



**Dynamique des populations de coraux scléractiniaires en milieu insulaire fragmenté (Polynésie française) : importance des traits d’histoire de vie, susceptibilité aux perturbations naturelles, et implications pour la trajectoire des populations et la résilience des récifs coralliens**

Mohsen Kayal

► **To cite this version:**

Mohsen Kayal. Dynamique des populations de coraux scléractiniaires en milieu insulaire fragmenté (Polynésie française) : importance des traits d’histoire de vie, susceptibilité aux perturbations naturelles, et implications pour la trajectoire des populations et la résilience des récifs coralliens. Biodiversité et Ecologie. École Pratique des Hautes Études (USR 3278 CNRS – CRILOBE – EPHE, Moorea, Polynésie française); Université de Perpignan (Laboratoire d’Excellence “CORAIL”, Perpignan, France), 2011. Français. <tel-01251936>

**HAL Id: tel-01251936**

**<http://hal.ird.fr/tel-01251936>**

Submitted on 7 Jan 2016

**HAL** is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est émanant des établissements d'enseignement et de destinée au dépôt et à la diffusion de documents recherche français ou étrangers, des laboratoires scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0 International License

**École Pratique des Hautes Études**

Mention « Systèmes Intégrés, Environnement et Biodiversité »

**Dynamique des populations de coraux scléactiniaires  
en milieu insulaire fragmenté (Polynésie française) :  
importance des traits d’histoire de vie,  
susceptibilité aux perturbations naturelles,  
et implications pour la trajectoire des populations  
et la résilience des récifs coralliens**

Thèse de doctorat présentée par

**M. Mohsen KAYAL**

Discipline « Océanologie Biologique et Environnement Marin »

Sous la direction scientifique de

M. Mehdi ADJEROUD, Directeur de Recherche

**Évalué par un jury composé de**

M. Michel KULBICKI, Directeur de Recherche IRD (Rapporteur)

M. Tarik MEZIANE, Maître de Conférences MNHN (Rapporteur)

M. René GALZIN, Directeur d’Études EPHE (Examineur)

M. Roger PRODON, Directeur d’Études EPHE (Examineur)

M. Eric THIÉBAUT, Maître de Conférences UPMC (Examineur)

M. Mehdi ADJEROUD, Directeur de Recherche IRD (Directeur de Thèse)

Mai 2011

**École Pratique des Hautes Études**

Field of study « Integrated Systems, Environment, and Biodiversity »

**Population dynamics of scleractinian corals  
in a fragmented insular system (French Polynesia):  
importance of species life history traits,  
susceptibility to natural disturbances,  
and implications for population trajectories  
and resilience of coral reefs**

PhD thesis presented by

**M. Mohsen KAYAL**

Speciality « Biological Oceanography and Marine Biology »

Under the scientific supervision of

M. Mehdi ADJEROUD, Director of Research

**Evaluated by a committee comprising**

M. Michel KULBICKI, Director of Research IRD (Rapporteur)

M. Tarik MEZIANE, Lecturer MNHN (Rapporteur)

M. René GALZIN, Director of Studies EPHE (Examiner)

M. Roger PRODON, Director of Studies EPHE (Examiner)

M. Eric THIÉBAUT, Lecturer UPMC (Examiner)

M. Mehdi ADJEROUD, Director of Research IRD (PhD Advisor)

May 2011

## Résumé

Les récifs coralliens sont soumis à une augmentation de la fréquence, de l'intensité et de la diversité des perturbations qui menacent la persistance des populations de coraux, ainsi que celle des espèces qui y sont associées. Les récifs de l'archipel de la Société en Polynésie française ont récemment connu deux perturbations majeures, une explosion démographique de l'étoile de mer corallivore *Acanthaster planci* et un cyclone. Dans ce contexte, ce programme de recherche a porté sur l'étude de la dynamique des populations de coraux et des principales communautés qui y sont associées sur la pente externe des îles de Moorea et de Raiatea.

Les dynamiques des populations coralliennes et des communautés récifales sont gouvernées par une combinaison de facteurs intrinsèques propres aux espèces (*e.g.*, taux de recrutement, vitesse de croissance, taux de mortalité, et susceptibilité aux facteurs de régulation) et de facteurs extrinsèques caractéristiques de leur environnement (*e.g.*, qualité de l'habitat, degré de stress biotique et abiotique, fréquence et intensité des perturbations). En Polynésie française, ces dynamiques sont fortement orientées par les perturbations naturelles de grandes ampleurs qui influencent fortement la taille, la structure et la composition des communautés.

