsi filtrée est réinjectée dans les différents aquariums du mésocosme A grâce à des pompes de remontée (*Eheim 1250, Allemagne*) ayant un débit maximum de 1200 L.min<sup>-1</sup>.

Les paramètres de l’eau de mer, tels que la température (IKS Module température, Allemagne) et le pH (*DJ115, VWR, USA*) sont contrôlés en continu afin d’obtenir la meilleure stabilité possible. Les sondes utilisées sont reliées à un dispositif IKS (*Aquastar, Allemagne*), réglant également les éclairages, lui-même connecté à un ordinateur enregistrant les données toutes les 20 secondes. La température est maintenue à une valeur de 25°C de jour, grâce à des ventilateurs qui augmentent l’évaporation, et donc indirectement, refroidissent la surface de l’eau lorsque les valeurs deviennent trop importantes. Durant la nuit, l’extinction des éclairages provoque une diminution de 2-3 degrés. La salinité est stabilisée grâce à l’ajout d’eau osmosée pour compenser l’évaporation. Un détecteur de niveau de l’eau (*Tunze osmolator universal 3155, Allemagne*), placé dans le bac de décantation, contrôle cet ajout d’eau douce automatiquement. Enfin, l’alcalinité de l’eau de mer est maintenue à un niveau stable par injection de carbonate et bicarbonate dans le milieu par un réacteur à calcaire (*Aquamedic KR1000, Allemagne*).

Les mésocosmes du laboratoire représentent le plus fidèlement possible les conditions physico-chimiques du récif de La Saline au niveau du grand lagon de l’île de la Réunion. Afin de récréer au mieux cet écosystème, l’ensemble des bacs renferment des organismes choisis spécifiquement pour permettre de réguler les paramètres physico-chimiques de l’eau. Le bac

principal A0 contient diverses espèces de scléractiniaires hermatypiques (*Seriatopora hystrix*, *Acropora millepora*, *Stylophora pistilata*) et de coraux mous (*Xenia sp.*, *Sarcophyton*, *Bryorium*, ..) ainsi que d'autres espèces animales ayant un rôle défini dans l'écosystème tels que les poissons chirurgiens (*Zebrasoma veliferum*, *Zebrasoma flavescens*,..), des oursins (*Tripneustes gratilla*) ou des Bernard l'Hermite (*Trizopagurus strigatus*), qui sont des espèces algivores, jouent un rôle dans l'élimination des algues, d'autres espèces ont un rôle de dégradation de la matière organique (détritivore) c'est notamment le cas de crevettes (*Lysmata debelius*, *Lysmata ambionensis*). D'autres espèces de poissons peuplent également les aquariums tels que des poissons clowns (*Amphiprion ocellaris*) vivant en symbiose avec des anémones, des gobies jaunes (*Gobiodon okinawae*), des apogons (*Pterapogon kauderni*). En ce qui concerne les bacs expérimentaux, ceux-ci possèdent une diversité moins importante due à la possibilité de changements de conditions du milieu lors d'expériences dans le laboratoire Pour finir, l'hydrodynamisme du milieu est récréé grâce à des pompes de brassages. Deux pompes (*Tunze Stream 6125, Allemagne*) sont présentes dans le bac A0 et fonctionnent en alternance tandis qu'une pompe de brassage (*Tunze Turbelle Stream 6101, Allemagne*) est présente dans les bacs expérimentaux. Ces pompes sont reliées à un contrôleur simulant le va et vient du courant dû à la houle présente dans le lagon.

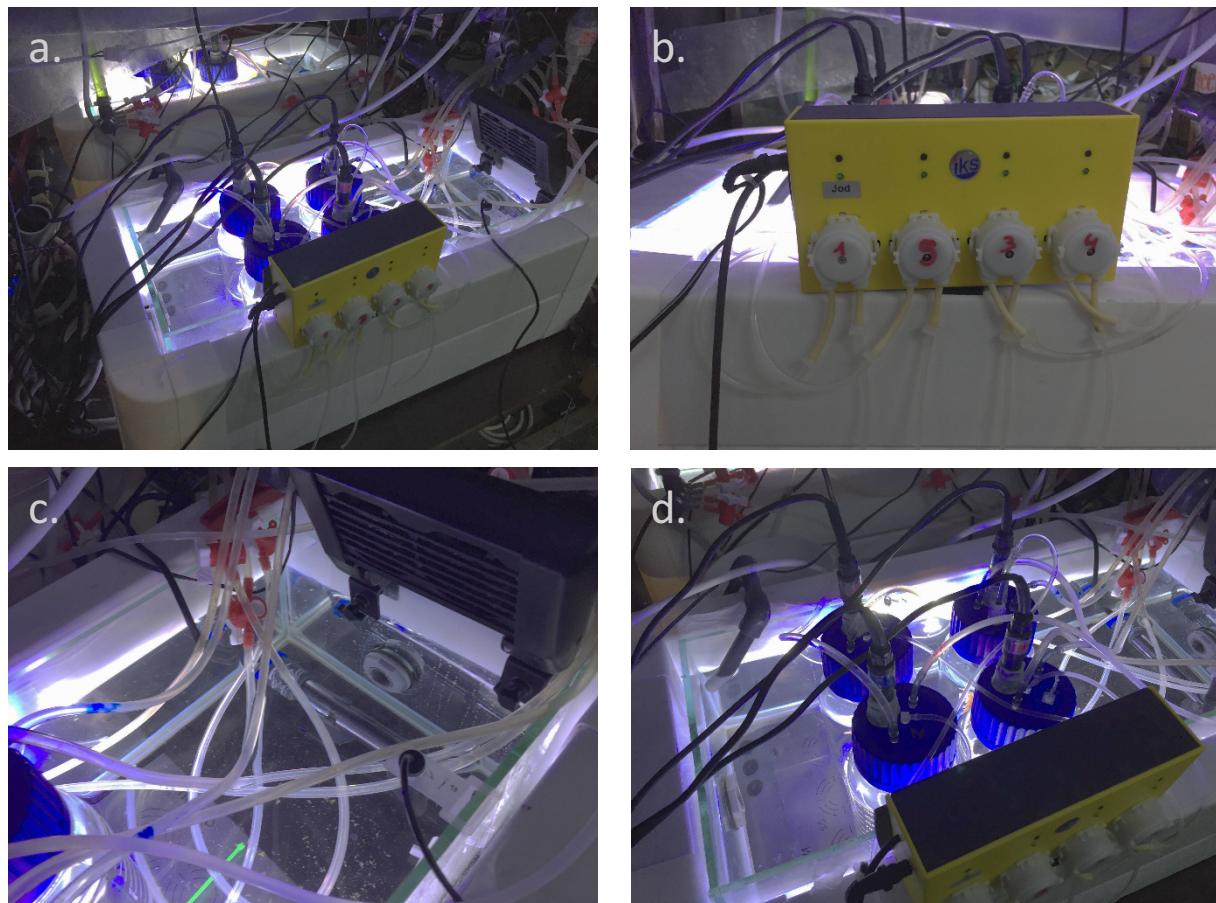
### 3.2. Dispositif expérimental

#### 3.2.1. Respiromètres

Le dispositif expérimental mis au point a pour but d'effectuer les expériences dans des conditions contrôlées afin de mesurer différents paramètres écophysiologiques. Le dispositif est composé comme suit (*Figs.10 et 11*) :

Une série de respiromètres sont placés dans le même bain-marie, les parois du bain-marie sont en verre pour permettre à la lumière issue de lampes LED d'une intensité de PAR de  $200 - 300 \mu\text{mol} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  d'atteindre les respiromètres par les côtés. L'intensité lumineuse est réglée sur un cycle jour-nuit de 12h. Chaque respiromètre est équipé d'une puce magnétique pour l'agitation, réglée à une vitesse de  $200 \text{ tours} \cdot \text{min}^{-1}$ . La température dans le bain-marie est réglée à  $25,5 \pm 0,5^\circ\text{C}$ .

Chaque respiromètre possède une capacité de 1,3L, (*Figs. 10 et 11*) et contient une bouture de *S. hystrix*. Le respiromètre est refermé à l'aide d'un bouchon muni d'une entrée d'eau, d'une sortie d'eau (débit de renouvellement de l'eau réglé entre 280 et 300mL.min<sup>-1</sup> de manière intermittente, (c'est-à-dire que le renouvellement est interrompu régulièrement pendant une période déterminée pour effectuer les mesures en respiromètre clos, soit durant 1h toutes les 2h dans le cas présent), et d'une sonde à oxygène de type Clark (*InLab 605 ISMDO, Metler-Toledo, Suisse*). Cette sonde à oxygène est reliée à un oxymètre (*IKS Aquastar, Allemagne*) permettant un enregistrement en continu de la concentration en oxygène dissous. Enfin, une seconde sortie d'eau, fermée la plupart du temps, permet de prélever un échantillon d'eau directement dans le respiromètre sans devoir l'ouvrir ou interrompre les mesures. Cette dernière sortie est reliée à des pompes péristaltiques pour les prélèvements (*Fig. 10b*)



*Figure 10 : Installation des respiromètres. A. Vue générale de l'installation ; b. Pompe péristaltique ; c. Résistance chauffante et ventilateur ; d. Vue des bouchons des respiromètres avec leurs différentes structures connectées (Photos : Georges Nadège)*

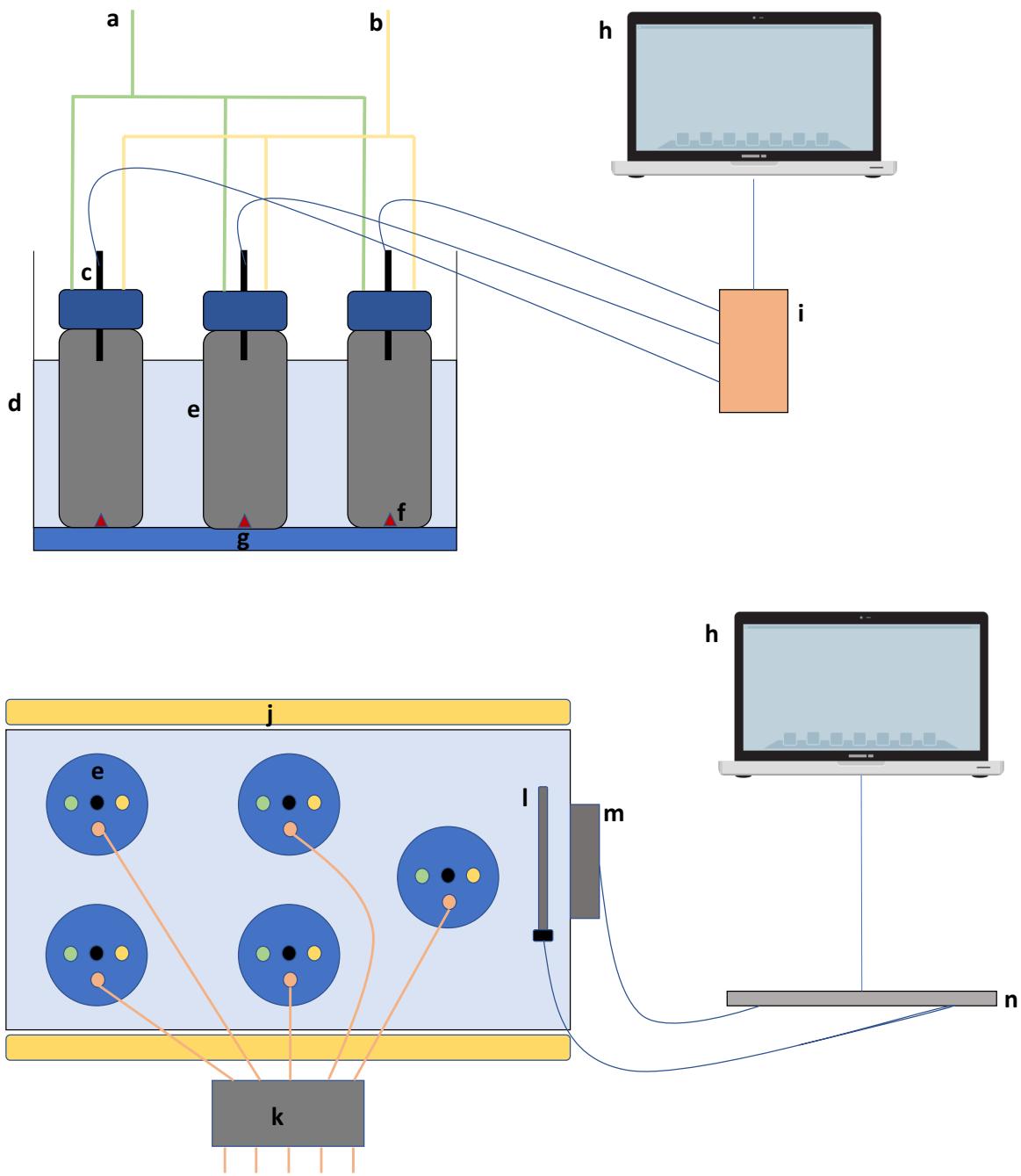


Figure 11 : Schéma des installations des respiromètres sous différentes vues. Les différentes structures représentées sont les suivantes : a. Entrée d'eau ; b. Sortie d'eau ; c. Sonde à oxygène de type Clark ; b. Bain-marie ; e. Respiromètres ; f. Puce agitatrice ; g. Plaque magnétique ; h. PC ; i. Oxymètre ; j. Eclairage LED ; k. Pompe péristaltique ; l. Résistance chauffante ; m. Ventilateur

### 3.2.2. Test des respiromètres

Pour cette première manipulation, tous les respiromètres reçoivent de l'eau provenant du bac A0 avec une salinité moyenne de  $35,2 \pm 0,2$  ( $n = 29$ ). Le bon fonctionnement du dispositif, ainsi que l'étude de la variabilité inter-respiromètres est ici mesurée pour des conditions identiques.

### 3.2.3. Effet de l'hypo- et hypersalinité

Pour cette seconde manipulation, les bacs expérimentaux A1 et A2 ont été isolés du bac A0 (*Fig.6*) afin de permettre les changements de salinité nécessaires à l'expérience d'hypo- et hypersalinité.

Cette manipulation se divise en plusieurs grandes étapes (*Fig.12*). La première étape consiste en une période d'acclimatation après le bouturage (méthode expliquée dans le point 3.3) afin de suivre la croissance des boutures avant leurs utilisations dans l'expérience. Cette période s'est étalée sur 29 jours. La seconde étape débute avec le changement de salinité dans les bacs expérimentaux A1 et A2. La salinité est diminuée dans le bac A1 jusqu'à une salinité de 28, et correspond à la condition « hyposaline », alors que la salinité est augmentée dans le bac A2 jusqu'à une salinité de 42, correspondant à la condition « hypersaline ». Les boutures sont maintenues dans ces conditions de salinité pendant 7 jours. Les 3 premiers jours s'effectuent dans les bacs expérimentaux où les boutures y restent suspendues alors que les 3 jours suivants, celles-ci sont placées dans les respiromètres (trois respiromètres reçoivent de l'eau provenant du bac expérimental A1, trois autres du bac expérimental A2 et deux, enfin, du bac A0). Au terme de cette semaine de changement de salinité, les salinités des bacs expérimentaux sont modifiées afin de revenir à la valeur contrôle de 35 PSU. Les boutures restent dans ces conditions contrôlées pour la dernière phase de l'expérience correspondant à la phase de récupération d'une durée de 4 semaines.

Lors de l'expérience, différents paramètres sont étudiés et suivis. Ceux-ci sont détaillés dans les points suivants.

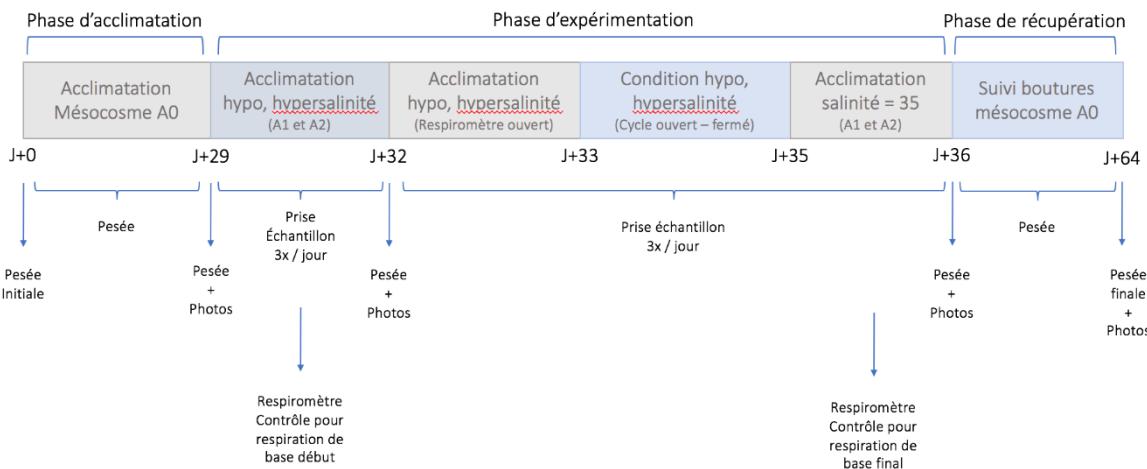


Figure 12 : Ligne du temps des différentes phases de l'expérience d'hypo et d'hypersalinité

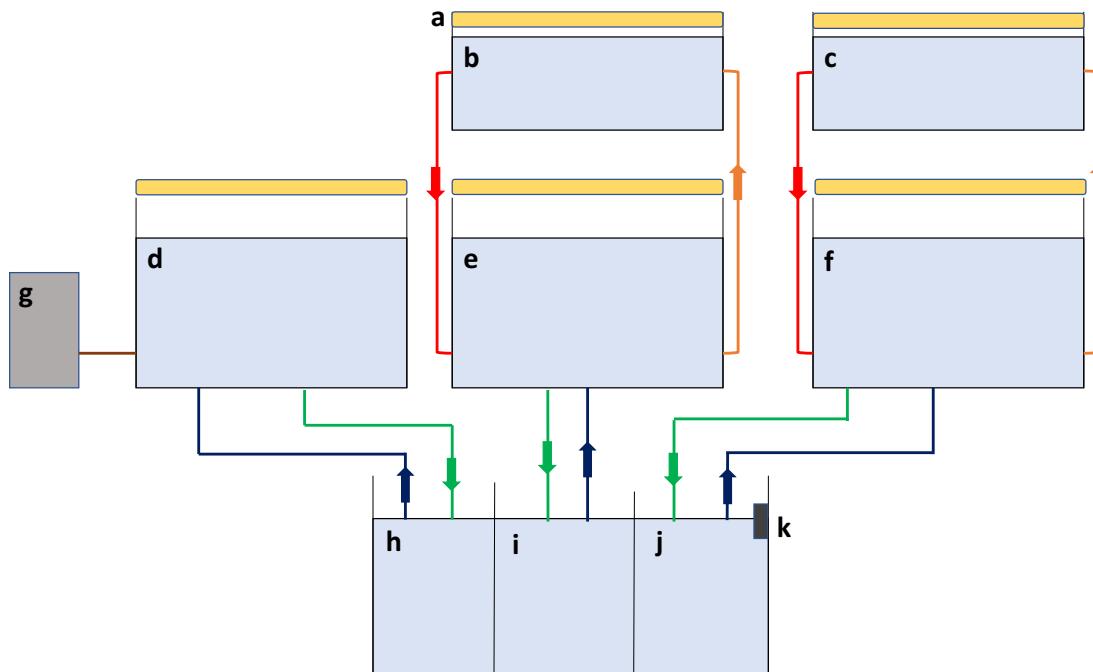


Figure 13 : Schéma des installations composant le mésocosme A modifié lors de l'expérience d'hypo et d'hypersalinité. Les différentes structures représentées sont les suivantes : a. Eclairage ; b. c. Refuges 1 et 2 ; d. Bac A0 correspond à la condition contrôle ( $S=3$ ) ; e. Bac A1 correspond à la condition hyposaline ( $S=28$ ) ; f. Bac A2 correspondant à la condition hypersaline ( $S=42$ ) ; g. Eau osmosée ; h. Bac de décantation du bac A0 ; i. Bac de décantation du bac A1 ; j. Bac de décantation du bac A2 ; k. Détecteur de niveau d'eau

### 3.3. Bouturage des colonies de *S. hystrix*

Les boutures sont réalisées par fragmentation à l'aide d'une pince coupante sur des colonies disponibles dans les mésocosmes, initialement issues elles-mêmes de la fragmentation d'une unique colonie de départ. Le bouturage est réalisé de telle façon que chacune possède un poids immergé initial compris entre 1,5g et 2g. Les boutures sont attachées à un fil de nylon qui permet de les suspendre dans le bac ou dans le respiromètre (les tissus n'étant pas en contact avec un substrat solide, ce qui pourrait les endommager). Cela facilite aussi les pesées en immersion (technique décrite dans le point 3.4 ci-dessous).

### 3.4. Poids immergé et squelettique

La masse des boutures utilisées lors de ce mémoire est mesurée de manière régulière afin de suivre leur croissance pondérale au cours du temps. Pour cela, chaque bouture est pesée en immersion dans l'eau de mer afin d'éviter un stress inutile qu'engendrerait une pesée hors de l'eau. La balance (*Sartorius LE823P, Allemagne*) utilisée est munie d'un crochet permettant de suspendre la bouture par son fil de nylon dans un récipient rempli de la même eau de mer d'où provient la bouture (*Fig.14*). De plus, la salinité et la température de l'eau sont mesurées (*salinomètre WTW Cond 340i, Allemagne*) afin de déterminer précisément la densité de l'eau de mer utilisée lors de la pesée.



Figure 14 : Technique de mesure du poids immergé d'une bouture de *S. hystrix* (Photo : Georges Nadège)

Le poids squelettique des boutures est déterminé à partir de la mesure de poids immergé, de la densité du squelette en aragonite et de la densité de l'eau de mer utilisée pour celle-ci. Dans un premier temps, la densité de l'eau de mer est déterminée par l'équation d'état de l'eau de mer à l'aide des mesures de températures et de salinité. Dans un second temps, le poids squelettique est déterminé à l'aide l'équation suivante (Jokiel et al. 1978) :

$$(5) \quad P_{\text{squelettique}} = \frac{P_{\text{immergé}}}{\frac{1 - \varphi_{\text{eau}}}{\varphi_{\text{squelette}}}}$$

Où  $P_{\text{immergé}}$  correspond au poids immergé de la bouture considérée,  $\varphi_{\text{eau}}$  correspond à la densité de l'eau de mer calculée, grâce aux données de salinité et de température, par l'intermédiaire de l'équation d'état de l'eau de mer et  $\varphi_{\text{squelette}}$  correspond à la densité de l'aragonite formant le squelette de la bouture.