Le premier volet de ce doctorat évalue l'impact de deux perturbations successives, l'explosion démographique d'*Acanthaster* et le cyclone, sur la dynamique des communautés récifales, et les conséquences sur la diversité et l'abondance des espèces. Cette première partie permet notamment de qualifier les modalités d'action de ces perturbations, ainsi que de quantifier leurs effets à différentes échelles spatiales et temporelles. Sur chacune des îles étudiées, les densités d'*Acanthaster* ont d'abord été observées sur une localité relativement restreinte à la base du récif de la pente externe, où les prédateurs ont fortement extirpé les populations coralliennes avant de se propager successivement aux sites et profondeurs adjacents, propageant ainsi progressivement la prolifération à l'ensemble du système récifal insulaire. De même, les *Acanthaster* ont montré des préférences alimentaires marquées selon les taxa coralliens, avec les genres *Acropora*, *Montipora*, autres genres scléactiniaires et *Pocillopora* ont été préférentiellement dévorés avant que ces prédateurs n'impactent significativement le genre *Porites*. Le passage du cyclone a montré relativement peu d'impact sur le recouvrement corallien sur des récifs déjà fortement affectés par les *Acanthaster*, mais a cependant fortement dégradé la structure physique des habitats récifaux auxquels sont inféodées de nombreuses espèces. Dans l'ensemble, le déclin corallien a résulté en une augmentation de la couverture en turf algal suite à une libération de la pression de compétition sur le substrat, et s'est répercuté dans le réseau trophique avec un effondrement des assemblages de poissons corallivores (famille Chaetodontidae) et, à l'inverse, un certain essor des assemblages de poissons herbivores (famille Scaridae). Cette réponse de l'écosystème, en termes de remaniement des assemblages de consommateurs en faveur de la régulation algale et la récupération corallienne, semble caractériser un écosystème à fort potentiel de résilience. Cependant, l'ampleur exceptionnelle des deux récentes perturbations, et la dérive progressive de la structure des communautés coralliennes face à la récurrence des perturbations, s'avèrent

préoccupantes quant au maintien des services écologiques et de la diversité des récifs de la Polynésie française.

Le second volet de ce manuscrit examine plus spécifiquement la dynamique des populations de coraux, sa variabilité spatiale et temporelle, et son lien avec les traits d'histoire de vie des espèces et avec les conditions environnementales. Cette seconde partie permet notamment de qualifier la structure de taille et de quantifier les taux de recrutement, de croissance et de mortalité des espèces dominantes du paysage corallien en Polynésie française, et d'identifier les stratégies de vie de ces taxa. *Pocillopora* montre une stratégie de type opportuniste, avec un fort investissement dans la production et la dispersion larvaire, et une taille et une durée de vie relativement limitée des colonies. A l'inverse, *Porites* montre une stratégie basée sur la persistance des colonies sur le récif, avec un faible taux de colonisation des habitats, mais en contrepartie une longévité importante et une forte résistance face aux perturbations. *Acropora* montre une stratégie encore distincte et basée sur la compétition, avec un taux de recrutement intermédiaire et une forte vitesse de croissance, mais cependant une susceptibilité importante aux perturbations. Avec leurs traits d'histoire de vie respectifs, ces différents taxa coralliens montrent des habiletés variées à se maintenir et à dominer l'habitat récifal selon différents scénarios environnementaux.

Le troisième volet de ce programme de recherche doctoral se concentre sur l'élaboration d'un modèle mathématique qui permet de prédire la trajectoire des assemblages coralliens sous divers scénarios environnementaux. Cette troisième partie permet notamment de simuler la dynamique des populations des principaux taxa sclérectiniaux de Polynésie française, (1) lors d'une phase de colonisation de l'habitat récifal, et (2) face à une augmentation hypothétique de la fréquence des proliférations du prédateur *Acanthaster*. En concordance avec les stratégies de vie des espèces telles qu'identifiées au second volet de ce manuscrit, *Pocillopora* s'avère être le meilleur colonisateur des habitats, *Acropora* domine les assemblages sous un environnement relativement stable, et *Porites* est le moins affecté par les perturbations répétitives. La récurrence des perturbations affecte la structure et la pérennité des assemblages coralliens.

Grâce à une pression anthropique relativement faible et restreinte à quelques sites particuliers, les récifs coralliens de la Polynésie française figurent parmi les plus résilients de notre planète. Cependant, à l'image d'autres récifs, les suivis à long terme montrent une augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations qui en viennent à menacer le maintien des coraux, ainsi que des communautés récifales qui y sont associées. Aujourd'hui, les récifs coralliens sont globalement en déclin, et semblent être les précurseurs d'une dynamique partagée par de nombreux écosystèmes naturels. Dans l'ère actuelle des perturbations anthropiques et des changements climatiques globaux, l'investigation des processus de régulation des communautés et des capacités de résilience s'avère primordiale pour une gestion durable de ces écosystèmes si précieux.