La détermination du poids squelettique a une importance primordiale dans le cadre des expériences de salinité effectuées dans ce mémoire. En effet, la densité de l'eau est directement liée à température et la salinité et ce dernier paramètre variera fortement lors de la phase expérimentale. Cette conversion permettra donc de standardiser les poids immersés et donc d'avoir des mesures comparables dans le temps.

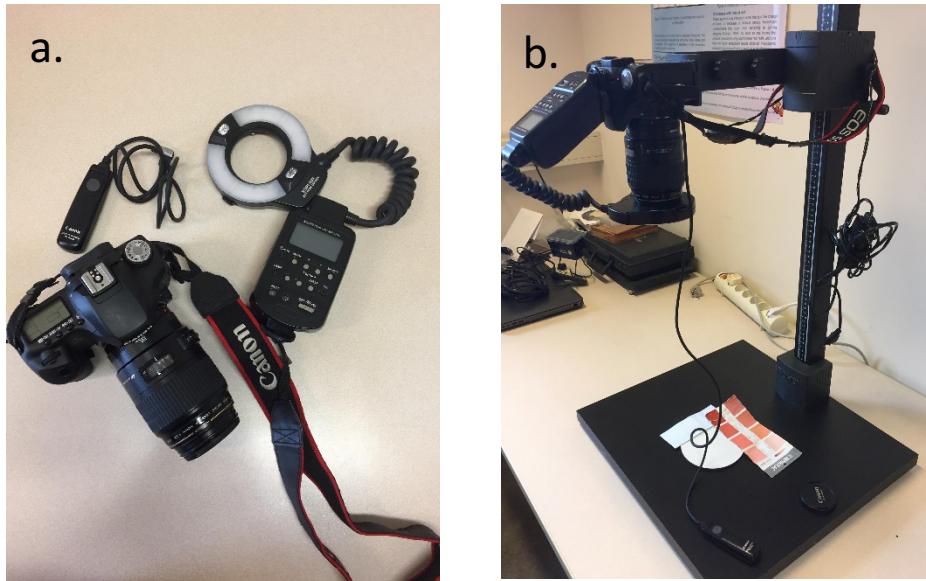
### 3.5. Couleur des boutures

La coloration d'un corail scléractiniaire zooxanthellate est due à trois composantes : (1) un squelette blanc et des tissus transparents donnant une coloration de base blanche., (2) les pigments photosynthétiques des zooxanthelles colorent la colonie en brun, et enfin, les pigments protecteurs (contre les U.V. et la lumière trop intense, notamment), constitués de GFP (« Green Fluorescent Proteins », et d'autres molécules) donnent une teinte différente. Pour *S. hystrix*, le résultat est une couleur crème ou rose plus ou moins forte, selon l'origine génétique de la colonie. Dans notre cas, il s'agit de colonies roses. Les changements de couleur sont donc des excellents indicateurs de changements physiologiques du corail et/ou des zooxanthelles, avec le blanchissement comme événement extrême, lorsque le corail expulse toutes ou la majorité de ses zooxanthelles en situation de stress.

Afin de quantifier l'état des boutures sur base de leur coloration, elles sont photographiées de manière régulière sous le même éclairage et en présence d'une charte colorée de référence afin d'observer d'éventuels changements de coloration.

Le matériel utilisé (*Fig.15*) est un appareil photographique reflex numérique Canon EOS 50D muni d'un objectif Canon EF 100mm f/2.8 Macro USM. Afin d'avoir une luminosité uniforme sur l'image, un flash circulaire (*Canon Macro Ring Lite MR-14EX*) est placé autour de l'objectif. De plus, pour éviter les flous de bougé lors de la prise de photo, un déclencheur à distance est utilisé.

La bouture à photographier est placée sur un fond blanc mat, muni d'une échelle millimétrée, d'une échelle de couleur et d'un numéro permettant son identification.



*Figure 15 : Matériel utilisé dans le cadre de la prise de photo des boutures utilisées tout au long de l'expérience. a. Appareil photo Canon EOS 50D, Flash circulaire Lite MR14-EX et déclencheur à distance ; b. Photo de l'installation permettant de prendre les photos (Photos : Georges Nadège)*

### 3.6. Paramètres physico-chimiques

Les paramètres physico-chimiques mesurés dans l'eau de mer sont le pH total, mesuré à l'aide d'un pH-mètre (*Metrohm 826 pH mobile, Suisse* ; *Fig.16.c*) calibré à l'aide de tampons TRIS-AMP, la concentration en oxygène dissous à l'aide d'un oxymètre (*WTW pH/Oxi 340i, Allemagne* ; *Fig. 16.a*), la salinité et la température à l'aide d'un salinomètre (*WTW Cond 340i, Allemagne* ; *Fig.16.b*) ainsi que l'alcalinité et les nutriments, dont les techniques d'analyses sont expliquées dans la suite de ce paragraphe. L'ensemble de ces paramètres sont mesurés 3 fois par jour : avant l'allumage des éclairages, à la mi-journée et avant l'extinction des éclairages.

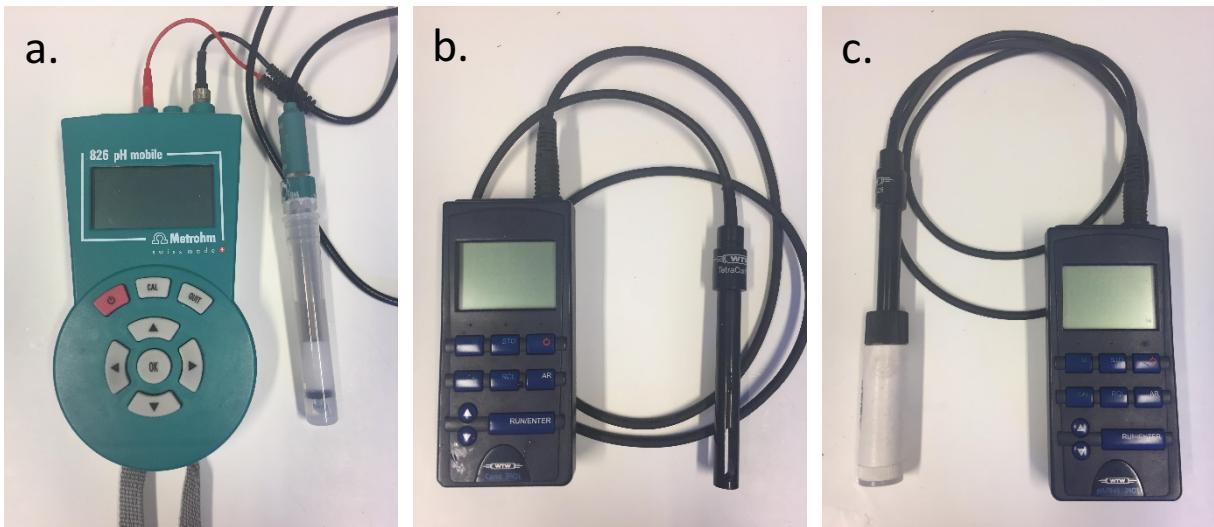


Figure 16 : Appareils utilisés pour la mesure des paramètres physico-chimiques. a. pH-mètre; b. Salinomètre; c. Oxymètre (Photos : Georges Nadège)

### 3.6.1. Alcalinité

L'alcalinité est déterminée sur des échantillons d'eau mer (50mL conservés à 4°C) grâce à une titration par la méthode de Dickson (Dickson, 2007) à l'aide d'une solution d'acide chlorhydrique (25 mmol. L<sup>-1</sup>). La titration se fait de manière automatique grâce à une burette ainsi qu'un pH-mètre relié à un ordinateur contrôlant le système de manière informatique (logiciel propre au laboratoire écrit en R). Cette fonction tient compte de paramètres tels que le poids, en grammes, de l'échantillon d'eau de mer utilisé ainsi que sa salinité.

Par la suite, l'alcalinité est utilisée pour calculer le taux de calcification à l'aide de la formule suivante (Smith et Key, 1975) :

$$(6) \quad \frac{(AT_f - AT_i)}{2} / P_{sq}$$

Où  $AT_f$  correspond à l'alcalinité en fin de cycle fermé,  $AT_i$  correspond à l'alcalinité en début de cycle ferme,  $P_{sq}$  correspond au poids squelettique de la bouture, 2 correspond au nombre de moles de bicarbonate nécessaire pour former une mole de carbonate de calcium.

### 3.6.2. Nutriments

Les nutriments sont dosés (échantillons de 15mL en duplicités conservés à 4°C) à l'aide d'un auto-analyseur (*SEAL analytical Inc., AutoAnalyzer 3 High Resolution*). Les nutriments dosés sont de deux types : les ions inorganiques comprenant les orthophosphates ( $\text{PO}_4^{3-}$ ), les nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ), les nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ) et les ions ammoniums ( $\text{NH}_4^+$ ) et les ions organiques comprenant l'azote dissous total et le phosphore dissous total. L'ensemble de ces nutriments sont dosés par des méthodes colorimétriques.

Les orthophosphates sont dosés à l'aide d'une réaction basée sur l'interaction de ces ions avec le molybdate. En effet, en milieu acidifié, les phosphates forment, en présence du molybdate, du phosphomolybdate pouvant être réduit à l'aide d'acide ascorbique. La réduction de ce complexe produit du bleu de phosphomolybdène dosé au spectrophotomètre à 880 nm.

Les nitrates et les nitrites sont dosés par un procédé semblable ne différant que d'une étape. Les nitrates sont dosés de façon indirecte par réduction de ceux-ci en nitrites au niveau d'une colonne cadmium. Cette étape n'apparaît pas dans le dosage des nitrites. Le dosage des ions nitrites, directement présents ou réduits à partir des nitrates, se fait sur base de leurs réactions avec le sulfanilamide (Grasshoff et al., 2009) et par mesure de l'absorbance de la solution à 540 nm.

Les ions ammoniums, appellation représentant les deux formes ammoniacales présentes dans l'eau de mer ( $\text{NH}_4^+$  et  $\text{NH}_3$ ), sont dosés sur base de la méthode de Berthelot, dite au bleu d'indophénol, ayant été adaptée pour des échantillons d'eau de mer (Solorzano, 1969; Koroleff, 1969). Le principe de cette méthode consiste en la transformation des ions en chloramine, par ajout de chlore en milieu basique, qui réagiront par la suite avec deux molécules de phénol. La solution finale est ensuite passée dans le spectrophotomètre à une longueur d'ondes de 630nm.

En ce qui concerne les nutriments organiques, l'azote total dissous représente l'ensemble des formes minérale et organique dissoutes de l'azote présent dans l'eau de mer. Cet azote total est dosé après oxydation de la matière organique en nitrates à l'aide de persulfate en milieu basique et en utilisant un digesteur en ligne intégré dans l'autoanalyseur.

Les produits oxydés obtenus seront ensuite dosés en utilisant la technique décrite précédemment pour le dosage des nitrates. L'obtention des concentrations en azote organique sont au final obtenus par simple calcul à l'aide la formule suivante :

$$(7) \quad [NOD] = [NTD] - [NO_3^-] - [NO_2^-] - [NH_4^+]$$

Où  $NOD$  correspond à l'azote organique dissous,  $NTD$  correspond à l'azote totale dissous,  $NO_3^-$  correspond au ions nitrates,  $NO_2^-$  correspond aux ions nitrites et  $NH_4^+$  correspond aux ions ammonium

Pour finir, le phosphore organique est également composé des parts minérale et organique de cet élément dans l'eau de mer. Le dosage s'effectue en deux grandes étapes : la première correspondant à une oxydation par des ultra-violets de faibles intensité et l'ajout d'eau oxygénée ( $H_2O_2$ ) jouant un rôle d'activateur et la seconde étape correspond à un dosage en utilisant la méthode décrite précédemment pour les orthophosphates en ajoutant de l'acide ascorbique afin de neutraliser l'eau oxygénée utilisée dans l'étape précédente. La concentration en phosphore organique est également obtenue par une équation du même type que pour l'azote organique :

$$(8) \quad [POD] = [PTD] - [PO_4^{3-}]$$

Où  $POD$  correspond au phosphore organique dissous,  $PTD$  correspond au phosphore total dissous,  $PO_4^{3-}$  correspond aux orthophosphates

Pour l'ensemble des analyses des courbes étalons sont réalisées à l'aide de concentrations précises en nutriments et d'un témoin représenté par de l'eau ultrapure.

En ce qui concerne l'analyse des résultats obtenus, l'assimilation des nutriments est calculée en normalisant pour le poids des boutures à l'aide de la formule suivante :

$$(9) \quad \frac{[Nut_f] - [Nut_i]}{P_{sq}}$$

Où  $Nut_f$  correspond à la concentration en nutriments en fin de phase fermée,  $Nut_i$  correspond à la concentration en nutriments en début de phase fermée et  $P_{sq}$  correspond au poids squelettique de la bouture

### 3.7. Paramètres écophysiologiques

Les paramètres écophysiologiques monitorés sur les boutures dans le cadre de ce projet sont la respiration et la photosynthèse. La respiration et la photosynthèse nette des boutures sont mesurées grâce aux respiromètres et à une analyse des données dans R de la manière suivante :

Tout d'abord, les sondes à oxygène sont calibrées avant leur utilisation dans les respiromètres et des données d'oxygène sont prises indépendamment à l'aide d'un oxymètre (*pH/Oxi 340i, WTW, Germany*) en début et fin d'expérience afin de pouvoir déterminer la déviation des sondes reliées à l'IKS afin d'être le plus précis possible. Le calcul de déviation se fait par l'intermédiaire d'une fonction dans le programme R.

Une fois les données d'oxygène dissous recalculées en tenant compte de la déviation, ces données sont mises sous forme de graphique de la concentration en oxygène dissous en fonction du temps afin de pouvoir calculer la consommation et/ou la production d'oxygène durant les cycles fermés en séparant les périodes de jour et de nuit. Le calcul de la respiration se fait de la manière suivante : le début et la fin de chaque cycle fermé sont sélectionnés sur le graphique, mentionné précédemment, en distinguant les périodes de jour et de nuit. Chaque couple de valeurs, représentant un cycle fermé, est ensuite mis sous forme de graphique de la concentration en oxygène en fonction du temps afin d'effectuer une régression linéaire dont le coefficient servira ensuite dans le calcul de la respiration par la formule suivante :

$$(10) \quad R = \text{coeff}_{regr} \times 3600 \times V_{respi}$$

Où  $R$  correspond à la respiration/photosynthèse nette,  $\text{coeff}_{reg}$  correspond au coefficient de régression et  $V_{respi}$  correspond au volume d'eau dans le respiromètre (1.3L)

La valeur de respiration ainsi obtenue se verra soustraire la valeur de respiration de base. La respiration de base est calculée de la même manière mais grâce à des données d'oxygène dissous mesurées dans des respiromètres dépourvus de boutures afin de déterminer la respiration des microorganismes présents dans l'eau de mer.

Pour finir, la valeur de respiration de la bouture est normalisée grâce à la valeur de poids squelettique de celle-ci afin d'obtenir une valeur de respiration par grammes de boutures.

L'ensemble des cycles utilisés pour chaque période, jour ou nuit, est ensuite utilisé pour calculer la valeur moyenne de respiration ainsi que l'écart-type.

### 3.8. Croissance des boutures

La croissance squelettique des boutures est calculée grâce aux mesures de poids immersés (Point 4), converties en poids de squelette, et grâce à la formule suivante :

$$(11) \quad \frac{\left(\frac{t_1 - t_0}{t_0}\right) \times 100}{t}$$

Où  $t_0$  correspond au poids squelettique initial,  $t_1$  correspond au poids squelettique lors de la pesée suivante et  $t$  correspond au nombre de jours entre les deux mesures de poids squelettique.

### 3.9. Analyse statistique

Les analyses des résultats obtenus sont obtenues par le programme R à l'aide de l'interface Rstudio (Version 1.0.153).

Les tests d'hypothèses effectués dans la majorité des cas correspondent à des analyses de variances à l'aide du test paramétrique de l'ANOVA ou de son homologue non paramétrique, le test de Kruskall-Wallis lorsque les conditions d'application ne sont pas respectées.

Lorsque les résultats des tests d'hypothèse le demandaient, des tests de comparaisons multiples ont été effectués. Dans le cas de l'ANOVA, le test de comparaison multiple utilisé est le test de Tukey et dans le cas du test de Kruskall-Wallis, il s'agit du test de Dunnet ou de Pairwise Wilcoxon Test avec correction de Holm (Millot ,2018). Dans certains cas, des tests de Student ont été effectués lors de comparaisons deux à deux.

# Résultats

## 4.1. Paramètres physico-chimiques

### 4.1.1. Salinité

Les variations de salinité au cours de l'expérience n'ont lieu que lors du démarrage et de l'arrêt de l'expérience. Ces changements ont été effectués sur une durée de 6 heures. Dans l'aquarium hypersalin, une salinité de  $41,7 \pm 0,2$  ( $n = 16$ ) est obtenue avec l'ajout d'eau de mer sursalée alors que l'aquarium hyposalin atteint une salinité de  $27,9 \pm 0,5$  ( $n = 16$ ) avec l'ajout d'eau osmosée. Les ajouts ont été réalisés progressivement en contrôlant après chaque ajout la valeur de salinité afin de ne pas dépasser les valeurs expérimentales souhaitées. Lors du retour à la salinité initiale de 35 dans les bacs expérimentaux, le système de connections entre les différentes parties du mésocosme A est rétabli afin de permettre une communication des eaux entre les 3 bacs et ainsi revenir progressivement à une salinité homogène dans l'entièreté du mésocosme A.

Au cours de l'expérience, la salinité est restée stable (Fig.17) avec des variations d'une ou deux unités dues à l'évaporation de l'eau mais ont été compensées par ajout d'eau osmosée dans le système.

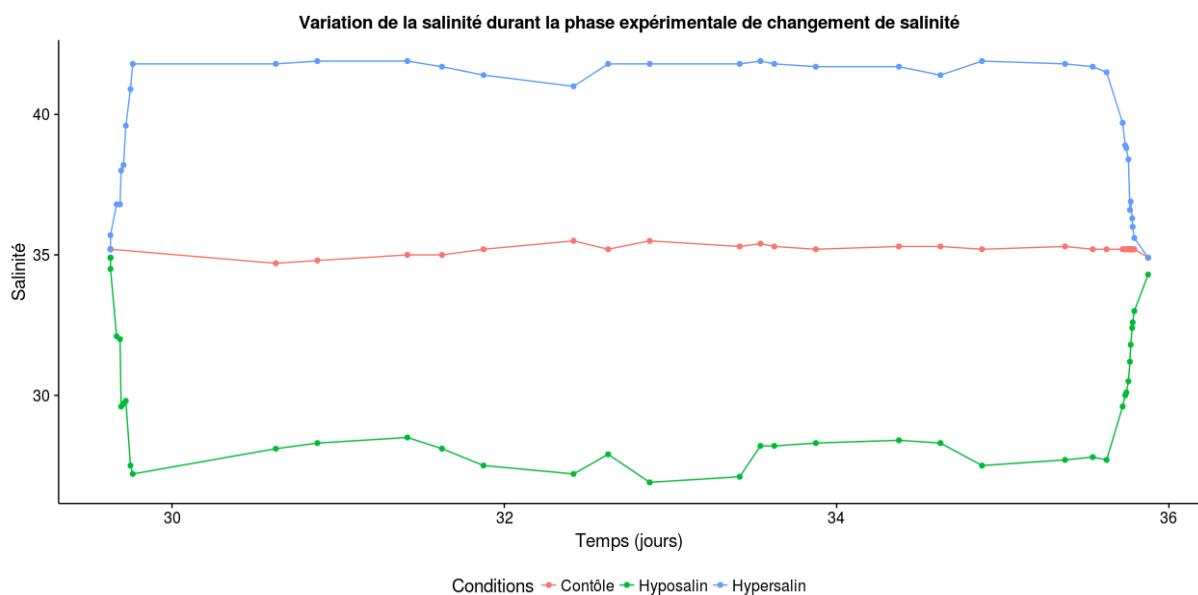
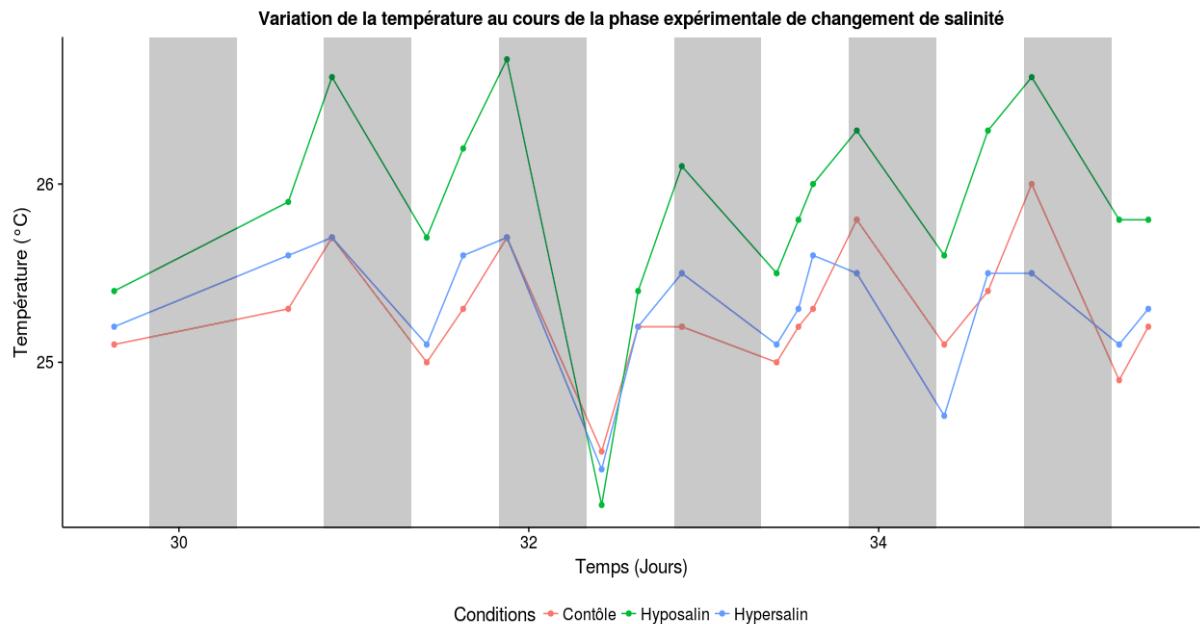


Figure 17 : Variation de la salinité au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert)

#### 4.1.2. Température

Au cours de l'expérience, les températures présentent une variation journalière avec une augmentation de jour et une diminution de nuit (*Fig 18*). Il est à noter que les variations de température sont plus importantes dans le bac expérimental hyposalin que dans les deux autres bacs (*Tableau 2*).