### **Mots clefs**

Recrutement, Croissance, Mortalité, Régulation, Prédation, Compétition, *Acanthaster planci*, Cyclone, Biodiversité, *Phase-shift*, Modélisation, Changement climatique.

## Abstract

Coral reefs are experiencing increased frequency, intensity, and diversity of disturbances that threaten not only the corals themselves, but many associated species as well. The reefs located in the Society archipelago, French Polynesia, recently underwent two major disturbances: an outbreak of the corallivorous sea star *Acanthaster planci* and a cyclone. This investigation focuses on the dynamics of coral populations and of the major associated communities of the outer reef slopes of the islands Moorea and Raiatea in the context of these two disturbances.

Coral population dynamics, as well as reef community dynamics, are governed by a combination of intrinsic factors specific to species (*e.g.*, recruitment, growth, and mortality rates, and susceptibilities to various regulations) and extrinsic factors characteristic of their environment (*e.g.*, quality of habitats, levels of biotic and abiotic stress, frequency and intensity of disturbances). In French Polynesia, these dynamics are strongly influenced by natural disturbances that affect the size, the structure, and the composition of communities.

The first section of this PhD estimates the impact of two successive disturbances, the aforementioned *Acanthaster* outbreak and cyclone, on the dynamics of reef communities, and evaluates their consequences for species diversity and abundance by detailing the progression of these disturbances and quantifying their effects, including their spatial and temporal scales. For the sea star outbreak, on both studied islands *Acanthaster* densities were first observed in relatively restricted locations situated at the bottom of the outer reef slopes, where these predators greatly depleted coral populations before moving successively to adjacent sites, progressively spreading the outbreak to the whole insular reef system. Aside from this mode of progression, *Acanthaster* displayed strong feeding preferences among coral taxa, with the genera *Acropora*, *Montipora*, other scleractinians, and *Pocillopora* hierarchically preyed upon before these predators significantly impacted the genus *Porites*. While the cyclone did not display a significant impact on the coral cover of these reefs, which had already been highly impacted by *Acanthaster*; however, the cyclone did strongly damage the physical structure of the reef habitats upon which many species rely. Overall, the decline of corals resulted in an increase in the cover of turf algae, enabled by the relaxed competition for space, and it indirectly affected the trophic chain leading to a collapse of corallivorous fish assemblages (family Chaetodontidae) and a relative increase of herbivore fish assemblages (family Scaridae). This response of the ecosystem, with respect to consumer pressures which favor algae regulation and coral recovery, seems to characterize an ecosystem with high resilience potential; however, the exceptional severity of recent disturbances and the progressive drift in the structure of coral communities facing recurrent perturbations are of concern for the maintenance of the ecological services and the diversity of reefs in French Polynesia.

The second section of this thesis investigates the spatial and temporal variability of coral population dynamics and their link with species life history traits and environmental conditions. This second part qualifies the size structure and quantifies the recruitment, growth, and mortality rates of the dominant coral species in French Polynesia, and identifies the life strategies of these taxa. *Pocillopora* displays an opportunistic strategy, with high production

and dispersion of larvae, and small, relatively short-lived colonies. In contrast, *Porites* engages in a strategy based on the persistence of colonies on the reef, with a low rate of habitat colonization counterbalanced by elevated longevity and high resistance to disturbances. *Acropora* engages in a different strategy from both *Pocillopora* and *Porites*, which is based on competition and which displays an intermediate recruitment rate and relatively fast growth, but also high susceptibility to disturbances. Considering their respective life strategies, these coral taxa must rely on different environmental scenarios for their maintenance and for dominating reef habitats.

The third section of this doctoral investigation focuses on the elaboration of a mathematical model that allows predicting the trajectory of coral assemblages under various environmental scenarios. This third part simulates the population dynamics of the major scleractinian taxa in French Polynesia both (1) during the colonization of the reef habitat, and (2) in the face of a hypothetical increase in the frequency of *Acanthaster* outbreaks. In accordance with the life strategies identified in the second section of this thesis, *Pocillopora* appears as the best colonizer of reef habitats, *Acropora* dominates the assemblages in a relatively stable environment, and *Porites* is the less impacted by repeated disturbances. The recurrence of disturbances affects the structure and the perennity of coral assemblages.

Thanks to the relatively low and spatially restricted anthropic pressures in French Polynesia, coral reefs in this region are among the most resilient on our planet. As on many reefs, however, long term monitoring programs show an increase in the frequency and intensity of disturbances that threaten the maintenance of corals, as well as their associated communities. Today, coral reefs are in decline globally, and they seem to be heralds of a dynamic shared by many natural ecosystems. In the present era of anthropic disturbances and global climate change, the investigation of community regulation and resilience processes appears crucial for the durable management of these valuable ecosystems.