*Figure 18 : Variation de la température au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises représentent les périodes de nuit.*

Condition	T max (°C)	T min (°C)
Contrôle	26,0	24,5
Hyposalin	26,7	24,2
Hypersalin	26,3	24,4

*Tableau 2 : Températures minimale et maximale rencontrées dans les différents bacs au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité*

#### 4.1.3. pH

Les variations de pH total au sein des différents bacs se produisent entre le jour et la nuit. En effet, comme le montre la Fig. 19, la valeur de pH total augmente lorsque les éclairages sont allumés et diminue lorsque ceux-ci sont éteints, montrant une variation diurne de ce paramètre.

Les variations de jour et de nuit suivent les mêmes tendances entre le bac contrôle et le bac hyposalin. En ce qui concerne le bac hypersalin, les variations entre le jour et la nuit sont moins importantes que pour les deux autres conditions.

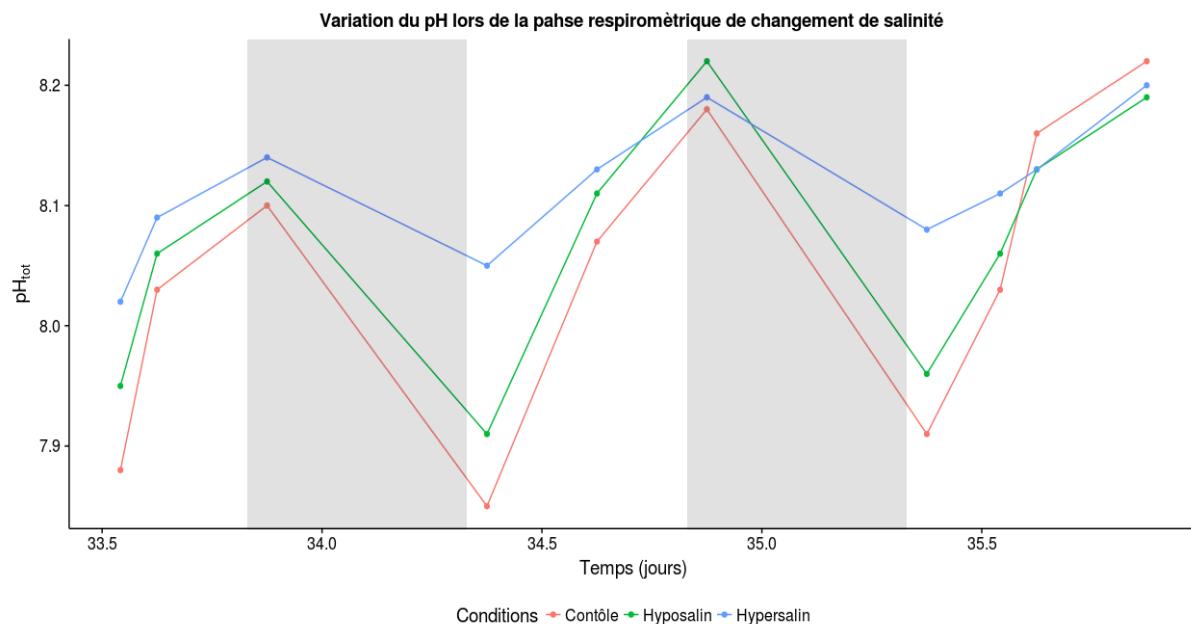


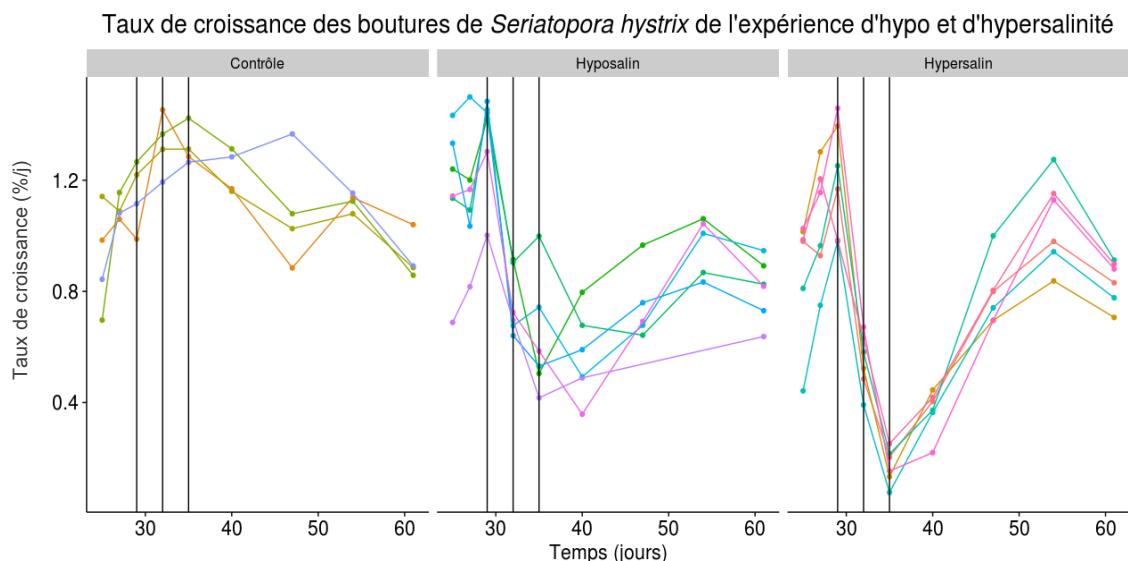
Figure 19 : Variation de pH total au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises représentent les périodes de nuit.

#### 4.2. Taux de croissance

L'évolution du taux de croissance tout au long de l'expérience est présentée à la Fig. 20. Lors de la phase d'acclimatation, l'ensemble des boutures ont été maintenues dans le bac contrôle et montrent une augmentation du taux de croissance pour atteindre une croissance moyenne de  $1,2 \pm 0,2\%/\text{j}$  ( $n = 16$ ) à la fin de cette période.

Lors de la phase de changement de salinité dans les bacs expérimentaux, une diminution importante est observée dans les deux conditions expérimentales avec une chute drastique dans la condition hypersaline au terme des 6 jours de changement de salinité. La diminution du taux de croissance est également visible dans le tableau 3 regroupant les valeurs

moyennes de taux de croissance par condition. Le taux de croissance moyen en condition hyposaline est 1,7 fois plus bas après 3 jours et 2,4 fois plus bas après 6 jours à 27 de salinité comparée au taux moyen en condition contrôle. En ce qui concerne la diminution en condition hypersaline, celle-ci est encore plus importante car elle est 2,1 fois plus faible après 3 jours et 7,7 fois plus faible après 6 jours, et se rapproche fortement d'un taux de croissance nulle. Ces différences sont significatives au seuil alpha de 5% (Test non-paramétrique de Kruskall-Wallis ; *Tableau 5*) confirmées par un test post-hoc de comparaisons multiples (*Tableau 6*) montrant que les taux de croissance diffèrent aussi bien entre le contrôle et les conditions expérimentales qu'entre les deux conditions expérimentales d'hyposalinité et d'hyposalinité lors des deux périodes considérées.



*Figure 20 : Variation du taux de croissance (%/j), calculé entre chaque point de mesure du poids immergé, par condition expérimentale tout au long de l'expérience. Les lignes délimitent les différentes phases expérimentales : la phase d'acclimatation (S= 35 ; J+0 à J+29), la phase d'acclimatation aux changements de salinité (J+29 à J+32), la phase respirométrique lors du changement de salinité (J+32 à J+35), la phase de récupération (S= 35 ; J+35 à J+61). Les différentes couleurs représentent quant à elles les différentes boutures suivies lors de l'expérience*

Pour finir, le taux de croissance lors de la phase de récupération en salinité contrôle de 35 montre une légère diminution (taux moyen en début de récupération :  $1,3 \pm 0,1\text{ %/j}$  ( $n = 4$ ) ; taux moyen en fin de récupération :  $0,9 \pm 0,1\text{ %/j}$  ( $n = 4$ )) des boutures ayant été maintenues

en condition contrôle tout le long de l'expérience. Cette différence, bien que visible, n'est pas significative (*Tableau 7*) et le taux de croissance pour ces boutures est considéré comme identique tout au long de l'expérience. En ce qui concerne les boutures maintenues en conditions d'hyposalinité et d'hypersalinité, le taux de croissance montre une augmentation tout au long de la phase de récupération (*Tableau 4*). Cette augmentation est plus lente et progressive pour les boutures ayant subi un choc hyposalin tandis que l'augmentation se fait de manière plus importante pour les boutures placées en choc hypersalin. Cette observation est confirmée par le test d'hypothèse effectué. Les valeurs de p montrent que les boutures maintenues en condition hyposaline récupèrent un taux de croissance moyen similaire à celui de la fin d'acclimatation après 3 semaines de récupération (test de Dunnet : valeur  $p = 0,34$ ) en condition contrôle de salinité tandis que cette constatation se fait après 2 semaines de récupération (test de Dunnet : valeur  $p = 0,13$ ) pour les boutures ayant été maintenues en condition hypersaline.

Condition	Taux de croissance (%/j) 3 <sup>ème</sup> jour de conditions expérimentales	Taux de croissance (%/j) 6 <sup>ème</sup> jour de conditions expérimentales
Contrôle (n = 4)	1,33 ± 0,11	1,32 ± 0,07
Hyposalin (n = 6)	0,76 ± 0,12	0,63 ± 0,21
Hypersalin (n = 6)	0,55 ± 0,10	0,17 ± 0,06

Tableau 3 : Taux de croissance moyen (%/j) des boutures en fonction de la condition expérimentale après 3 et 6 jours en conditions hypo- et hypersalines

Condition	Taux de croissance (%/j) Début de la phase de récupération	Taux de croissance (%/j) Fin de la phase de récupération
Contrôle (n = 4)	1,32 ± 0,07	0,92 ± 0,08
Hyposalin (n = 6)	0,63 ± 0,21	0,81 ± 0,11
Hypersalin (n = 6)	0,17 ± 0,06	0,83 ± 0,08

Tableau 4 : Taux de croissance moyen (%/j) des boutures en fonction de la condition expérimentale en début et fin de phase de récupération à une salinité de 35

Période expérimentale	Valeur <i>p</i>
Acclimatation	0,14
Salinité expérimentale (3 <sup>ème</sup> jours)	0,0017*
Salinité expérimentale (6 <sup>ème</sup> jours)	0,0013*
Récupération (semaine 1)	0,0042*
Récupération (semaine 2)	0,021*
Récupération (semaine 3)	0,11

Tableau 5: valeur *p* obtenue pour le test de Kruskall-Wallis pour chaque période expérimentale en comparant les trois conditions expérimentales. Le seuil alpha est fixe à 5%. L'hypothèse nulle ( $H_0$ ) correspond à l'égalité des médianes et l'hypothèse alternative ( $H_1$ ) correspond à l'inégalité d'au moins une des médianes. Les étoiles représentent les valeurs significatives

Période expérimentale	Valeur <i>p</i> Contrôle - hyposalin	Valeur <i>p</i> Contrôle- hypersalin	Valeur <i>p</i> Hypo - hypersalin
Salinité expérimentale (3 <sup>ème</sup> jours)	0,019*	0,019*	0,013*
Salinité expérimentale (6 <sup>ème</sup> jours)	0,019*	0,019*	0,045*
Récupération (Semaine 1)	0,029*	0,029*	0,041*
Récupération (Semaine 2)	0,053	0,047*	0,247

Tableau 6 : Valeurs *p* obtenues lors du test de comparaison multiple "pairwise Wilcoxon" avec correction d'Holm pour les périodes expérimentales montrant une valeur *p* lors du test de Kruskall-Wallis inférieure au seuil alpha de 5%. Les étoiles représentent les valeurs significatives

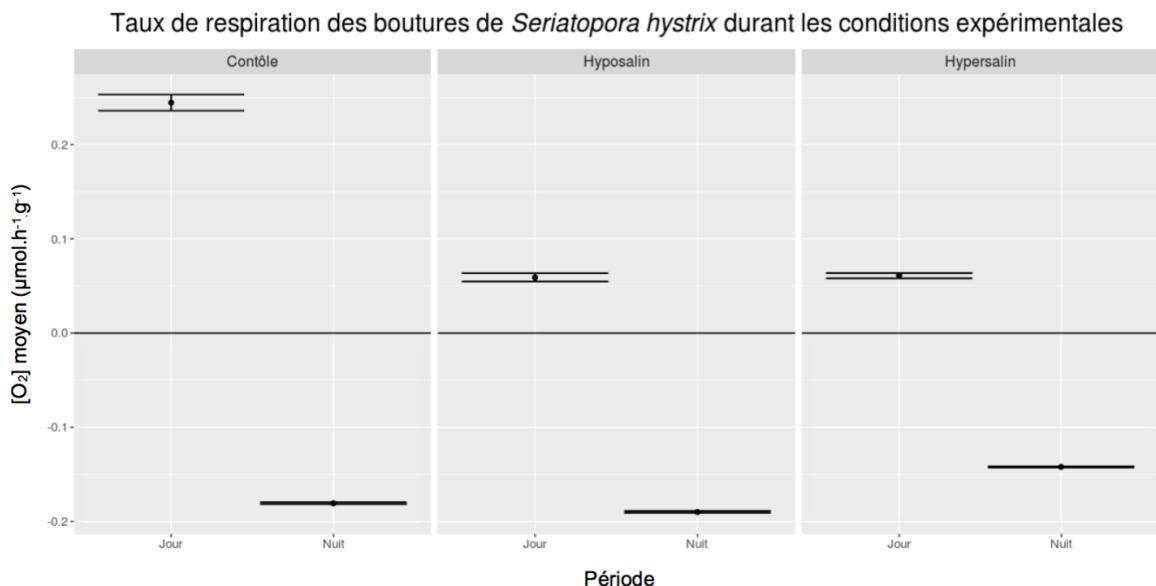
Conditions	Valeur <i>p</i>
Contrôle	0.093
Hyposalin	0.00024 *
Hypersalin	1.35.10 <sup>-6</sup> *

Tableau 7 : Valeur *p* obtenue par le test de Kruskall-Wallis pour chaque période expérimentale en comparant les trois conditions expérimentales. Le seuil alpha est fixe à 5%. L'hypothèse nulle ( $H_0$ ) correspond à l'égalité des médianes et l'hypothèse alternative ( $H_1$ ) correspond à l'inégalité d'au moins une des médianes. Les étoiles représentent les valeurs significatives

### 4.3 Photosynthèse nette et respiration

La photosynthèse nette et la respiration sont calculées à partir des graphiques de l'oxygène dissous au cours de la phase expérimentale en respiromètres (*Annexe*).

La production d'oxygène moyenne par heure et par grammes de bouture (*Fig.21*) montre des valeurs positives de jour représentant la photosynthèse nette. Celle-ci est plus élevée dans les respiromètres contrôle ( $0,245 \pm 0,009 \text{ mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ; n = 2) que dans les respiromètres expérimentaux. Ces derniers quant à eux donnent des résultats similaires (hyposalin :  $0,066 \pm 0,004 \text{ mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ; hypersalin :  $0,061 \pm 0,003 \text{ mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ; n = 3). Pour la période de nuit, les valeurs sont négatives et correspondent à la respiration de l'holobionte. Les valeurs de consommation d'oxygène sont plus élevées dans les respiromètres contrôle et hyposalin (contrôle :  $-0,142 \pm 0,001$ ; n = 2 ; hyposalin :  $-0,190 \pm 0,001 \text{ mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ) que dans les respiromètres hypersalin ( $-0,180 \pm 0,001 \text{ mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{h}^{-1} \cdot \text{g}^{-1}$ ; n = 3) où le taux de respiration montre une diminution après 3 jours dans ces conditions.



*Figure 21 : Consommation et/ou production moyenne d'oxygène dissous produit par les boutures de S. hystrix ( $\text{mg}_{\text{O}_2} \cdot \text{g}_{\text{Bout}}^{-1}$ ) lors de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité. Les variations d'oxygène dissous sont calculées à partir des graphiques de données d'oxygène dissous enregistrés en continu par les sondes à oxygène placées dans chaque respiromètre et sur base des cycles fermés par l'intermédiaire d'une fonction dans le programme R. Le graphique compare les données de consommation et/ou production d'oxygène moyen entre les boutures de chaque condition expérimentale et entre les périodes éclairées (jour) et les périodes non éclairées (nuit).*

La significativité de ces différences a été mise en avant par une analyse de variance (ANOVA) suivi d'un test de comparaison multiple de Tukey si la valeur  $p$  était inférieure au seuil alpha de 5%. Les valeurs  $p$  obtenues pour la photosynthèse nette confirment que celle-ci est différente entre la condition contrôle et les conditions expérimentales (hyposalinité valeur  $p = 0.0133$  ; hypersalinité valeur  $p = 0.0021$ ) tandis que les conditions expérimentales ne diffèrent pas entre elles (valeur  $p = 0.994$ ). Pour la significativité de la respiration, l'ANOVA retourne une valeur de  $p$  égale à 0,0004 et le test post-hoc associé retourne des valeurs de  $p$  (*Tableau 8*) montrant une différence significative entre la condition hyosaline et hypersaline.

Conditions	Valeur $p$
Contrôle – Hyposalin	0,42
Contrôle - Hypersalin	0,07
Hyposalin - Hypersalin	$2,5 \cdot 10^{-4} *$

*Tableau 8 : valeur de  $p$  obtenue par le test de comparaison multiple de Tukey pour la comparaison des moyennes du taux d'assimilation en oxygène dissous lors de la respiration. Les étoiles représentent la significativité des valeurs*

## 4.4. Nutriments

### 4.4.1. Nutriments inorganiques

#### 4.4.1.1. Orthophosphates

La variation des orthophosphates dans les différents bacs (*Fig.22*) suit une tendance où la concentration diminue de jour et augmente de nuit. Cela est visible facilement pour le bac contrôle alors que cette variation ne commence à apparaître clairement qu'à partir du jour 31 dans les deux bacs expérimentaux. Il est à noter qu'au cours de l'expérience, la concentration en orthophosphates est plus élevée dans le bac contrôle que dans les bacs expérimentaux. Au niveau des bacs expérimentaux, la concentration est plus basse dans le bac hyposalin mais les valeurs deviennent semblables à celle du bac hypersalin à partir du jour 33.

Dans les respiromètres, la variation jour-nuit est également visible ainsi que la concentration plus élevée dans le bac contrôle (*Fig.23*). L'alternance d'alimentation en eau de mer dans les respiromètres permet de mettre en évidence une diminution de la concentration en orthophosphate pour les trois conditions au cours de la phase fermée.

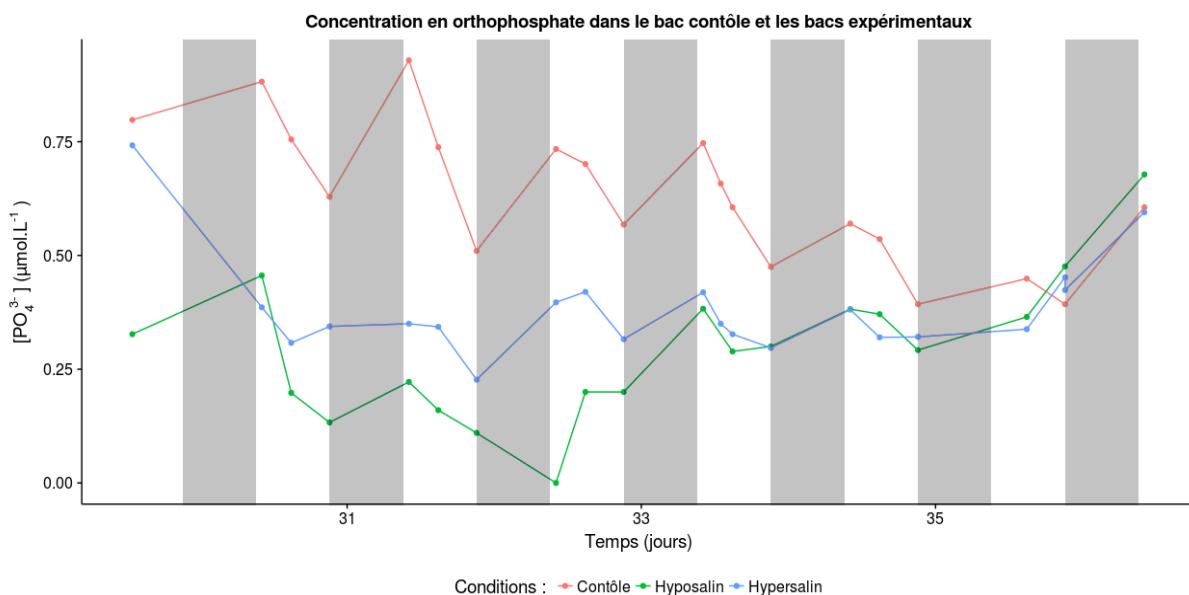


Figure 22 : Variation de la concentration en orthophosphates au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises représentent les périodes de nuit

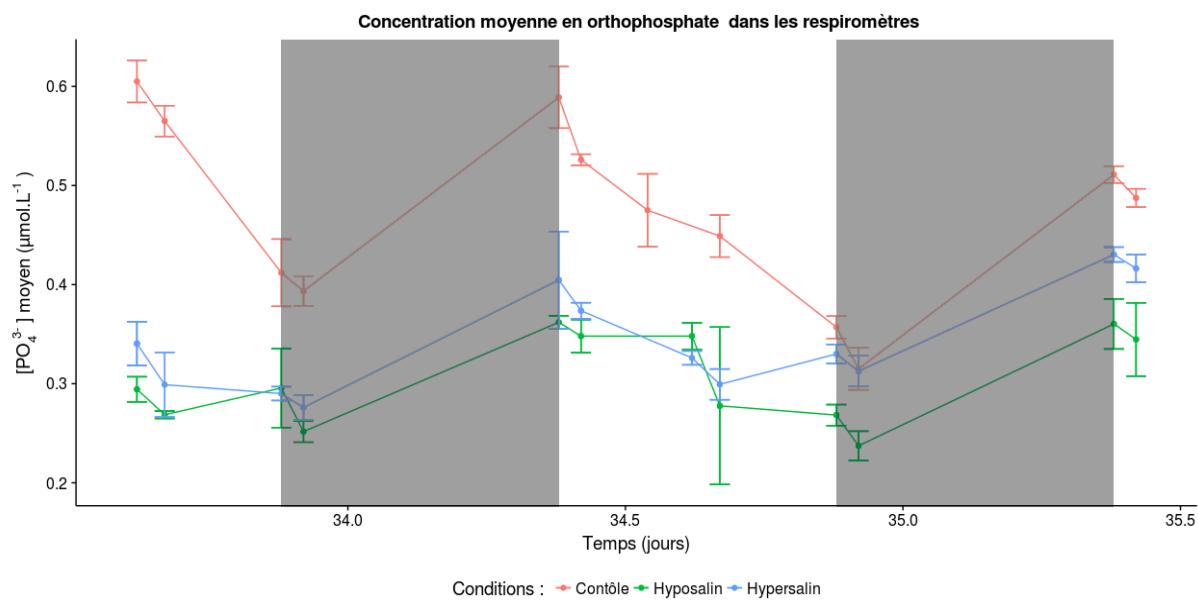


Figure 23 : Variation de la concentration moyenne ( $\pm$  écart-type) en orthophosphates au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans les respiromètres. La condition contrôle correspond à la couleur rouge ( $n = 2$ ), la condition hyposalin à la couleur verte ( $n = 3$ ) et la condition hypersalin à la bleue ( $n = 3$ ). Les zones grises correspondent au périodes de nuit

En ce qui concerne, l'assimilation de ce type de nutriments dans les respiromètres, celui-ci est calculé et moyenné pour chaque condition. Les valeurs moyennes (*Tableau 9*) apparaissent proches dans les trois conditions. L'assimilation en condition hypersaline semble plus faible mais il ne s'agit pas d'une différence significative (ANOVA : valeur  $p = 0,061$ ).

Conditions	Taux assimilation moyen ( $\mu\text{mol.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ )
Contrôle	$0,0059 \pm 0,0041$
Hyposalin	$0,0060 \pm 0,0072$
Hypersalin	$0,0048 \pm 0,0054$

*Tableau 9 : Taux d'assimilation moyen ( $\pm$  écart-type) en orthophosphate en fonction de la condition expérimentale. Les valeurs sont calculées en moyennant les valeurs obtenues pour le taux d'assimilation par conditions ( $n = 6$ ).*

#### 4.4.1.2. Azote inorganique

L'azote inorganique considéré regroupe les ions nitrates ( $\text{NO}_3^-$ ), les ions nitrites ( $\text{NO}_2^-$ ) et les ions ammoniums ( $\text{NH}_4^+$ ).

Les variations de la concentration en azote inorganique se marquent dans les bacs par une diminution de jour et une augmentation de nuit (*Fig. 24*). En ce qui concerne les valeurs de concentration, elles semblent proches entre la condition contrôle et la condition hypersaline tandis que la condition hyposaline montre des valeurs en azote plus faibles. Une diminution est également visible à partir du jour 33 jusqu'à la fin de l'expérience menant pour la condition hyposalin à des valeurs proches de zéro.

Dans les respiromètres, lors de la phase fermée, la concentration en azote diminue montrant une assimilation de ce nutriment (*Fig.25*). La diminution de la concentration semble plus faible dans les conditions expérimentales que contrôle montrant une diminution de l'assimilation lors des changements de salinité.

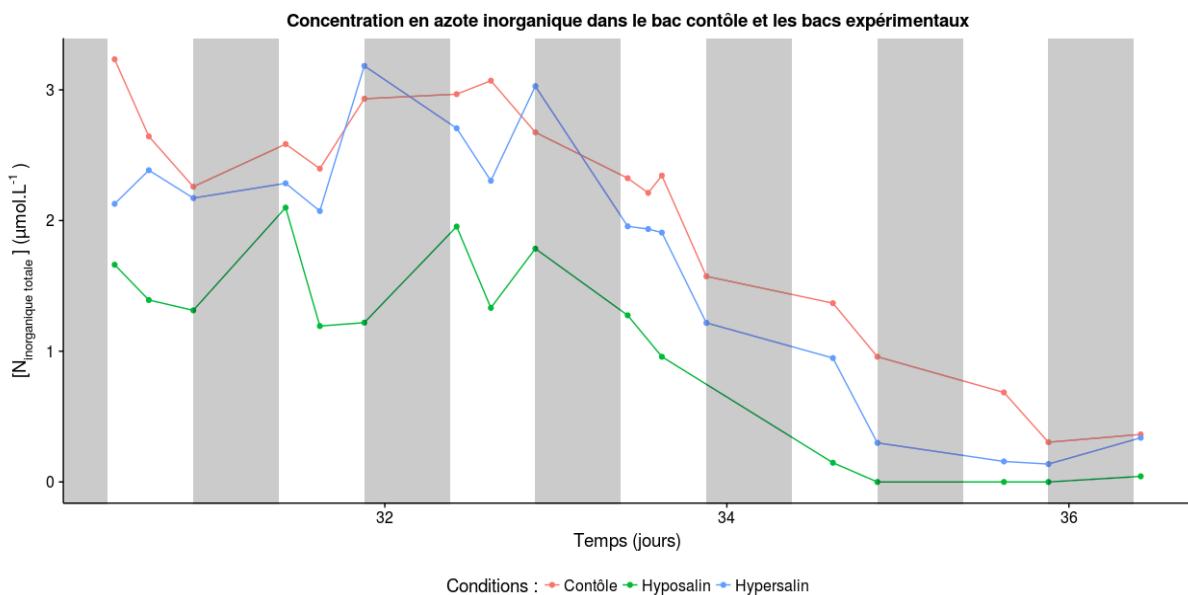


Figure 24 : Variation de la concentration en azote inorganique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersaline dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises représentent les périodes de nuit

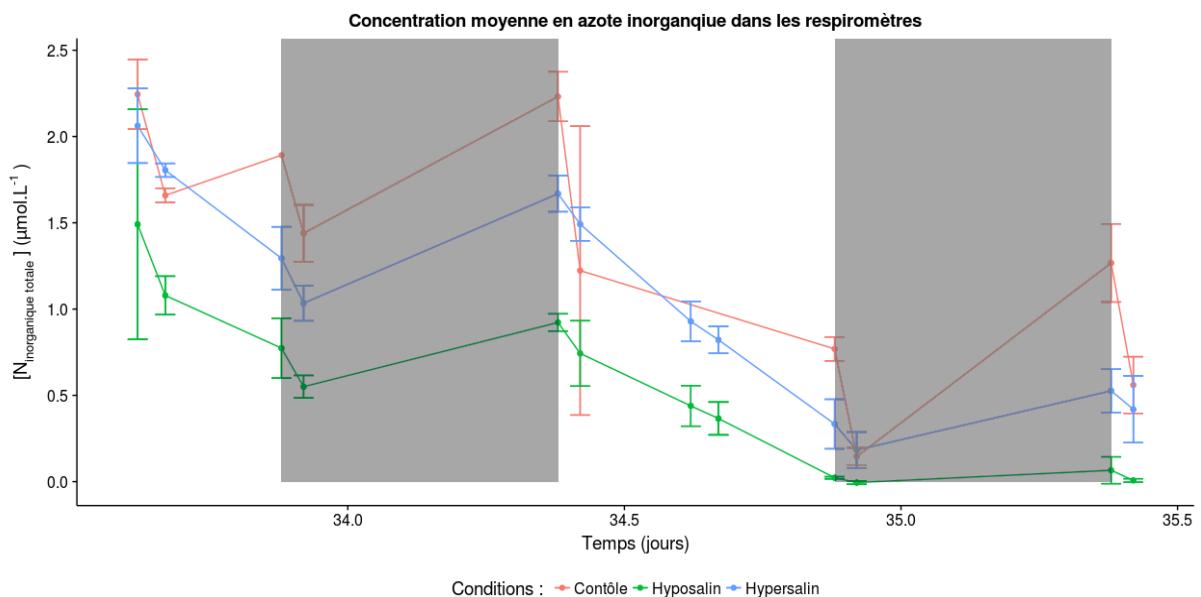


Figure 25 : Variation de la concentration moyenne ( $\pm$  écart-type) en azote inorganique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans les respiromètres. La condition contrôle correspond à la couleur rouge ( $n = 2$ ), la condition hyposalin à la couleur verte ( $n = 3$ ) et la condition hypersalin à la bleue ( $n = 3$ ). Les zones grises correspondent au périodes de nuit

En effet, le taux d'assimilation moyen (*Tableau 10*) dans les trois conditions montre des valeurs plus faibles dans les conditions expérimentales que dans la condition contrôle (ANOVA : valeur  $p = 0,00028$ ) alors que les conditions expérimentales semblent avoisiner les mêmes valeurs. Ces différences sont confirmées par le test de comparaison multiple de Tukey (*Tableau 11*). Le taux d'assimilation dans la condition hyposaline est environ 3 fois plus faible que dans la condition contrôle tandis que l'assimilation dans la condition hypersaline montre une diminution d'environ 2,6.

Conditions	Taux assimilation moyen ( $\mu\text{mol.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ )
Contrôle	$0,10 \pm 0,05$
Hyposalin	$0,03 \pm 0,06$
Hypersalin	$0,04 \pm 0,03$

*Tableau 10 : Taux d'assimilation moyen ( $\pm$  écart-type) en azote inorganique en fonction de la condition expérimentale. Les valeurs sont calculées en moyennant les valeurs obtenues pour le taux d'assimilation par conditions ( $n = 6$ ).*

Comparaison	Valeur $p$
Contrôle – Hyposalin	$< 0,01 *$
Contrôle - Hypersalin	$0,012 *$
Hyposalin - Hypersalin	$0,193$

*Tableau 11: valeur de  $p$  obtenue par le test de comparaison multiple de Tukey pour la comparaison des moyennes du taux d'assimilation en azote inorganique. Les étoiles représentent la significativité des valeurs*

#### 4.4.2. Nutriments organiques

##### 4.4.2.1. Phosphore organique

Les variations de phosphore dans le bac contrôle ainsi que les bacs expérimentaux suivent une tendance où la concentration diminue de jour et augmente de nuit (*Fig.26*). Cette tendance est tout de même plus instable à partir du jour 34. La concentration en phosphore organique possède des valeurs plus élevées dans le bac contrôle comparé aux expérimentaux où la condition hyposaline montre la valeur la plus faible au cours de l'expérience.

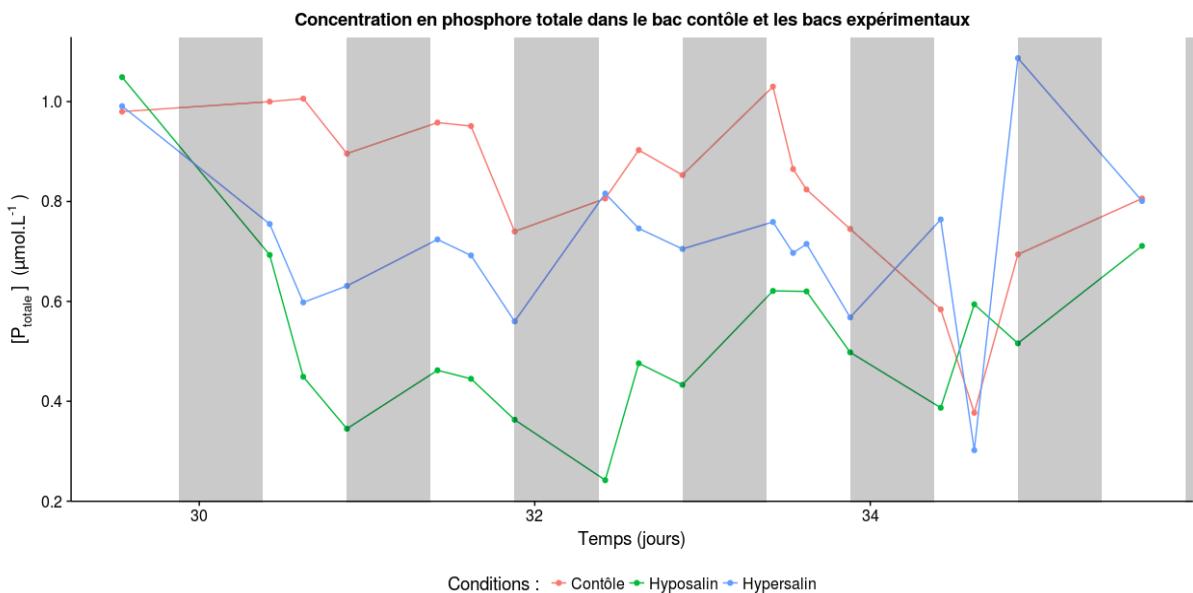
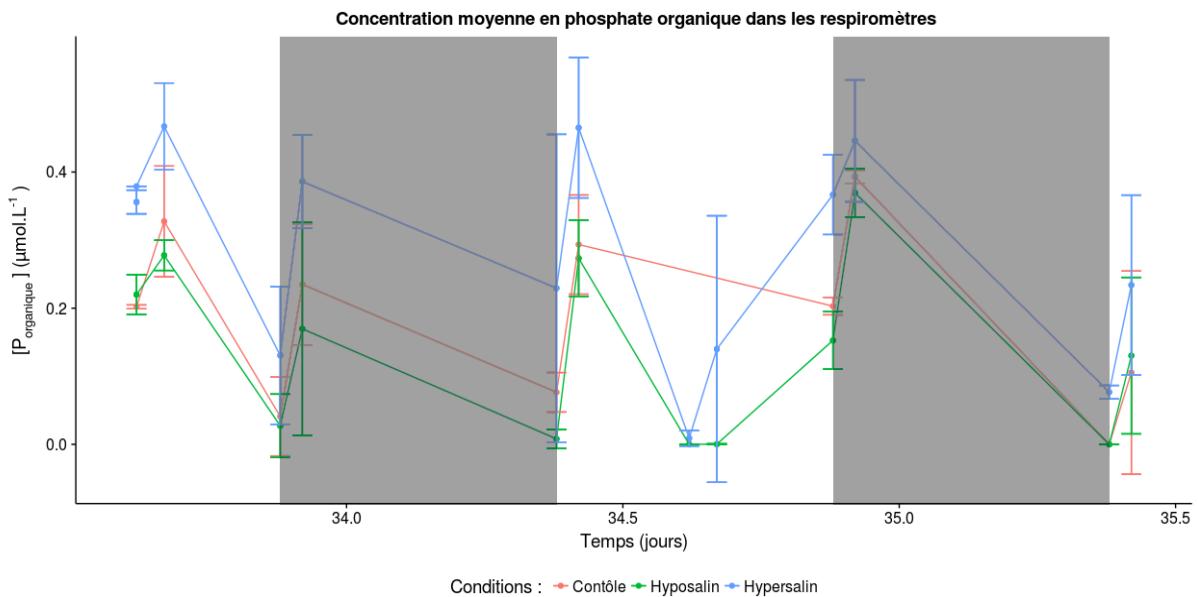


Figure 26 : Variation du phosphore organique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises correspondent aux périodes de nuit

En ce qui concerne les variations lors des cycles fermés dans les respiromètres (Fig. 27), la concentration en phosphore organique augmente lors de chacun des cycles fermés montrant une production de ce nutriment et non une assimilation. De plus, cette augmentation semble du même ordre de grandeur pour chacune des conditions. Cela étant confirmé par le calcul du taux d'assimilation de phosphore organique moyen (Tableau 12) où les valeurs sont semblables pour la condition contrôle et les conditions expérimentales (ANOVA : valeur  $p = 0,81$ ).

Conditions	Taux assimilation moyen ( $\mu\text{mol.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ )
Contrôle	$0,028 \pm 0,014$
Hyposalin	$0,024 \pm 0,021$
Hypersalin	$0,029 \pm 0,026$

Tableau 12 : Taux d'assimilation moyen ( $\pm$  écart-type) pour le phosphore organique dans les différentes conditions expérimentales ( $n = 6$ )



*Figure 27 : Variation de la concentration moyenne ( $\pm$  écart-type) en phosphore organique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans les respiromètres. La condition contrôle correspond à la couleur rouge ( $n = 2$ ), la condition hyposalin à la couleur verte ( $n = 3$ ) et la condition hypersalin à la bleue ( $n = 3$ ). Les zones grises correspondent aux périodes de nuit*

#### 4.4.2.2. Azote organique

Les variations d'azote organique dans les trois bacs (Fig.28) sont de manière générale assez stables de jour et de nuit. Il faut tout de même noter la présence d'une variation plus importante à partir du jour 33 mais elles redeviennent stables à partir de la fin du jour 35. De plus, comme observé généralement pour les autres nutriments, la concentration en azote organique est plus faible dans la condition hyposalin tandis que les valeurs sont assez proches entre le bac contrôle et le bac hypersalin

Comme pour l'observation faite dans les différents bacs, les variations sont quasi inexistantes dans les respiromètres lors des phases fermées (Fig. 29). Malgré la faible variation le taux d'assimilation a tout de même été calculé et les valeurs obtenues (Tableau 13) montrent à première vue que l'assimilation est plus faible dans les conditions hypo et hypersaline comparé à la condition contrôle ainsi que l'assimilation hyposaline comparée à l'assimilation hypersaline. Le test d'hypothèse effectué montre, au final, que la condition hyposaline diffère de la condition normale (valeur  $p = 0,050$ ) mais pas de la condition hypersaline (valeur  $p = 0,068$ ) et que cette dernière n'est pas significativement différente de la condition normale (valeur  $p = 0,79$ )

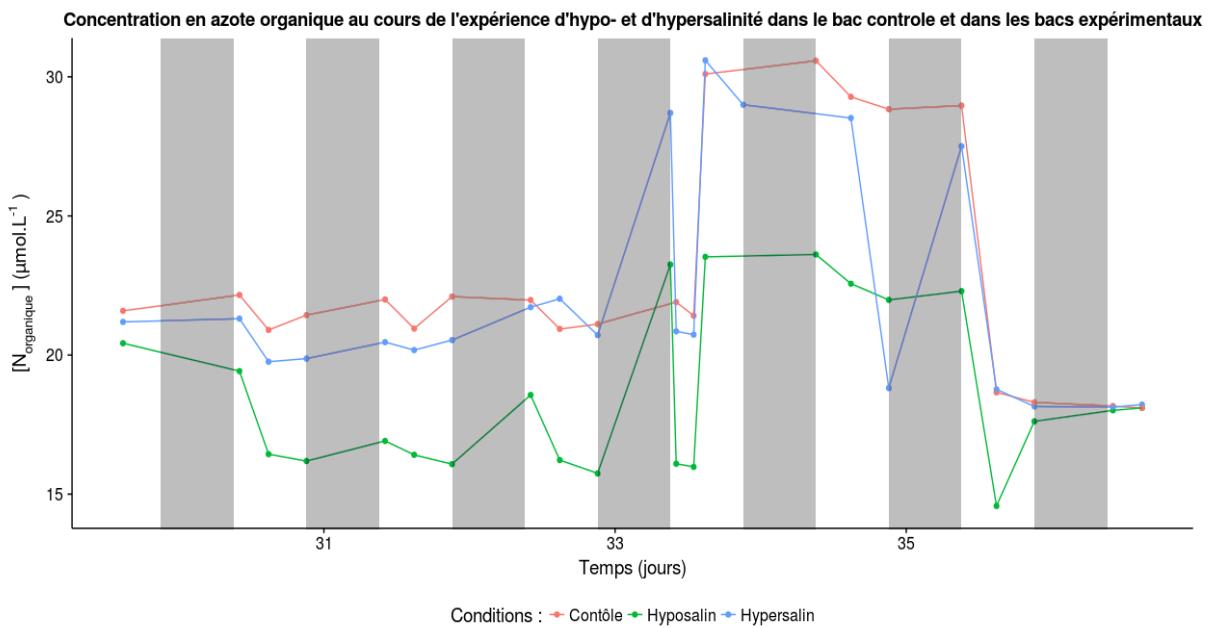


Figure 28 : Variation de l'azote organique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises correspondent aux périodes de nuit

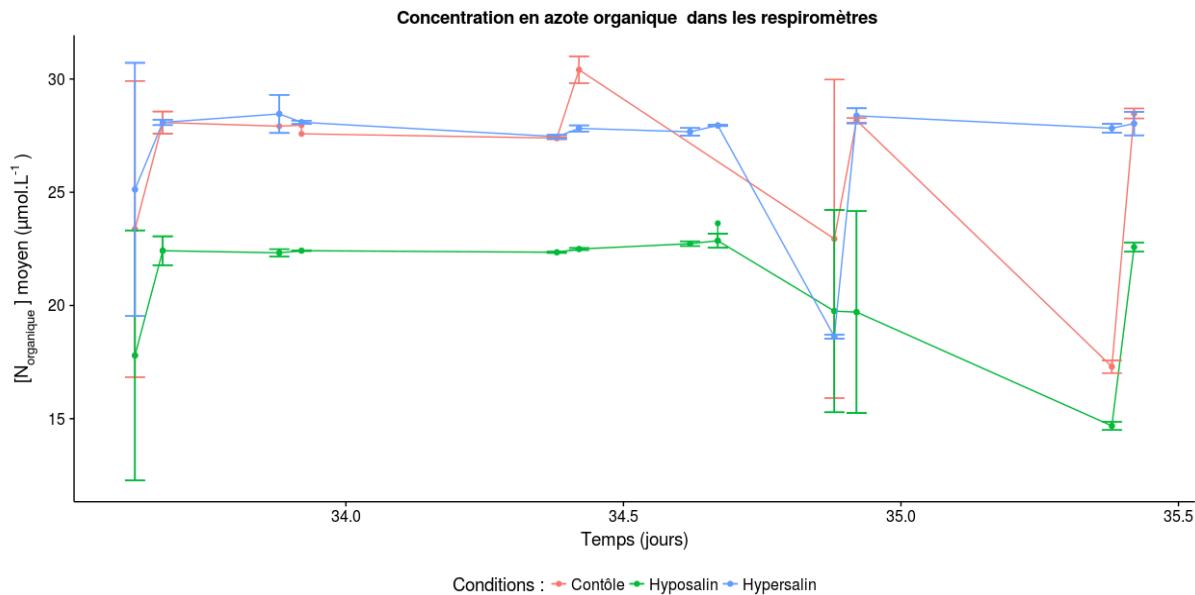


Figure 29 : Variation de la concentration moyenne ( $\pm$  écart-type) en azote organique au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans les respiromètres. La condition contrôle correspond à la couleur rouge ( $n = 2$ ), la condition hyposalin à la couleur verte ( $n = 3$ ) et la condition hypersalin à la bleue ( $n = 3$ ). Les zones grises correspondent aux périodes de nuit

Conditions	Taux assimilation moyen ( $\mu\text{mol.h}^{-1}\text{g}^{-1}$ )
Contrôle	$0,44 \pm 0,58$
Hyposalin	$0,06 \pm 0,12$
Hypersalin	$0,19 \pm 0,41$

Tableau 13 : Taux d'assimilation ( $\pm$  écart-type) de l'azote organique dans les différentes conditions expérimentales ( $n = 6$ )

#### 4.5. Alcalinité

La mesure des variations d'alcalinité permet de calculer le taux de calcification à l'aide de la formule mentionnée dans la partie Matériels et Méthodes.

Les valeurs d'alcalinité dans les différents bacs (Fig.30) sont différentes en fonction de la condition ; l'alcalinité dans la condition contrôle est stable avec une valeur moyenne ( $n = 20$ ) de  $2680 \pm 115$  mmol par kilogrammes de solution tandis que les valeurs moyennes ( $n = 20$ ) dans la condition hyposaline sont de  $1869 \pm 219 \text{ mmol.kg}^{-1}$ , dû à l'ajout d'eau osmosée lors du changement de salinité, et de  $2842 \pm 250 \text{ mmol.kg}^{-1}$  ( $n = 20$ ) pour la condition hypersaline, accompagnée d'une diminution progressive tout au long de l'expérience. Les différences d'alcalinité étant liées aux variations de salinité, il n'est pas question de les homogénéiser entre les conditions expérimentales. Il faut cependant garder à l'esprit qu'il s'agit alors ici d'une co-variable importante, surtout en ce qui concerne la croissance du squelette. Au niveau des respiromètres (Fig..31), lors des cycles fermés, l'alcalinité diminue dans les trois conditions montrant une assimilation pour la calcification du squelette calcaire. Malgré la tendance commune de diminution, les variations semblent plus importantes dans la condition contrôle que dans les conditions expérimentales. Dans ces dernières, la condition hypersaline semble être celle où les boutures assimilent le moins. Afin de mieux observer ces différences, le taux de calcification est calculé (Tableau 14) en fonction du jour et de la nuit.

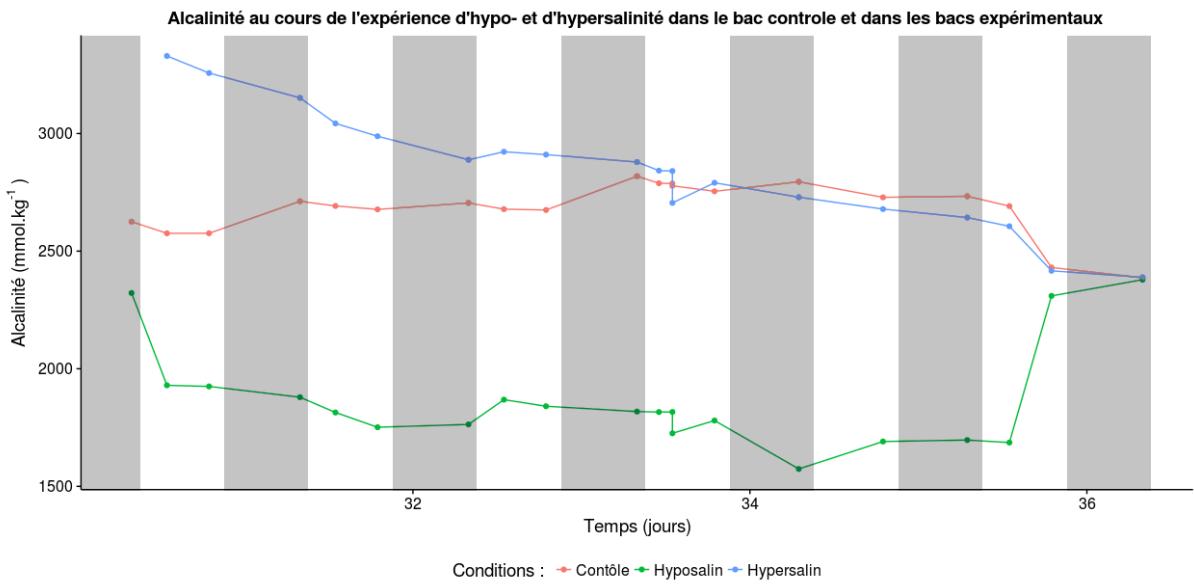


Figure 30 : Variation de l'alcalinité au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans le bac contrôle (rouge) et dans les bacs expérimentaux (bleu et vert). Les zones grises correspondent aux périodes de nuit

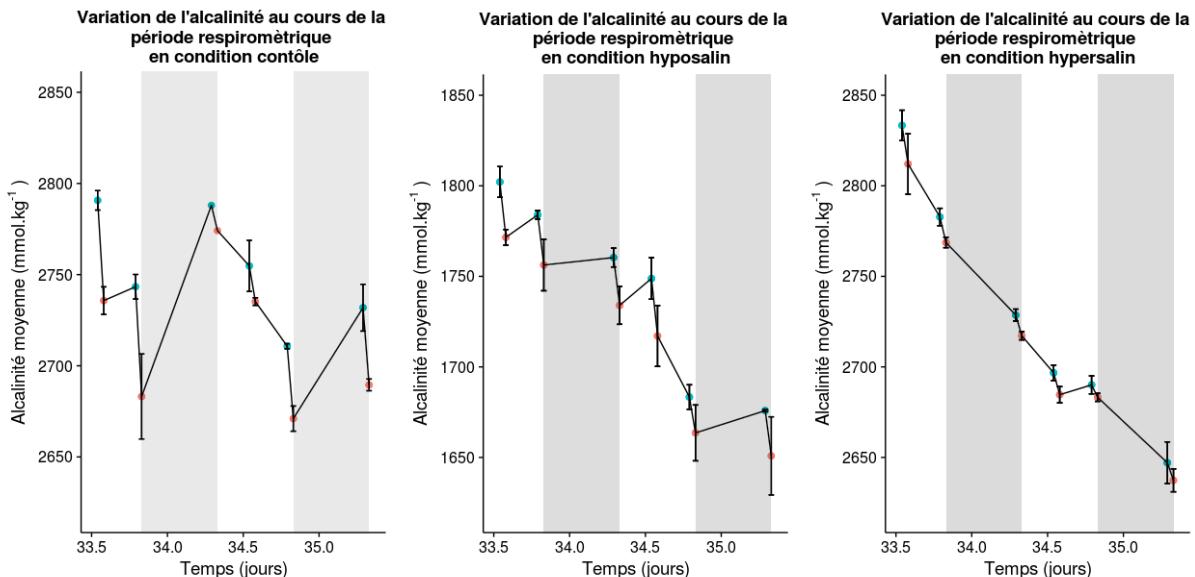


Figure 31 : Variation de l'alcalinité moyenne ( $\pm$  écart-type) au cours de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité dans les respiromètres. Les points bleus représentent le début de la phase fermée et les points rouges représentent la fin de la phase fermée. Les zones grises correspondent aux périodes de nuit. Contrôle : n = 2 ; Hyposalin : n = 3 ; Hypersalin : n = 3

Le taux de calcification de jour diminue dans les conditions expérimentales comparées au contrôle. Cette diminution est plus faible dans la condition hyposaline (1,5 fois plus bas) que dans la condition hypersaline (2,8 fois plus bas). Au final, une différence significative n'est observable qu'entre la condition contrôle et hypersaline (valeur  $p = 0,028$ ) de jour. En ce qui concerne le taux de calcification de nuit (Tableau 12), celui-ci est semblable entre la condition contrôle et la condition hyposaline tandis que dans la condition hypersaline, le taux de calcification est 3 fois plus bas mais ne correspond pas à une différence significative par rapport aux deux autres conditions (ANOVA : valeur  $p = 0,056$ ).

Pour finir, une dernière comparaison peut être faite au sein d'une même condition entre le taux de calcification de jour et de nuit. Pour les trois conditions, le taux de calcification est légèrement plus élevé de jour que de nuit mais ces différences ne sont pas significatives (Test de student : contrôle : valeur  $p = 0,58$  ; hyposalin : valeur  $p = 0,87$  ; hypersalin : valeur  $p = 0,91$ ).

Conditions	Taux calcification moyen (jour)	Taux de calcification moyen (nuit)
Contrôle	$3,64 \pm 1,65$	$2,75 \pm 1,40$
Hyposalin	$2,44 \pm 1,54$	$2,25 \pm 1,22$
Hypersalin	$1,30 \pm 0,93$	$0,95 \pm 0,44$

Tableau 14 : Taux de calcification ( $\pm$  écart-type) pour les différentes conditions expérimentales ( $n = 6$ )

#### 4.6. Coloration et aspect des boutures

Au cours des changements de salinités, les boutures placées dans les conditions hyposaline et hypersaline ont montré une légère décoloration (Fig. 32), passant du brun foncé à un brun plus clair, et aucune bouture n'est morte pendant l'expérience.

Lors de la phase de récupération, la coloration des boutures a également été monitorée. L'ensemble des boutures a regagné petit à petit leur coloration initiale et au terme de cette période, aucune mortalité n'est à signaler.

Un autre aspect visuel monitoré, mais non photographié, est l'état des polypes des boutures. En effet, il a été remarqué que dans les conditions expérimentales, les polypes n'étaient pas totalement sortis lors d'une exposition hyposaline et complètement rétractés dans le squelette lors d'une exposition hypersaline. Dans le cas des conditions contrôles, les polypes étaient bien visibles et donc complètement sortis.

A.



B.



C.



Figure 32: Colorations des boutures au cours de l'expérience : a. Avant les changements de salinités ; b. Après 7 jours dans les conditions salines expérimentales ; c. Après 6 semaines de récupération dans des conditions contrôles de 35 PSU.

# Discussion

Lors de cette expérience d'hypo et d'hypersalinité sur *S. hystrix*, plusieurs changements écophysiologiques ont été mis en avant (*Tableau 15*). Tout d'abord, une décoloration des boutures face aux changements de salinité, une diminution du taux de croissance, et du taux de calcification, dans les deux conditions. Ces diminutions étant plus marquées dans le cas d'une augmentation de salinité. Un autre effet important des chocs salins s'observe par la diminution de la photosynthèse nette chez l'ensemble des boutures stressées et d'une diminution de la respiration chez celles mises en conditions hypersalines. La dernière observation se fait au niveau de l'assimilation des nutriments où l'azote inorganique montre une diminution dans les deux conditions expérimentales.

A la fin de l'expérience de salinité, le taux de croissance et la coloration ont continué à être monitorés et ont montré un retour à des conditions normales après plusieurs semaines à une salinité de 35.

Les causes éventuelles de ces changements écophysiologiques sont expliquées dans les paragraphes suivants.

*Tableau 15 : Récapitulatif des effets observées sur S. hystrix au cours des phases expérimentales*

Variables	Hyposalin (S = 28)	Hypersalin (S = 42)
Coloration	↓	↓
Photosynthèse	↓	↓
Respiration	≈	↓
Croissance et calcification	↓	↓↓
Assimilation nutriments	N <sub>in</sub> ↓	N <sub>in</sub> ↓

## 5.1. Coloration

Au cours de l'expérience, aucune mortalité n'a été observée parmi les boutures de *S. hystrix* utilisées. Cependant, la variation de salinité a eu pour effet une décoloration des boutures. La mortalité des coraux face à des changements de salinité est une observation qui dépendra de la résistance de l'espèce face à ce changement. En effet, plusieurs études ont montré aussi bien une forte mortalité qu'une résistance à des changements de salinité. Berkelmans et al. (2012) ont étudié l'impact du ruissellement de la rivière Fitzroy sur les espèces d'*Acropora* présentes sur les récifs proches de l'embouchure. Ils ont mis en évidence une mortalité de plus de 40% sur la face Nord du récif après une diminution de salinité de 13 unité (22PSU) pendant 12 semaines. Butler et al. (2013) ont montré une diminution de 56% de la couverture corallienne lors des années 2011 et 2012 où les saisons des pluies ont été particulièrement importantes au niveau de la Baie de Hervey en Australie (Queensland).

En ce qui concerne la décoloration des boutures, celle-ci peut s'expliquer par 2 grandes hypothèses : (1) une diminution de la densité de zooxanthelles présente dans les tissus et/ou (2) par une diminution de la concentration en pigments photosynthétiques dans les algues symbiotiques responsables de l'essentiel de la coloration foncée de l'holobionte corallien (Ferrier-Pages, 1999 ; Brown, 1997).

La perte des zooxanthelles peut se faire par une dégradation *in situ* des algues présentes dans les tissus (Brown et al., 1995) ou par une expulsion, par exocytose, de ces zooxanthelles. (Brown et al. 1997). Engebrétson (1994) a étudié les effets des changements de salinité sur l'espèce d'anémone *Anthopleura elegantissima* et a mis en évidence que la perte des zooxanthelles peut également se produire par nécrose des cellules du cnidaire qui abritent les algues car les symbiotes ont été retrouvés dans des cellules hôtes complètes. Cette observation mène également à la suggestion que dans ce cas, des dommages tissulaires, et notamment au niveau de l'endoderme oral, sont présents suite à un changement de salinité. La diminution des zooxanthelles peut également être expliquée et visible par la diminution de l'azote inorganique qui est un nutriment essentiel dans la croissance et le maintien de la densité des symbiotes dans les tissus (Radecker, 2015)

Une autre étude menée par Brown, Le Tissier et Dunne (1994) sur l'effet de polluants, tels que le cuivre, montre que les contractions des polypes peuvent exposer le squelette blanc et peut expliquer en partie la décoloration.

Le retour à la salinité initiale durant la phase de récupération, montre que *S. hystrix* est capable de restaurer sa population de symbiotes proche de celle présente avant l'expérience. Ce genre de phénomène a été mis en évidence notamment par Goreau (1964) et Egana et DiSalva (1982).

## 5.2. Photosynthèse nette et respiration

Au niveau de l'impact sur la respiration plusieurs réponses aux changements de salinité peuvent être rencontrées : (1) Une augmentation ou (2) une diminution de la respiration suivant l'intensité du changement de salinité, (3) une diminution de respiration lors d'un choc hypersalin ou une augmentation en cas de choc hyposalin (4) pas de changement dans la respiration de l'holobionte (Vernberg et Vernberg, 1992). Il est également à noter que dans le cas d'un stress prolongé, un nouvel état métabolique peut apparaître après une phase de transition, d'une durée dépendant de l'intensité du stress salin et de la capacité d'adaptation de l'espèce de corail considérée (sensibilité espèce spécifique ; Vernberg et Vernberg 1992).

Au cours de l'expérience, la respiration de l'holobionte reste stable dans le cas du choc hyposalin mais diminue dans le cas de l'hypersalin. Cette stabilité dans la respiration en milieu hyposalin pourrait être expliquée par une acclimatation du métabolisme à ce type de stress salin. Cowlin (2012) montre une diminution de la respiration après une heure de choc hyposalin (12PSU) mais une récupération d'une respiration contrôle après 96 heures d'exposition. Dans le cadre de ce mémoire, les boutures, lors de leur mise en respiromètre, ont déjà subi 72 heures d'exposition. Par conséquent, la phase de diminution de la respiration peut avoir eu lieu durant cette période et ne serait pas visible dans les données qui ne représenteraient que les résultats post-acclimatation de la respiration au stress hyposalin.

Dans le cas d'une diminution du taux de respiration, plusieurs expériences ont montré ce genre d'effet dans le cas d'une variation de la salinité. Durant leurs expériences, Ferrier et Pagès (1999) ont montré une diminution du taux de respiration chez *Stylophora pistillata* exposée à une hyper salinité de 38 et 40 PSU pendant 3 semaines. D'autres expériences ont également montré ce genre de diminution en cas d'exposition à long terme (Moberg, 1997) afin de réduire les coûts métaboliques pour la maintenance.

Ce genre de diminution du taux de respiration peut s'expliquer par l'effet du choc salin au niveau cellulaire et métabolique. Le premier effet d'un choc hyposalin est l'entrée d'eau

dans la cellule (turgescence) faisant augmenter le volume cellulaire et l'inverse lors d'un choc hypersalin. La conséquence du changement de volume se manifeste par un bouleversement, dans un premier temps, des mitochondries en causant un dérèglement du transport d'électrons, de la capacité redox du NADH, l'augmentation des « reactive oxygen species (ROS) (Downs et al. 2009 ; Ballantyne et Moon, 1986) et ont pour effet de perturber le métabolisme des acides aminés au sein duquel les mitochondries jouent un rôle primordial (Moyes et al. 1986, Devin et al. 1997).

Lorsque ce genre de perturbation apparaît lors d'un stress salin modéré, les dégâts oxydatifs sont pris en charge par le système de réparation cellulaire de différentes manières : (1) en supprimant les ROS et/ou (2) en réparant les dégâts cellulaires causés par ce stress (Halliwell et Gutteridge, 1999). Si le stress salin est plus important ou l'espèce plus sensible, la conséquence du stress peut mener à une mort cellulaire provoquant une nécrose suivie éventuellement d'une prolifération microbienne. L'activité des microorganismes lors de cette nécrose requiert de la respiration qui peut augmenter le bilan respiratoire de l'holobionte corallien sans qu'il y ait par ailleurs une acclimatation aux conditions. Ainsi, la diminution de respiration du scléractiniaire et de ses zooxanthelles, observée dans d'autres études, aurait bien pu avoir lieu en parallèle à une activité bactérienne plus intense qui pourrait la compenser.

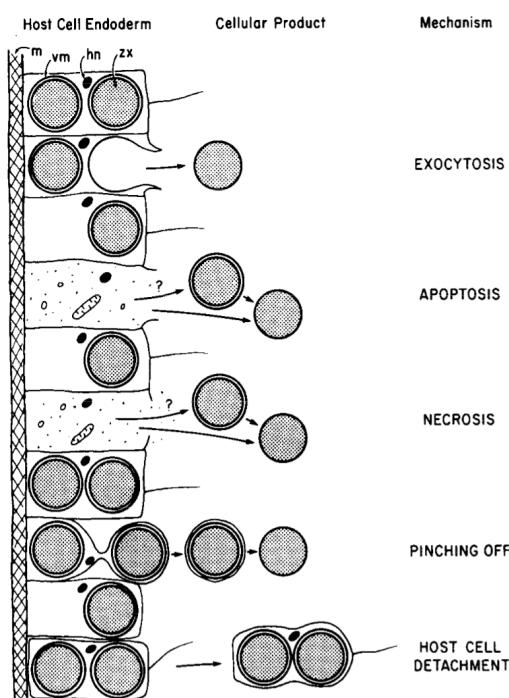
Une diminution peut également être expliquée par la rétractation des polypes qui permet de réduire le contact avec le milieu environnant. Cela diminue les flux entrants et sortants d'eau et ou/ de solutés (Shick, 1991) mais également de gaz. Plusieurs études (Mutina et Szmant ; Engrebretson et al. 1984, Lirman, 2009 ; Manzello et Lirman, 2003), ont en effet montré une augmentation de la production de mucus ayant pour conséquence la formation d'une couche plus épaisse limitant les flux gazeux (Mayfield et Gates, 2007, Coles et al. 2009).

La photosynthèse nette montre une diminution dans les conditions hypo- et hypersalines. Cette observation est une des plus communes dans le cadre des effets des changements de salinité sur la symbiose corail-zooxanthelles et est généralement proportionnelle à l'amplitude et à la durée du stress (Kerswell et Jones, 2003).

Une partie de la diminution de la photosynthèse nette peut s'expliquer par la contraction des polypes dans les conditions expérimentales. En effet, la contraction des polypes réduit la disponibilité en lumière pour les zooxanthelles (Muthiga et Szmant, 1987). La photosynthèse

brute diminue alors, ayant pour conséquence de diminuer également la valeur nette observée par soustraction de la respiration qui, elle, reste stable ou plus stable.

L'exposition aux changements de salinité peut également engendrer une destruction tissulaire (Van Woesik et al. 1995 ; Muthiga et Szmant, 1987) car les coraux sont des espèces qui ne peuvent pas réguler, ou très peu, leur pression osmotique. Les dégâts au niveau des tissus peuvent engendrer une destruction des zooxanthelles présentes dans ceux-ci et par conséquent avoir un impact sur le rendement photosynthétique de l'holobionte (en accord avec la décoloration observée par ailleurs). Dans la littérature, plusieurs voies de pertes des algues symbiotiques ont été mises en évidence pour divers stress environnementaux (*Fig.33*) : (1) L'exocytose, provoquant l'expulsion de l'algue de la cellule hôte, (2) l'apoptose, (3) la nécrose (ces deux derniers phénomènes se caractérisent par l'expulsion de l'algue et d'une partie du contenu cellulaire), (4) le « Pinching Off », où l'algue expulsée est entourée par une partie de la membrane plasmique de la cellule hôte, et (5) le détachement de la cellule hôte, ce phénomène se produit au niveau de l'endoderme de l'holobionte et les algues se retrouvent dans leurs cellules intactes au niveau du milieu extérieur



*Figure 33 : Représentation schématique des 5 mécanismes potentiels par lesquelles les zooxanthelles peuvent être expulsées de l'endoderme du Cnidaires et les entités cellulaires associées à chaque mécanisme : m : Mesoglée ; vm : Vacuole membranaire de l'hôte ; hn : Noyau de la cellule hôte ; zx : Zooxanthelles*

Une autre hypothèse pouvant expliquer la diminution du taux de photosynthèse est avancée par Jahnke et White (2003). Les chocs hyposalins provoquent le phénomène de turgescence cellulaire et impactent la photosynthèse. En effet, les ROS produits lors de la destruction de la membrane de la mitochondrie diffusent librement jusqu'au symbiose où ils causent des dommages oxydatifs au niveau de la membrane du thylakoïde et donc impactent le photosystème II (PSII ; Mayfield et Gates, 2007) en diminuant le flux d'électrons dans le milieu entourant le chloroplaste. Cette altération du flux d'électrons provoque alors une inhibition de ce dernier entre la plastocyanine et P700 provoquant au final une pression supplémentaire sur l'accepteur primaire du photosystème II. Un autre impact est la sur-réduction de PSII qui entraîne la formation de radicaux libres pouvant quant à eux impacter le centre réactionnel et par conséquent induire une diminution de l'efficacité de la photosynthèse.

Dans le cas d'un choc hypersalin, il a été montré que le chemin photosynthétique est également impacté par une inhibition du transport d'électron vers PSII chez *Alva lactuca* (Xia et al. 2004).

Par conséquent, l'étude du volume cellulaire et du taux de radicaux libres peut donner une indication supplémentaire sur le type d'impact sur la photosynthèse. Il est à noter que l'isolation du symbiose du milieu extérieur grâce à l'hôte provoque une dépendance de celui-ci par rapport aux réponses comportementales et physiologiques de l'hôte face au stress. Par conséquent, l'impact du stress sur la photosynthèse du symbiose est hautement espèce-spécifique (Lirman 2009) car si l'hôte peut réguler en partie le changement osmotique, le symbiose sera moins impacté (Mayfield et Gates, 2007). De plus, la réponse du symbiose dépendra du clade auquel il appartient. Il a déjà été montré, pour d'autres stress environnementaux, que le clade du symbionte influence la résistance notamment dans le cas de la température et de l'irradiance (Iglesias-Prieto R et al., 1997 ; Rowan et al. (1997).

L'augmentation des ROS provoque également une diminution de la translocation des photosynthétats du symbiose vers l'hôte. Cette diminution a un impact important puisque les photosynthétats fournissent la majorité de l'énergie de l'hôte sous forme de carbohydrates (Al-Horani et al., 2003 ; Ochsenkuhn et al, 2017). De plus, ces photosynthétats sont également composés de molécules telles que des « Free Amino Acids » (FAAs) et du glycérol qui sont des molécules connues pour jouer un rôle dans la balance osmotique de nombreux invertébrés marins (Mayfield et Gates, 2007). Leur diminution impacte donc la capacité d'osmorégulation par rapport au milieu extérieur.

Les FAAs jouent également un rôle important dans l'osmorégulation de nombreux invertébrés marins (Lang et al. 1998) et la majorité de ces molécules sont fournies par les dinoflagellés symbiotiques (Roberts et al., 1999). Lors d'un stress hyposalin, l'organisme marin va réduire son potentiel osmotique dans ses cellules et pour cela il va y réduire la concentration des osmolytes organiques et inorganiques. Dans le cas d'un choc hypersalin, la cellule va accumuler des FAAs pour éviter le rétrécissement du volume cellulaire (Lang et. 1998).

De nombreuses études ont également été menées directement sur des récifs et dans des régions subissant des changements de salinité fréquents. C'est notamment le cas dans la baie de Floride où la salinité fluctue énormément au cours de l'année. Chartrand et al. (2009) ont étudié plusieurs colonies de *Siderastrea radians* provenant de différents sites de la baie. Ils ont mis en évidence que les stress hyposalins avaient peu d'effet sur la photosynthèse des colonies utilisées pour des salinités supérieures à 10-12PSU. Cette efficacité de la photosynthèse est quantifiée dans le cadre de cette expérience par le rapport  $F_v/F_m$  représentant le « maximum quantum yield of PSII ». Cette stabilité dans l'efficacité du photosystème II montre une plus grande tolérance de l'espèce aux fluctuations de salinité, pouvant provenir de l'instabilité fréquente de la salinité dans cette région et de l'adaptation de la balance osmotique interne de l'holobionte (Mayfield et Gates, 2007).

L'adaptation de l'holobionte face aux changements salins à long terme, peut s'expliquer en partie par un changement de la communauté formant le microbiome. Rothig et al. (2016) ont montré que le taux de photosynthèse chez *Fungia granulosa* ne diffère pas des conditions initiales et que la communauté microbienne présente au sein de l'holobionte a changé après une exposition hypersaline à long terme (29 jours ; 49PSU). Des espèces présentes en majorité dans un corail en conditions habituelles de salinité comme des espèces bactériennes apparentées à la famille de *Rhodobactericeae* se retrouvent en plus faibles proportions chez les coraux exposés à une augmentation de salinité. Au contraire, des espèces apparentées à *Pseudomonas Vernonii* ou *Vibrio shilonii* sont majoritaires chez les coraux stressés. Ces changements permettraient d'expliquer l'acclimatation des colonies de *F. granulosa* et supportent ce qu'on appelle l'hypothèse « probiotique » d'acclimatation de l'holobionte corallien. Les changements de communautés bactériennes chez ces colonies sont également accompagnés par une augmentation de la concentration en Poly-β-hydroxybutyrate (PHB). Cette molécule a été identifiée chez plusieurs microorganismes comme *Pseudomonas* (et plus

particulière chez l'espèce *P. veronii*). Elle servirait dans le stockage du carbone mais également comme osmolyte, en permettant de maintenir la balance osmotique chez les bactéries associées à des plantes vivantes dans des sols hypersalins (Arora, 2006). Bayer et al. (2013) ont étudié quant à eux le microbiome de l'espèce *Stylophora pistillata* présente en Mer Rouge. Celui-ci serait majoritairement composé par les bactéries *Endozoicomonas* au niveau de l'endoderme du corail. Par conséquent, les changements au niveau de la composition du microbiome sont une observation fréquente lors de changements de conditions environnementales et pourraient expliquer l'adaptation de certaines espèces.

Un changement dans l'expression de certains gènes du corail n'est toutefois pas exclu. Dans le cas d'un stress hypersalin, plusieurs gènes sont up-régulés tel que celui codant pour la thioredoxin, qui permet de maintenir la balance redox dans les cellules eucaryotiques (Das et Das, 2000), de la uPAR, impliqué dans la protéolyse, la cicatrisation et l'inflammation et notamment au niveau des cellules endothéliales (Peper et al. 1993), et pour finir l'anhydrase carbonique intervenant dans la respiration de l'holobionte et dans la photosynthèse du symbiose (Weis et al. 1993, Weis et al, 1999) mais également dans la balance acide-base, dans la régulation des ions et de l'osmorégulation de plusieurs organismes marins (Wheatly et Henre, 1992). L'augmentation de ce dernier est cruciale car l'accroissement de salinité affecte la régulation ionique, la balance acide-base et l'osmorégulation (Dietz et al. 1997 ; Whiteley et al, 2001)

Il est à noter que la photosynthèse et son efficacité peuvent être mesurées de différentes manières et ainsi donner diverses informations. Dans le cadre de ce mémoire, la photosynthèse nette a été mesurée en termes de surproduction d'oxygène par l'holobionte corallien tout entier par heure et par grammes de bouture. Il est également possible de la mesurer à l'aide d'appareils spécialisés tel que l'imagerie PAM (Pulse Amplitude Modulation) qui mesure la fluorescence émise par la chlorophylle et l'absorbance du P700. Le paramètre le plus étudié est le « maximal PSII quantum yield », représenté par le rapport  $F_v/F_m$ , qui détermine l'efficacité maximale du photosystème II représente la fluorescence émise lors d'un flash de lumière saturant (Waltz, Allemagne). L'imagerie PAM a été utilisée par Kerswell et Jones (2003) et ceux-ci ont mis en évidence une diminution de 50% de la photosynthèse chez *Stylophora pistillata* après 12h d'exposition à une salinité de 26PSU. Le mécanisme menant à une réduction de l'efficacité de PSII chez les symbiotes est encore mal connu (Chartrand et al. 2009). Un début de réponse est donné par l'étude des algues dans leur forme libre. Jahnke et

White (2003) ont étudié la photosynthèse de l'algue *Dunaliella tertiolecta* et ont suggéré que l'impact sur la photosynthèse est provoqué par l'augmentation du volume cellulaire et l'augmentation du niveau d'antioxydants dans les thylakoïdes et dans l'enveloppe membranaire du chloroplaste. D'autres études ont montré que le choc hyposalin impacte le flux d'électrons de PSII en le diminuant (Gross et al., 1969 Simon et al. 1999) en affectant directement l'accepteur final d'électrons de PSII (Xia et al. 2004)

Il est également possible d'expliquer les changements éventuels de photosynthèse en déterminant la quantité de chlorophylle a et la densité de symbiotes présents dans les tissus de l'holobionte. Ces deux dernières variables sont étroitement liées et doivent être étudiées ensemble afin de tirer les bonnes conclusions car certaines études ont montré que la quantité de chlorophylle a peut rester constante malgré une perte de densité de zooxanthelles (Jones et al. 1997). Dans ce cas, les zooxanthelles restantes augmentent leur densité en chlorophylle a pour maintenir un taux de photosynthèse nette constant et ainsi maintenir la bonne santé de l'holobionte.

### 5.3. Taux de croissance

Le taux de croissance des boutures représente une variable facile à mesurer et donne une première indication sur l'état général de la colonie. Dans le cadre de ce mémoire, le taux de croissance montre une forte diminution et ceci peut être expliqué par plusieurs points évoqués précédemment et notamment la diminution de photosynthèse provoquée par une diminution éventuelle de la densité de zooxanthelles ou de pigments photosynthétiques

En effet, la croissance du corail, telle que mesurée ici, dépend de la quantité de squelette calcaire qu'il peut synthétiser. La squelettogénèse est en lien étroit avec la photosynthèse des zooxanthelles dont la variation provoque des effets en cascade sur le taux de croissance (Goreau et al. 1990). Par conséquent, le taux de photosynthèse plus bas dans les conditions hypo- et hypersalin explique la diminution du taux de croissance. Si la photosynthèse diminue, l'utilisation du dioxyde de carbone diminue également et au final la réaction de calcification n'est plus autant alimentée par la neutralisation de produits de cette réaction (Fig.7, Allemand et al., 2004).

Le taux de croissance des boutures dans les conditions hypersalines montre une diminution plus importante que dans les conditions hyposalines alors que les photosynthèses nettes sont proches dans les deux situations. Cela implique la présence d'un autre phénomène

impactant la croissance dans le cas d'un choc hypersalin et plus spécifiquement impactant le taux de calcification. Ce genre d'observation a été faite également dans le milieu naturel par Goreau et al. (1990) lors de l'étude de l'influence d'un évènement de blanchiment sur l'espèce *Montastrea annularis*. Cependant, ceux-ci n'ont pas pu élucider la cause de ce phénomène, si ce n'est que la majeure partie de la diminution de la croissance est liée à la diminution de photosynthèse.

Pour finir, le retour à un taux de croissance proche de la valeur initiale après une période de récupération est en accord avec les observations sur la coloration des boutures qui revient à ce qu'elle était avant stress salin.

# Conclusion

La salinité est une variable environnementale importante pour l’holobionte corallien. Cette étude a permis de montrer que la variation de salinité, même faible et sur une courte durée, impacte négativement l’espèce *S. hystrix*. Toutefois, cette espèce de corail hermatypique fait preuve d’une forte résilience dans ces conditions puisqu’au terme de l’expérience aucune mortalité n’a été observée et tous les individus ont récupéré (y compris leur coloration) en l’espace d’un mois.

Cependant, les études menées sur d’autres espèces de corail montrent une sensibilité ou résistance différente quant aux variations de salinité dépendant de facteurs tels que (1) l’amplitude de la variation saline, (2) la durée de cette variation, (3) la sensibilité de l’espèce ainsi que le clade de zooxanthelles présent dans les tissus coralliens.

Par conséquent, les résultats obtenus au cours de ce mémoire montrent une influence non négligeable d’un choc hypo- ou hypersalin mais ne sont pas applicables à toutes les espèces formant les récifs. Ils donnent un premier aperçu et permettent l’élaboration de pistes quant à une meilleure compréhension des effets des chocs salins comme notamment par :

- 1) L’étude du clade de zooxanthelles présent dans les tissus coralliens afin de déterminer si un clade particulier présente une plus grande résistance à l’instar du clade D permettant une meilleure résistance aux stress thermiques
- 2) Une étude histologique des tissus permettant de mettre en évidence un changement de volume cellulaire ou des dégâts aux niveau tissulaire
- 3) La comparaison entre espèces face à des conditions similaires afin de mettre en évidence les mécanismes de résistance.
- 4) L’étude des chocs hypersalins, moins documentés que les chocs hyposalins, qui peuvent être notamment associés aux processus de dessalement dont l’utilisation dans les pays arides ne cesse d’augmenter à l’heure actuelle.
- 5) Un timing différent, calqué sur différents scénarios effectivement observés dans le milieu naturel, et donc également avec des épisodes de désalure plus longs.

# Références bibliographiques

Al-Horani F.A., Al-Moghrabi S.M., de Beer D. (2003). The mechanism of calcification and its relation to photosynthesis and respiration in the scleractinian coral *Galaxea fascicularis*. Marine Biology 142 :419-426

Allemand, D., Ferrier-Pagès, C., Furla, P., Houlbrèque, F., Puverel, S., Reynaud, S., Tambutté, É., Tambutté, S. and Zoccola, D. (2004). Biomineralisation in reef-building corals: from molecular mechanisms to environmental control. Comptes Rendus Palevol, 3(6-7), pp.453-467.

Allemand, D., Tambutté, E., Zoccola, D. and Tambutté, S. (2011). Coral reefs : Coral Calcification : Cell to Reefs. Dordrecht [Netherlands]: Springer, pp.119-150.

Arora N.K, Shingal V., Maheskware D.K (2006). Salinity-induced accumulation of poly-β-hydroxybutyrate in rhizobia indicating its role in cell protection. World Journal of Microbiology and Biotechnology 22 : 603-606

Ballantyne, J.S., Moon, T.W. (1986). Solute effects on mitochondria from an elasmobranch (*Raja erinacea*) and a teleost (*Pseudopleuronectes americanus*). Journal of Experimental Zoology. 239, 319-328.

Barange, M., Field, G., Harris, P., Hofmann, E., Perry, I. and Werner, E. (2010). Marine ecosystems and global change. Oxford: Oxford University Press, p.412 pp.

Bayer T., Neave M.J, Alsheikh-Hussain A., Aranda M., Mincer T., Hughen K., Apprill A., Voolstra C.R. (2013). The Microbiome of The Red Sea Coral *Stylophora pistillata* Is Dominated by Tissue-Associated *Endozooicomonas* Bacteria. Applied and Environmental Microbiology 79(15) : 4759-4762

Barsanti, L. and Gualtieri, P. (2006). Algae: Anatomy, Biochemistry and Biotechnology. Taylor and Francis, CRC Press, p.301 pp.

Berkelmans R., Jones A.M., Schaffelke B. (2012). Salinity Thresholds of Acropora spp. On The Great Barrier Reef. Coral Reefs 31(4) 1103-1110

Berkelmans R. (2009). Bleaching and mortality thresholds: How much is too much? In: van Oppen MJH, Lough JM (eds) *Coral bleaching: Patterns, processes, causes and consequences*, Eco- logical Studies 205. Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, pp103–119

Brown B.E., Le Tissier M.D.A., Bythell J.C. (1995). Mechanisms of bleaching deduced from histological studies of reef corals sampled during a natural bleaching event. *Marine Biology* 122:655—663

Borneman, E. (2001). *Aquarium corals*. Charlotte, VT: Microcosm Ltd.

Brown B.E. (1997). Coral Bleaching : causes and consequences. *Coral Reefs* 16 : 129-138

Burke, L., Reydar, K., Spalding, M. and Perry, A. (2011). *Reefs at risk revisited in the Coral Triangle*. World Ressources Institute, Washington, DC.

Butler I.R., Sommer B., Zann M., Zhao J.X., Pandolfi J.M. (2015). *Marine Pollution Bulletin* 96 : 356-367

Cesar, H., Burke, L. and Pet-Soede, L. (2003). *The economics of worldwide coral reef degradation*. Arnhem, the Netherlands: Cesar Environmental Economics Consulting (CEEC).

Chartrand K.M., Durako M.J., Blum J.E. (2009). Effect of Hyosalinity ont The Photophysiology of *Siderastrea radians*. *Marine Biology* 156 : 1691-1702

Cloud P.E. (1952). Preliminary report on the geology and marine environments of Onotoa Atoll, Gilbert Islands. *Atoll Research Bulletin* 12:1-73

Cole A.J., Pratchett M.S., Jones G.P. (2009). Effects of coral bleaching on the feeding response of two species of coral-feeding fish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 37: 11-15

Cox, R.A., Culkin, F., Riley, J.P. (1967). The electrical conductivity/chlorinity relationship in natural seawater. *Deep-Sea Research* 14, 203–220.

Cowlin M. (2012). Osmoreulation and the anthozoan dinoflagellate symbiosis. University Victoria of Wellington. Thesis.

Crossland C. (1928). Notes on the ecology of reef-builders of Tahiti. Proceedings of Zoological Society London 3:717–735

Cuif, J., Dauphin, Y., Freiwald, A., Gautret, P. and Zibrowius, H. (1999). Biochemical markers of zooxanthellae symbiosis in soluble matrices of skeleton of 24 Scleractinia species. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 123(3), pp.269-278.

Culkin, F. (1965). The major constituents of sea water. In: Riley, J.P., Skirrow, G. (Eds.), Chemical Oceanography, vol. 1. First Academic Press, New York, pp. 121–161 (Chapter 4).

Das, K.C., Das, C.K. (2000). Thoredoxin, a signet oxygen quencher and hydroxyl radical scavenger: redox independent functions. Biochemical and Biophysical Research Communications 277, 443– 447.

Devin, A., Guerin, B., Rigoulet, M. (1997). Control of oxidative phosphorylation in rat liver mitochondria: effect of ionic media. Biochimica et Biophysica Acta 1319, 293e300.

Dickson, A. (1981). An exact definition of total alkalinity and a procedure for the estimation of alkalinity and total inorganic carbon from titration data. Deep Sea Research Part A. Oceanographic Research Papers, 28(6), pp.609-623.

Dietz, T.H., Wilcox, S.J., Byrne, R.A., Silverman, H. (1997). Effects of hyperosmotic challenge on the freshwater bivalve *Dreissena poly- morpha*: importance of K+. Canadian Journal of Zoology 75, 697– 705.

Dittmar W. (1884). Report on researches into the composition of ocean water collected by H. M. S. Challenger: during the years 1873-1876. Physics and Chemistry, vol. 1, pp. 1-251

Downs C.A., Kramarsky-Winter E., Woodley C.M., Downs A., Winters G., Loya Y., Ostrander G.K. (2009) Cellular pathology and histopathology of hypo-salinity exposure on the coral *Stylophora pistillata*. Science of the Total Environment 407 : 4838-4851

Dubinsky Z., Edge, S., Morgan, M., Gleason, D. and Snell, T. (2005). Development of a coral cDNA array to examine gene expression profiles in Montastraea faveolata exposed to environmental stress. Marine Pollution Bulletin, 51(5-7), pp.507-523.

Dubinsky Z. and Stambler, N. (2011). Coral reefs. Dordrecht [Netherlands]: Springer.

Edmondson C.H. (1928). The ecology of an Hawaiian coral reef. Bishop Mus Bull 45:1–64

Egana, A. C., and L. H. DiSalvo. (1982). Mass expulsion of zooxanthellae by Easter Island corals. Pacific Science. 36:61-63

Emery W. and Mince, J. (1986). Global water masses: summary and review. Oceanologica acta, 9(4), pp.383-391.

Engebretson H., martin K.L.M. (1994) Effects of Decreased Salinity on Expulsion of Zooxanthellae in the Symbiotic Sea Anemone *Anthopleura elegantissima*. Pacific Science 48(4) 446-457

Fabricius, K. and Alderslade, P. (2001). Soft corals and sea fans. Townsville, Qld.: Australian Institute of Marine Science, 264pp.

Falkowski, P., Dubinsky, Z., Muscatine, L. and Porter, J. (1984). Light and the Bioenergetics of a Symbiotic Coral BioScience, 34(11), pp.705-709.

Ferrier-Pagès C. , Gattuso J.P., Jaubert J. (1999) Effect of small variations in salinity on the rates of photosynthesis and respiration of the zooxanthellate coral *Stylophora pistillata*. Marine Ecology Progress Series 181 : 309-314

Fofonoff, N. (1985). Physical properties of seawater: A new salinity scale and equation of state for seawater. Journal of Geophysical Research, 90(C2), p.3332.

Francini-Filho, R., Asp, N., Siegle, E., Hocevar, J., Lowyck, K., D'avila, N., Vasconcelos, A., Baitelo, R., Rezende, C., Omachi, C., Thompson, C. and Thompson, F. (2018). Perspectives on the Great Amazon Reef: Extension, Biodiversity, and Threats. Frontiers in Marine Science, 5, p.142.

Gates, R. D., Bagdasarian G., Muscatine L. (1992). Temperature stress causes host cell detachment in symbiotic cnidarians: Implications for coral bleaching. Biology Buletin (Woods Hole) 182:324- 332

Gates R., Hoegh-Guldberg O., McFall-Ngai M., Bil K. and Muscatine L. (1995). Free amino acids exhibit anthozoan "host factor" activity: they induce the release of photosynthate from symbiotic dinoflagellates in vitro. Proceedings of the National Academy of Sciences, 92(16), pp.7430-7434.

Goodbody I. (1961). Mass mortality of marine fauna following tropical rain. Ecology 42:150-155

Goreau, T. F. (1964). Mass expulsion of zooxanthellae from Jamaican reef communities after hurricane Flora. Science (Washington, D.C.) 16: 383-386.

Goreau T.J. et Macfarlane A.H. (1989). Reduced growth rate of *Montastrea annularis* following the 1987-1988 coral-bleaching event. Coral Reefs 8 :211-215

Gorham, E. (1961). Factors Influencing Supply of Major Ions to Inland Waters, with Special Reference to the Atmosphere. Geological Society of America Bulletin, 72(6), p.795.

Grant A., Rémond M. and Hinde R. (1998). Low molecular-weight factor from Plesiastrea versipora (Scleractinia) that modifies release and glycerol metabolism of isolated symbiotic algae. Marine Biology, 130(3), pp.553-557.

Grasshoff K., Kremling K. and Ehrhardt M. (2009). Methods of Seawater Analysis. John Wiley & Sons.

Gross E., Dilley R.A., San Pietro A. (1969) Control of electron flow in chloroplasts by cations. Archives of Biochemistry and Biophysics 134: 450-462

Halliwell B., Gutteridge J.M.C., (1999). Free Radicals in Biology and Medicine. Clarendon Press, Oxford.

Hédon L., Pilon R. and Puisay A. (2015). Hyposalinity stress compromises the fertilization of gametes more than the survival of coral larvae. Marine Environmental Research, 104, pp.1-9.

Hidaka M. (2016). Life History and Stress Response of Scleractinian Corals. Coral Reef Science, Coral Reefs of the World Vol. 5, Springer Japan.

Iglesias-Prieto R., Trench R.K. (1997) Acclimation and adaptation to irradiance in symbiotic dinoflagellates. II. Response of chlorophyll–protein complexes to different photon-flux densities. *Marine Biology* 130: 23-33

Jahnke L.S., White A.L. (2003) Long-term hyposaline and hypersaline stresses produce distinct antioxidant responses in the marine alga *Dunaliella tertiolecta*. *Journal of Plant Physiology* 160:1193–1202.

Jokiel, P., Maragos, J., Franzisket, L. (1978). Coral growth: buoyant weight technique. *Coral reefs: research methods*, UNESCO, Paris, pp.529-541.

Jokiel P.L., Hunter C.I., Tagushi S., Watari L., (1993). Ecological impact of a fresh-water « reef kill » in Kaneohe Bay, Oahu, Hawaii. *Coral Reefs* 12 :177-184

Jones, R. J. (1997). Changes in zooxanthellar densities and chlorophyll concentrations in corals during and after a bleaching event. *Marine Ecology Progress Series*, 158, 51–59

Karako J., Stambler N. and Dubinsky Z. (2004). Cellular Origin, Life in Extreme Habitats and Astrobiology: The taxonomy and evolution of the Zooxanthellae-Coral Symbiosis. pp.4: 539-557.

Kerswell A.P., Jones R.J. (2003) Effects of hypo-osmosis on the coral *Stylophora pistillata* : nature and cause of ‘low-salinity bleaching’. *Marine ecology Progress Series* 252 : 145-153

Kirk, J. (1994). Light and photosynthesis in aquatic ecosystems. 2nd ed. Cambridge, UK: Cambridge University Press, p.509 pp.

Forsch C., Knudsen M., Sorensen S.P. (1902) Reports on the determination of the constants for compilation of hydrographic tables. Kg/. Dan. Vidensk, Selsk. Skifter, 6 Raekke Naturvidensk. Mat, Copenhagen, vol. 12(1), pp. 1-151, 1902.

Koroleff F. (1970). Direct determination of ammonia in natural waters as indophenol blue. *Hydr. Comm.* 4p

Kühl M., Cohen Y., Dalsgaard T., Jørgensen B., Revsbech, N. (1995). Microenvironment

and photosynthesis of zooxanthellae in scleractinian corals studied with microsensors for O<sub>2</sub>, pH and light. Marine Ecology Progress Series, 117, pp.159-172.

Lang F., Busch G.L., Ritter M., Völkl H., Waldegger S., Gulbins E., Häussinger D. (1998) Functional Significance of Cell Volume Regulatory Mechanisms. Physiological Reviews 78: 247-306

Lewis E. (1980). The practical salinity scale 1978 and its antecedents. IEEE Journal of Oceanic Engineering, 5(1), pp.3-8.

Lirman D., Manzello D. (2009) Patterns of resistance and resilience of the stress-tolerant coral *Siderastrea radians* (Pallas) to sub-optimal salinity and sediment burial. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 369 : 72-77

Loya Y., Sakai K., Yamazato K., Nakano Y., Sambali H. and van Woesik R. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. Ecology Letters, 4(2), pp.122-131.

Lyman, J. (1969). Redefinition of salinity and chorinity. Limnology and Oceanography, 14(6), pp.928-929.

Manzello D., Lirman D. (2003) The Photosynthtic resilience of *Porites lutea* to salinity disturbance. Coral Reefs 22 : 537-540

Matthäus, W. and Ulrich Lass, H. (1995). The Recent Salt Inflow into the Baltic Sea. Journal of Physical Oceanography, 25(2), pp.280-286.

Mayfield A.B., Gates R.D. (2007) Osmoregulation in anthozoan-dinoflagellate symbiosis. Comparative Biochemistry and Physiology Part A 147 : 1-10

McIntyre, A. (2011). Life in the World's Oceans. Somerset: Wiley.

Millero, F. (2006). Chemical Oceanography. 4th ed. CRC Press, p.571pp.

Millero, F., Feistel, R., Wright, D., McDougall, T. (2008). The composition of Standard Seawater and the definition of the Reference-Composition Salinity Scale. Deep Sea Research Part I: Oceanographic Research Papers, 55(1), pp.50-72.

Moberg F., Nyström M., Kautsky N., Tedengren M., Jarayabhand P. (1997). Effects of reduced salinity on the rates of photosynthesis and respiration in the hermatypic corals *Porites lutea* and *Pocillopora damicornis*. Marine Ecology Progress Series 157 : 53-59

Mous P.J., Pet-Soede L., Erdmann M., Cesar H.S.J., Sadovy Y., Pet J.S. (2000). Cyanide fishing on Indonesian coral reefs for the live food fish market—What is the problem? SPC Live Reef Fish Information Bull 7:20–26

Moyes, C.D., Moon, T.W., Ballantyne, J.S. (1986). Osmotic effects on amino acid oxidation in skate liver mitochondria. Journal of Experimental Biology 125, 181e195

Muthinga N.A., Szmant A.M. (1987) The effects of Salinity Stress on The Rates of Aerobic Respiration and Photosynthesis in the Hermatypic Coral *Siderastrea radians*. Biology Bulletin 173 : 539-551

Nuttle W.K., Fourqurean J.W., Cosby B.J., Zieman J.C., Robblee M.B. (2000) The influence of net freshwater supply on salinity in Florida Bay. Wat Resour Res 36: (7)1805-1822

Ochsenkühn, M., Röthig, T., D'Angelo, C., Wiedenmann, J., Voolstra, C. (2017). The role of floridoside in osmoadaptation of coral-associated algal endosymbionts to high-salinity conditions. Science Advances, 3(8), p.e1602047.

Pepper, M., Sappino, A., Stoćklin, R., Montesano, R., Orci, L., Vassalli, J. (1993). Upregulation of urokinase receptor expression on migrating endothelial cells. The Journal of Cell Biology 122, 673– 684.

Pilson, M. (1998). An introduction to the chemistry of the sea. Cambridge: Cambridge University Press, p.431pp.

Prescott L., Harley J., Klein D., Willey J., Sherwood L., Woolverton C. (2005). Microbiology. Estados Unidos: McGraw-Hill.

Renault D'Allones M. (1994). *Les Océans*. Paris Presse universitaires de France

Ritchie K. (2011). Bacterial Symbionts of Corals and Symbiodinium. Beneficial Microorganisms in Multicellular Life Forms, Springer, Chap.9.

Roberts J.M., Davies P.M., Fixter L.M. (1999) Symbiotic anemones can grow when starved: nitrogen budget for *Anemonia viridis* in ammonium-supplemented seawater. Marine Biology 133: 29-35

Roberts D.A., Johnston E.L., Knott N.A., (2010). Impacts of desalination plant discharges on the marine environment : A critical review of published studies. Water Research 44 :5117-5128

Rosenberg E., Loya Y. (2004). Coral Health and Disease. Springer.

Rothig T., Ochsenkühn M.A., Roik A., Van De Merwe R., Voolstra C.R. (2016) Long-term salinity tolerance is accompanied by major restructuring of the coral bacterial microbiome. Molecular Ecology 25 : 1308-1323

Rohwer F., Seguritan V., Azam F., Knowlton N. (2002). Diversity and distribution of coral-associated bacteria. Marine Ecology Progress Series, 243, pp.1-10.

Rosenberg, E., Koren, O., Reshef, L., Efrony, R., Zilber-Rosenberg, I. (2007). The role of microorganisms in coral health, disease and evolution. Nature Reviews Microbiology, 5(5), pp.355-362.

Röthig T., Ochsenkühn M., Roik A., van der Merwe R., Voolstra C. (2016). Long-term salinity tolerance is accompanied by major restructuring of the coral bacterial microbiome. Molecular Ecology, 25(6), pp.1308-1323.

Rowan R., Knowlton N., Baker A.C., Jara J .(1997) Landscape ecology of algal symbionts creates variation in episodes of coral bleaching. Nature 338: 265-269

Ruppert E. and Barnes R. (2004). Invertebrate zoology. Cengage Learning Services.

Scoffin T.P. (1993). The geological effects of hurricanes on coral reefs and the interpretation of storm deposits. Coral Reefs 12 :203-221

Shick, J.M. (1991). Functional Biology of Sea Anemones. Chapman and Hall, London.

Siboni N., Ben-Dov E., Sivan A., Kushmaro A. (2008). Global distribution and diversity of coral-associated *Archaea* and their possible role in the coral holobiont nitrogen cycle.

Environmental Microbiology 10(11) : 2979-2990

Simon C., Ar Gall E., Levavasseur G., Deslandes E. (1999) Effects of short-term variations of salinity and temperature on the photosynthetic response of the red algae *Grateloupia doryphora* from Brittany (France). Botanica Marina 42: 437-440

Smith S.V., Key G.S. (1975), Carbon dioxide and metabolism in marine environments, Limnology and Oceanography, 20(3), 493–495

Solorzano L. (1969). Determination of ammonia in natural waters by the phenol-hypochloride method. Limnology and Oceanography, 25(4), 751-754

Sverdrup H.U., Johnson M.W., Fleming R.H. (1942). The Oceans, their Physics, Chemistry and General Biology. Prentice-Hall Inc., New York, (1087pp.).

Titlyanov, E., Titlyanova, T. (2002). Reef-Building Corals—Symbiotic Autotrophic Organisms: 1. General Structure, Feeding Pattern, and Light-Dependent Distribution in the Shelf. Russian Journal of Marine Biology, 28(1), pp.1-15.

van Oppen M.J.H., Mahiny A.J., Done T.J. (2005) Geographic distribution of zooxanthellae types in three coral species on the Great Barrier Reef sampled after the 2002 bleaching event. Coral Reefs 24: 482-487

Van Woesik R., De Vantier L.M., Glazebrook J.S. (1995). Effects of Cyclone 'Joy' on nearshore coral communities on the Great Barrier Reef. Marine Ecology Progress Series 128/261-270

Vernberg F.J., Vernberg W.B. (1972). Environmental physiology of marine animals. Springer-Verlag.

Veron, J. (2000). Corals of the world. Townsville: Australian Institute of Marine Science.

Vuorinen I. (1998). Proportion of copepod biomass declines with decreasing salinity in the Baltic Sea. ICES Journal of Marine Science, 55(4), pp.767-774.

Wooster W., Lee A., Dietrich G. (1969). Redefinition of salinity. Deep Sea Research and Oceanographic Abstracts, 16(3), pp.321-322.

Webster P.J., Holland G.J, Curry J.A, Chang H.R. (2005). Changes in Tropical Cyclone Number, Duration and Intensity in a Warming Environment. *Science* 309 : 1844-1847

Weis, V.M. (1993). The effect of dissolved inorganic carbon concentration on the photosynthesis of the symbiotic sea anemone *Aiptasia pulchella*: role of carbonic anhydrase. *Journal of Experimental Biology and Ecology* 174, 209–225.

Weis V., Reynolds W. (1999). Carbonic Anhydrase expression and synthesis in the sea anemone *Anthopleura elegantissima* are enhanced by the presence of dinoflagellate symbionts. *Physiological and Biochemical Zoology* 72, 307–316.

Wheatly M.G., Henry R.P. (1992.) Extracellular and intracellular acid–base regulation in crustaceans. *Journal of Experimental Zoology* 263, 127–142.

Whiteley N., Scott J., Breeze S., McCann L. (2001). Effects of water salinity on acid–base balance in decapod crustaceans. *Journal of Experimental Biology* 204, 1003–1011.

Xia J., Li Y., Zou D. (2004) Effects of salinity stress on PSII in *Ulva lactuca* as probed by chlorophyll Fluorescence measurements. *Aquat Bot* 80:129–137

# Annexe

Condition	Respiration moyenne de jour ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycles (n)	Respiration moyenne au jour 1 ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycles (n)	Respiration moyenne au jour 2 ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycle (n)
Contrôle	0,132	0,069	6	0,089	0,016	4	0,216	0,024	2
Contrôle	0,227	0,086	10	0,135	0,108	4	0,273	0,036	5
Hyposalin	0,059	0,015	9	0,054	0,012	4	0,071	0,019	5
Hyposalin	0,057	0,022	8	0,065	0,002	4	0,051	0,015	4
Hyposalin	0,061	0,014	9	0,062	0,019	4	0,064	0,015	5
Hypersalin	0,053	0,022	9	0,037	0,012	4	0,066	0,023	5
Hypersalin	-	-	-	-	-	-	0,026	0,011	3
Hypersalin	0,069	0,018	9	0,058	0,009	4	0,079	0,0018	5

Table 1.1: Valeurs moyennes de respiration calculées sur base des graphiques obtenus lors de l'enregistrement par l'IKS sur l'ordinateur central. Ces valeurs représentent la consommation et/ou production d'oxygène durant la phase éclairée (jour) dans les respiromètres contenant chacun une bouture de *S.hystrix* dans les trois conditions expérimentales Les valeurs de respiration et d'écart-type sont exprimées en  $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1}$ . Le nombre de cycles représente le nombre de cycles fermés utilisés graphiquement pour calculer les respirations moyennes

Condition	Respiration moyenne de nuit ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycles (n)	Respiration moyenne à la nuit 1 ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycles (n)	Respiration moyenne à la nuit 2 ( $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1} \cdot \text{h}^{-1}$ )	Ecart-type	Nombre de cycle (n)
Contrôle	-0,136	0,013	12	-0,131	0,017	6	-0,139	0,010	6
Contrôle	-0,148	0,014	12	-0,140	0,017	6	-0,159	0,012	6
Hyposalin	-0,188	0,014	12	-0,190	0,024	6	-0,189	0,005	6
Hyposalin	-0,165	0,012	12	-0,158	0,010	6	-0,174	0,008	6
Hyposalin	-0,217	0,013	12	-0,216	0,017	6	-0,221	0,009	6
Hypersalin	-0,186	0,011	12	-0,184	0,015	5	-0,180	0,007	6
Hypersalin	-0,152	0,012	12	-0,149	0,013	6	-0,156	0,009	6
Hypersalin	-0,203	0,013	12	-0,200	0,015	6	-0,156	0,009	6

Table 1.2: Valeurs moyennes de respiration calculées sur base des graphiques obtenus lors de l'enregistrement par l'IKS sur l'ordinateur central.

Ces valeurs représentent la consommation et/ou production d'oxygène durant la phase non éclairée (nuit) dans les respiromètres contenant chacun une bouture de *S. hystrix* dans les trois conditions. Les valeurs de respiration et d'écart-type sont exprimées en  $\text{mgO}_2 \cdot \text{gBout}^{-1}$ . Le nombre de cycles représente le nombre de cycles fermés utilisés graphiquement pour calculer les respirations moyenne

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 1 en condition hypersalin

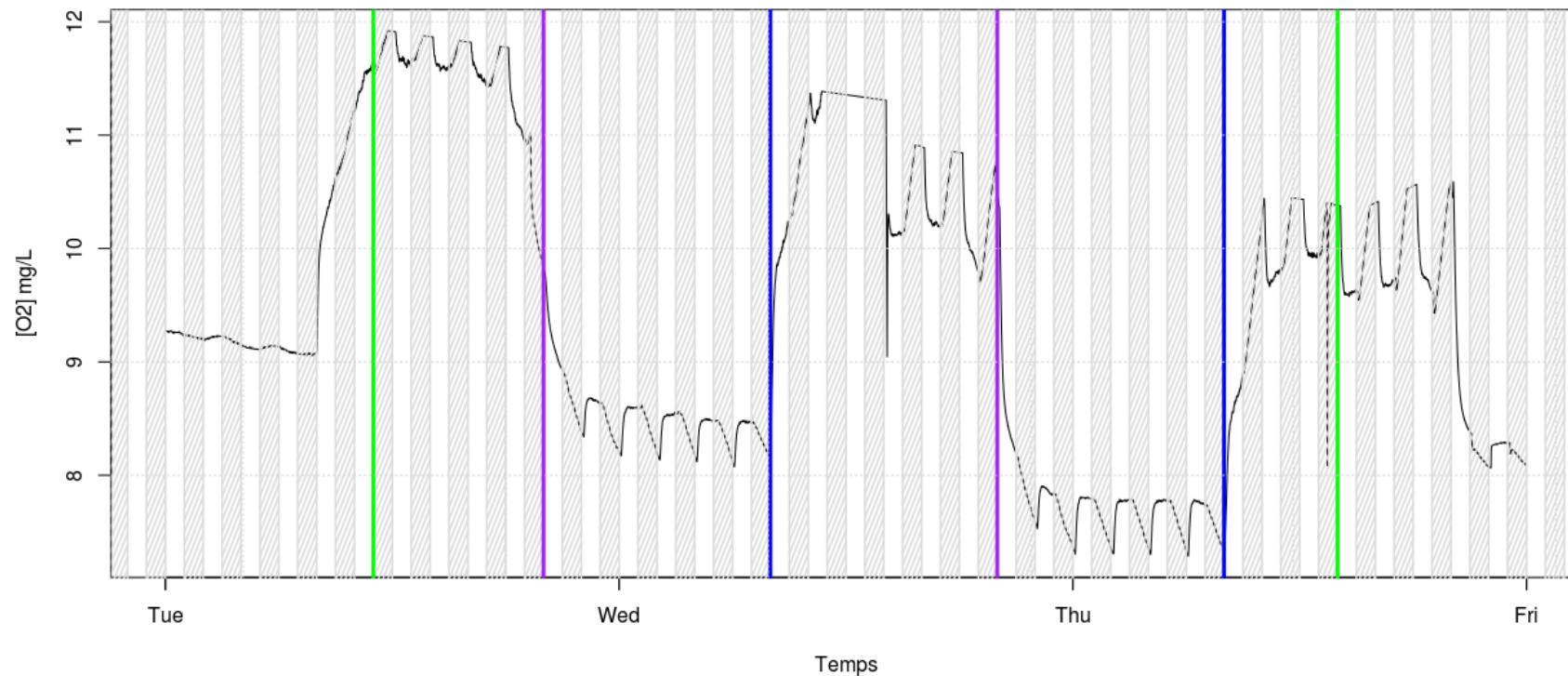


Figure 6.1 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 1 correspondant à une bouture placée en condition contrôle ( $S = 35$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 2 en condition hypersalin

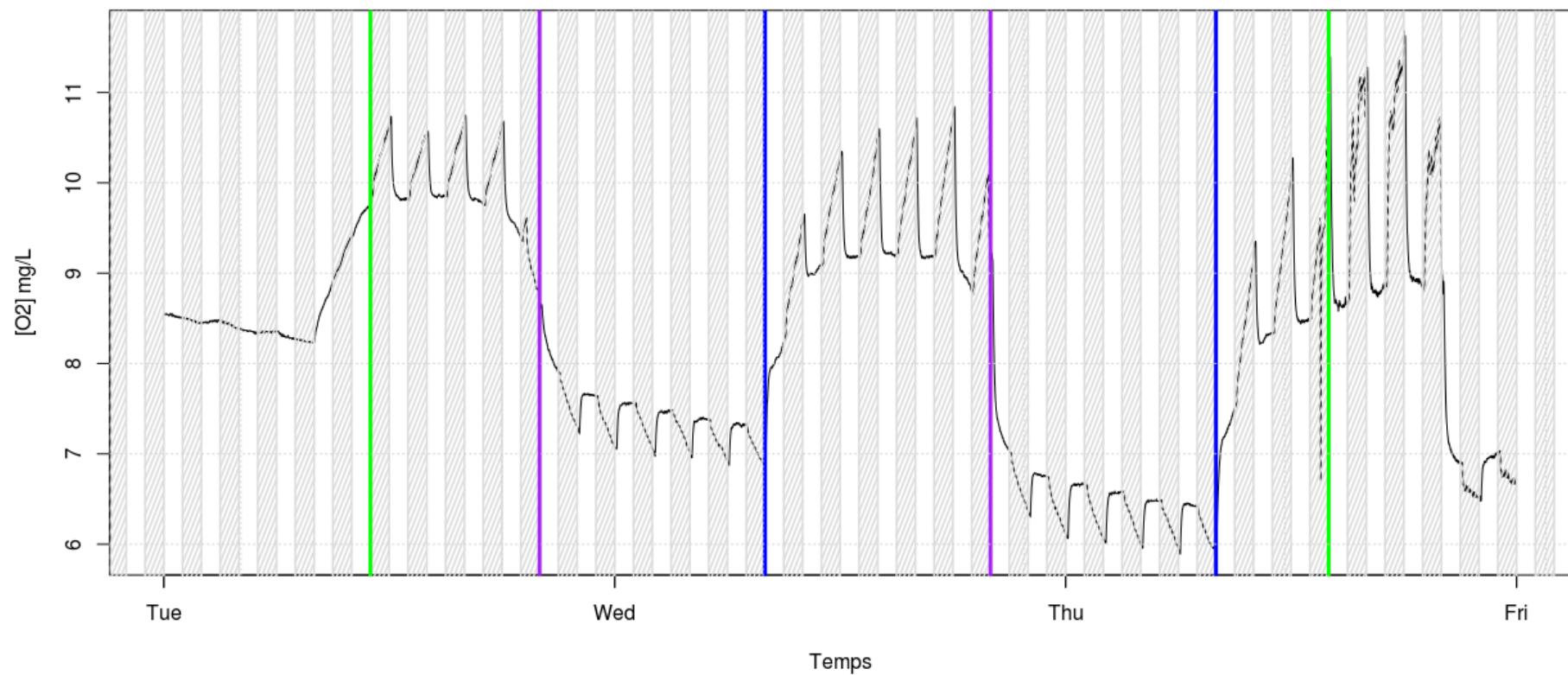


Figure 1. 7 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 2 correspondant à une bouture placée en condition contrôle ( $S = 35$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 3 en condition hypersalin

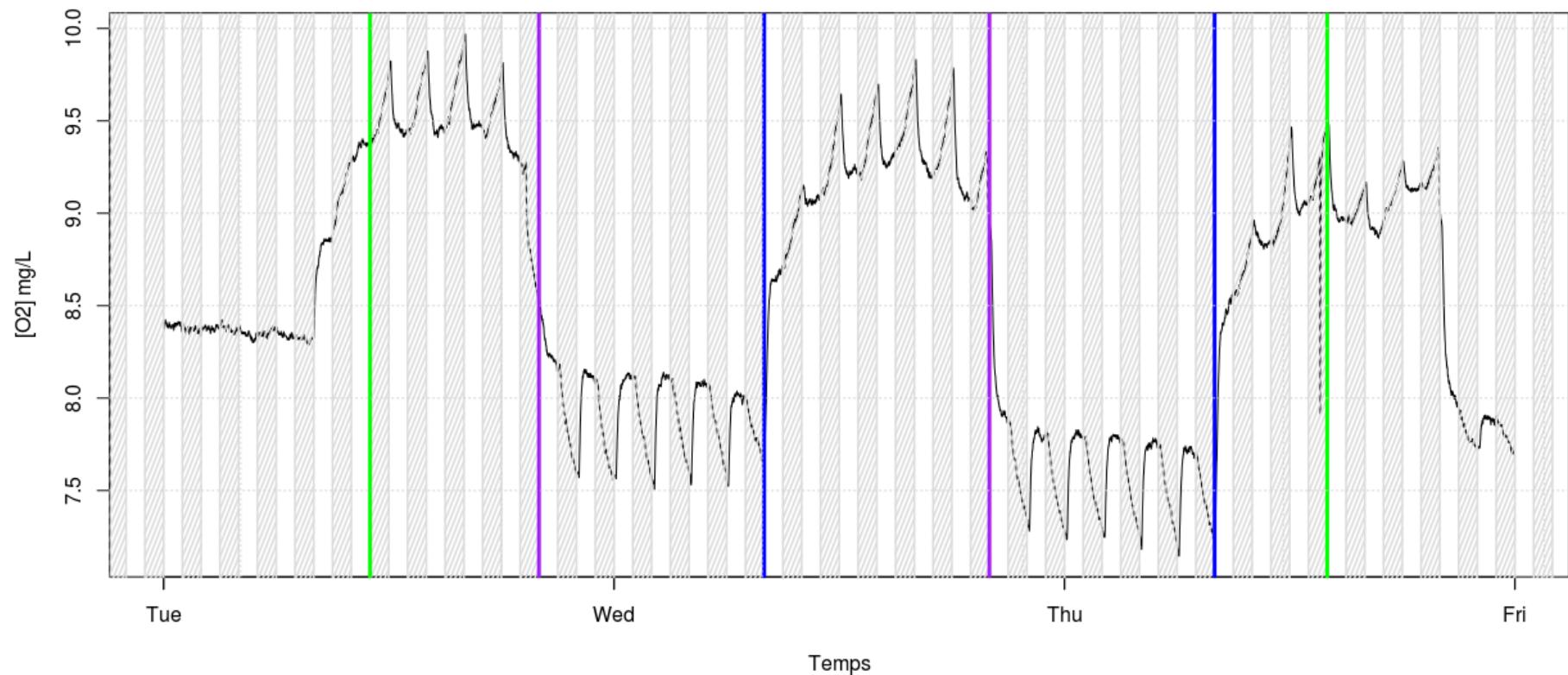


Figure 1.3 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 3 correspondant à une bouture placée en condition hyposaline ( $S = 28$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 4 en condition hypersalin

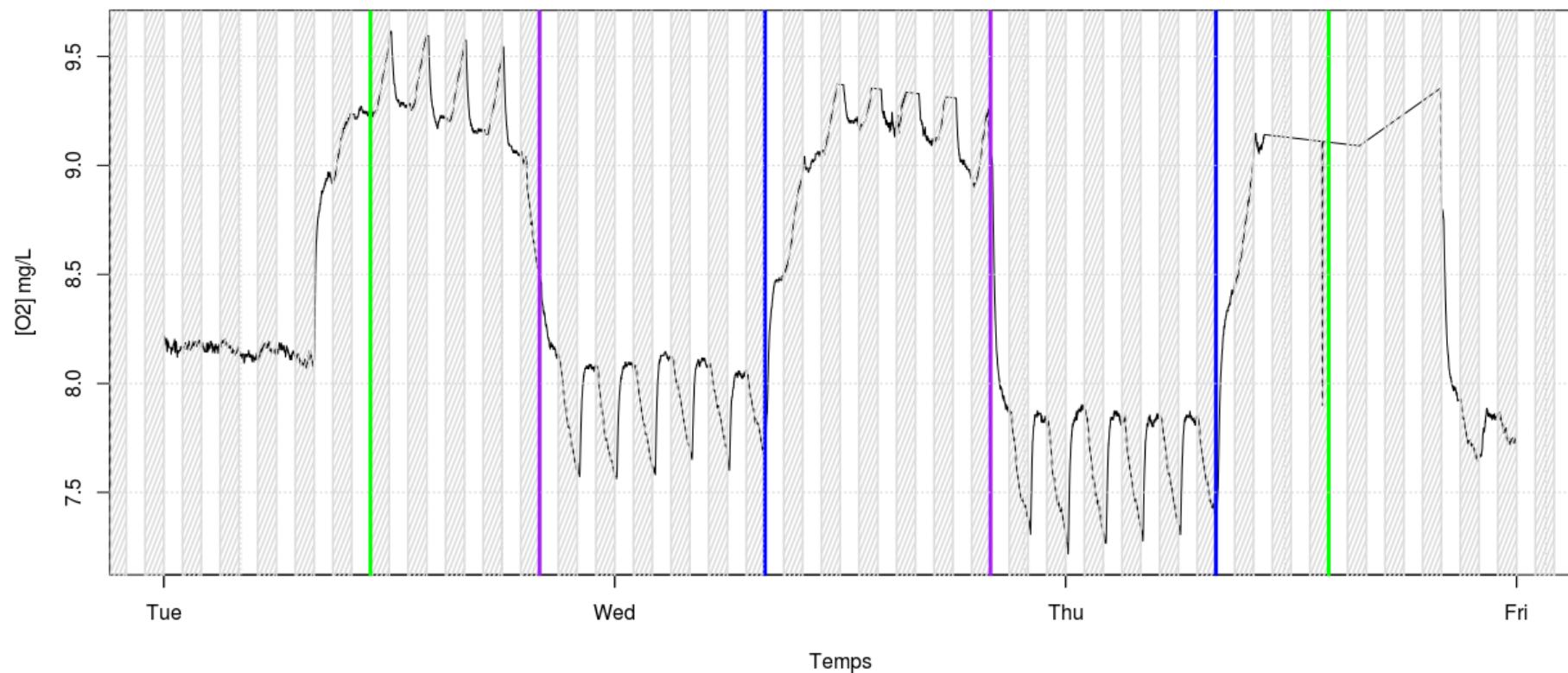


Figure 1.4: Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 4 correspondant à une bouture placée en condition hyposaline ( $S = 28$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 5 en condition hypersalin

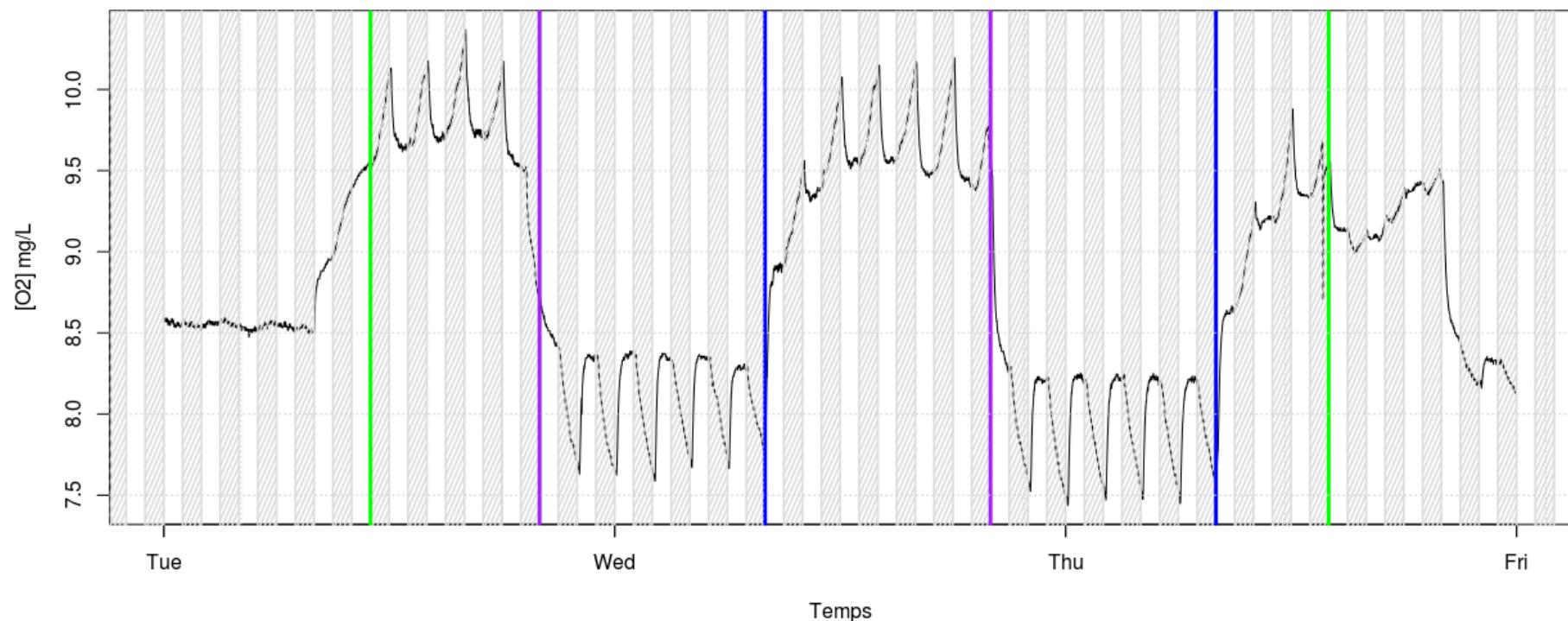


Figure 1.5 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 5 correspondant à une bouture placée en condition hyposaline ( $S = 28$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 6 en condition hypersalin

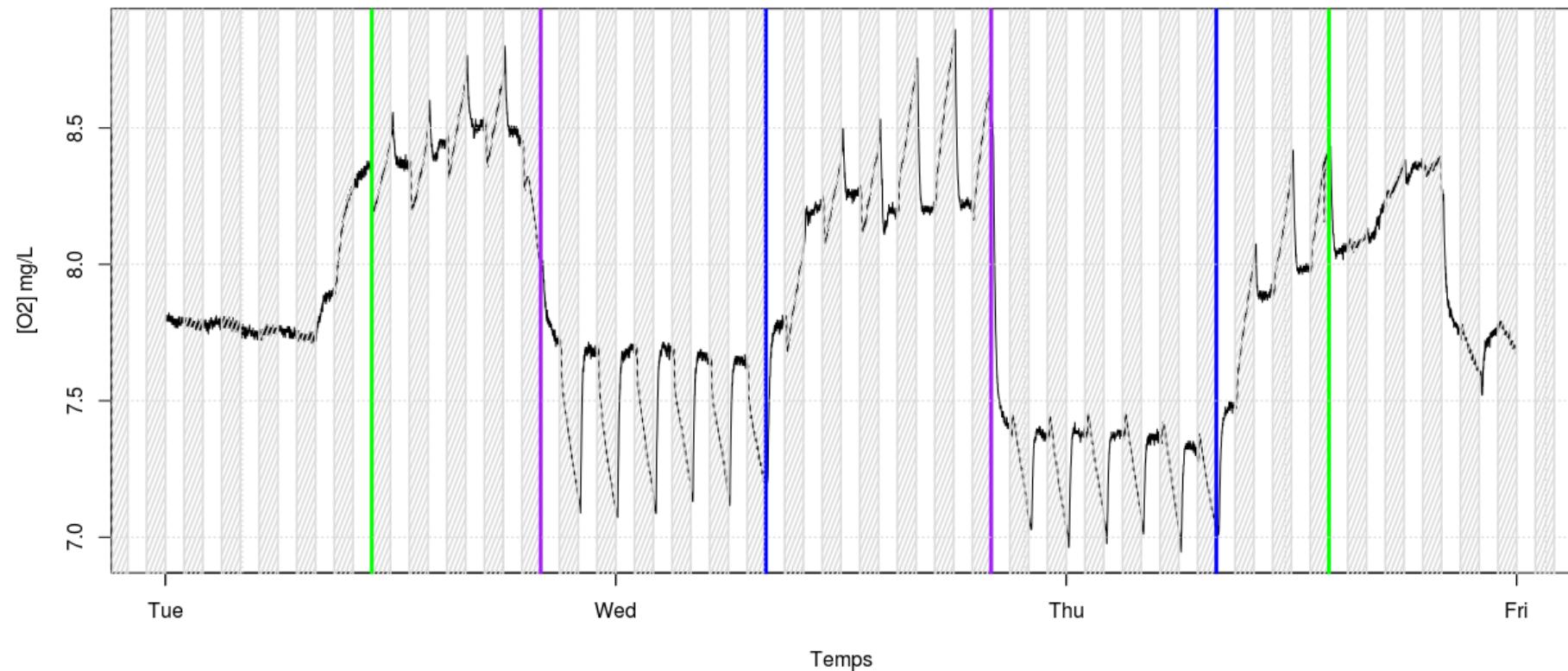


Figure 1.6 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 6 correspondant à une bouture placée en condition hypersaline ( $S = 42$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 7 en condition hypersalin

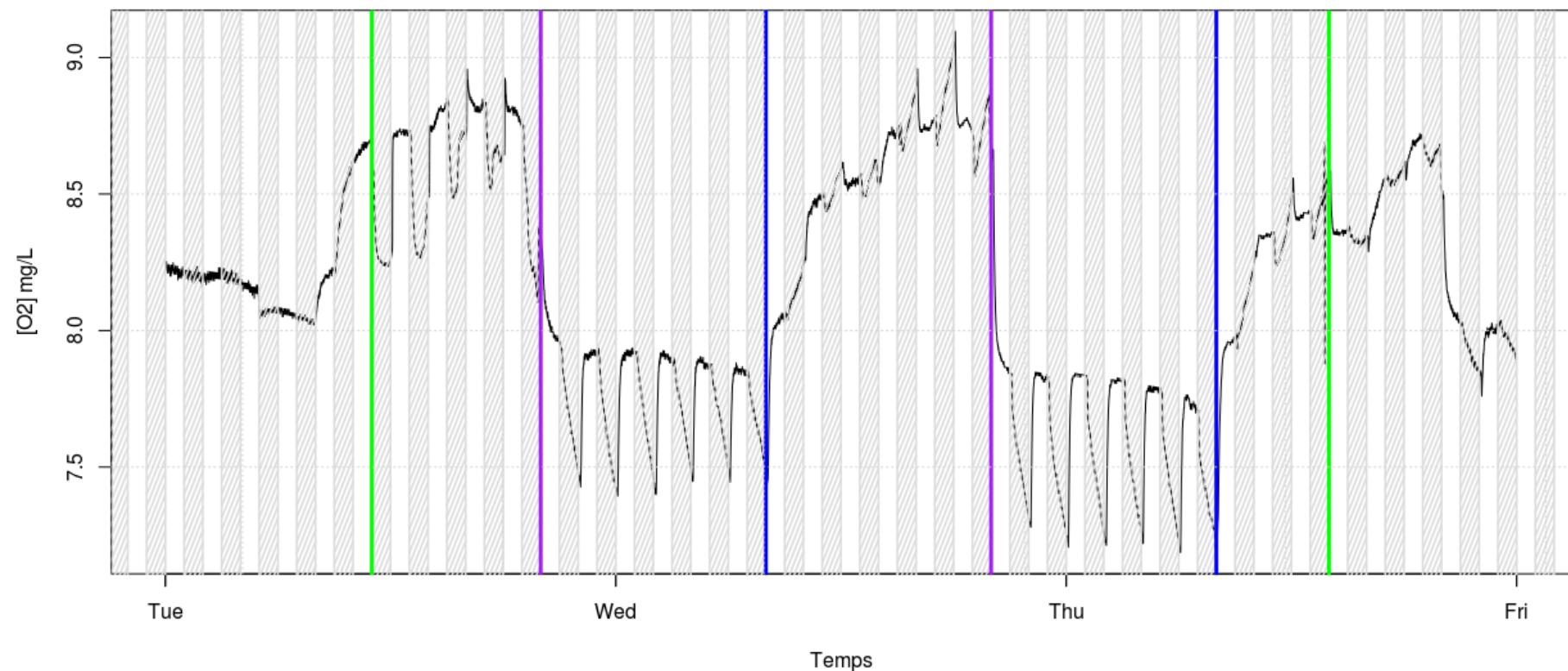


Figure 1.7 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 7 correspondant à une bouture placée en condition hypersaline ( $S = 42$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages

### Variation de la concentration en oxygène dissous dans le respiromètre 8 en condition hypersalin

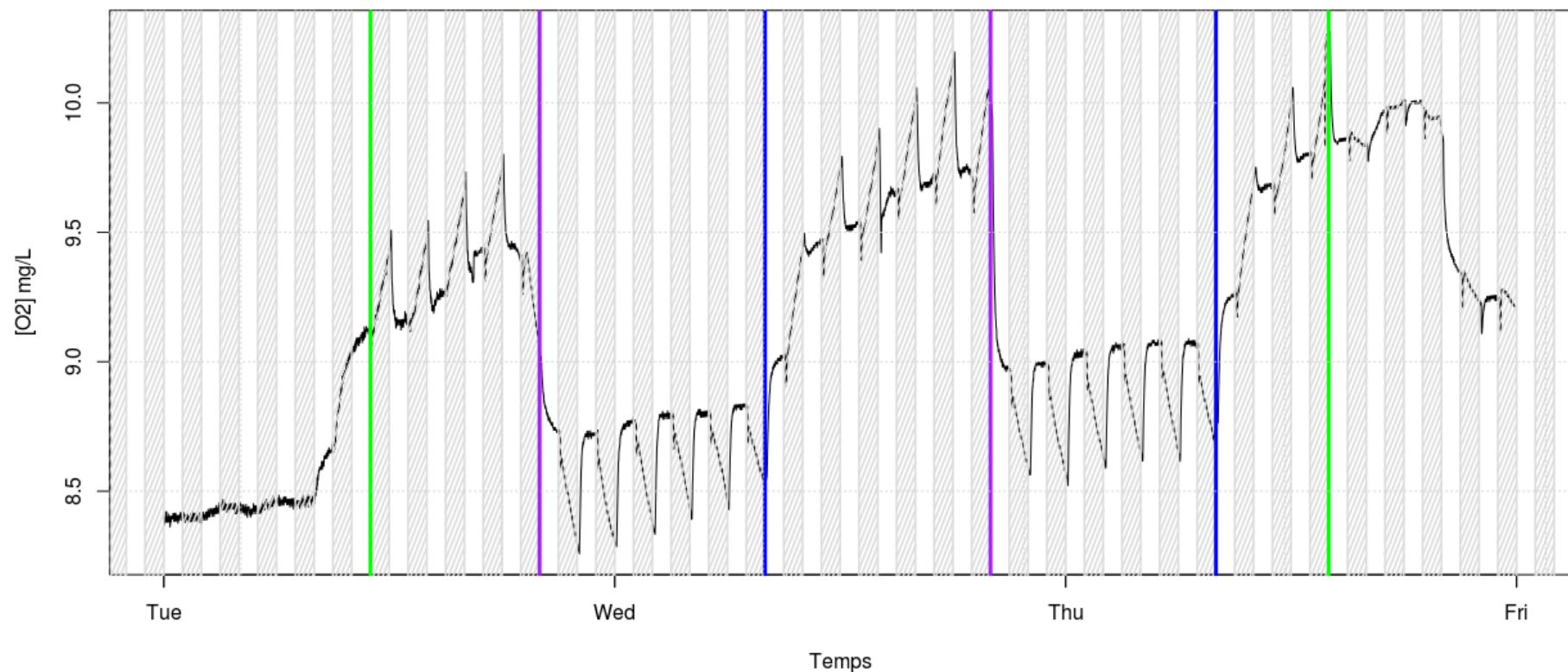


Figure 1.8 : Variations d'oxygène dissous dans le respiromètre 8 correspondant à une bouture placée en condition hypersaline ( $S = 45$ ). Les zones grises représentent les cycles fermés dans les respiromètres à partir desquels la consommation et/ou production d'oxygène sont calculées. Les lignes vertes représentent respectivement le début et la fin de l'expérience d'hypo- et d'hypersalinité, les lignes bleues correspondent à l'allumage des éclairages et les lignes mauves à l'extinction des éclairages