### **Key words**

Recruitment, Growth, Mortality, Regulation, Predation, Competition, *Acanthaster planci*, Cyclone, Biodiversity, Phase-shift, Model, Climate change.

*Je dédie cette thèse à tous ceux qui, chacun à sa propre portée, ont contribué, contribuent et contribueront, à l'acquisition et à la diffusion de la connaissance.*

## **Financement**

Ce travail doctoral a été réalisé grâce à une bourse de thèse issue d'un partenariat établi avec deux institutions privées, la Société Polynésienne des Eaux et de l'Assainissement (SPEA, filiale de SUEZ Environnement, Polynésie française) et l'association Planète Urgence (France). La participation de ces institutions a permis la concrétisation des travaux présentés dans le présent manuscrit, ainsi que la participation de dizaines de volontaires de Planète Urgence qui ont apporté leurs compétences et leur main d'œuvre pour la réalisation des échantillonnages à Moorea (Polynésie française), et qui en contre-partie ont été sensibilisés aux principales questions quant au fonctionnement écologique des récifs coralliens. Le partenariat avec Planète Urgence a également abouti à la rédaction de divers articles de vulgarisation, qui ont permis de disséminer certaines connaissances à un plus vaste public. Ce doctorat a été appuyé par une aide du Fonds de Solidarité et de Développement des Initiatives Etudiantes (FSDIE) de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE, Paris). Ces travaux de thèse ont également été soutenus par la firme Aqua Lung (filiale d'Air Liquide, France) sous la forme d'un sponsoring des équipements de plongée.

Les activités de recherche effectuées au cours de cette thèse ont été financées par différentes sources : Ministère de l'Enseignement Supérieur et de la Recherche, Ministère de l'Outre-Mer, programme européen PSICoPopS (EC FP7 - PIOF-220798), Ecole Pratique des Hautes Etudes.

## Remerciements

Avant de plonger dans le vif du sujet, j'aimerais commencer par adresser mes reconnaissances à un certain nombre de personnes qui ont contribué à l'élaboration, la réalisation et la mise en forme finale de ce projet. Ce travail doctoral se veut le fruit d'un accomplissement individuel, au sein d'une dynamique collective d'un groupe porteur, composé d'individus et d'amis avant tout.

Je tiens tout d'abord à diriger mes sincères remerciements à mon directeur de thèse, Mehdi Adjeroud, Directeur de Recherche à l'Institut de Recherche pour le Développement (IRD, Nouméa, Nouvelle-Calédonie), pour ces années d'encadrement, et la patience et le grand talent de supervision dont il a su faire preuve. Je retiendrai en exemple cette aptitude à garder en permanence un recul important sur la situation, et à conserver cette double facette de rigueur scientifique combinée à une amicalité chaleureuse. J'ai énormément appris durant ces dernières années.

Je serai toujours reconnaissant aux dirigeants de l'USR 3278 CNRS-EPHE CRIOBE, Serge Planes, Directeur de Recherche au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS, Moorea, Polynésie française), et René Galzin, Directeur d'Etudes à l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE, Perpignan, France), pour avoir accepté la réalisation de cette thèse malgré son financement inhabituel, et pour toutes les complications administratives conséquentes auxquelles ils ont dû faire face durant sa réalisation. Merci pour ce temps consacré et pour la sympathie de tous les jours.

Je remercie également Bruno Delesalle, Maître de Conférences à l'EPHE (Perpignan, France), pour son aide et ses nombreux conseils quant aux démarches administratives que j'ai eu à mener auprès de l'EPHE tout au long de cette thèse.

Sur le plan scientifique, je remercie particulièrement ceux qui se sont investis dans ma « co-supervision » en parallèle de mon directeur de thèse, et m'ont accompagné dans la mise en place du protocole scientifique, la réalisation sur le terrain et la mise en forme sur papier des résultats de ce travail doctoral. Hunter S. Lenihan, Professeur à l'University of California (Santa Barbara, USA), qui est probablement l'une des personnalités les plus cools dans le milieu de l'écologie récifal, et avec qui j'ai pris beaucoup de plaisir à collaborer, et qui m'a énormément appris quant à la rédaction des publications scientifiques. Mon prédécesseur, Lucie Penin, Post-Doctorante à l'EPHE (Perpignan, France) et à James Cook University (Townsville, Australie), pour ses nombreux conseils, notamment quant aux approches d'étude et aux méthodes d'échantillonnage des coraux. Mon *private-coach*, Ehsan Kayal, Doctorant à l'Iowa State University (Ames, USA), pour son esprit scientifique et pour m'avoir accompagné scientifiquement depuis mes premiers pas dans le domaine de l'écologie récifale à Singapour. On travaillera à mettre en place plus de travaux en collaboration dans les années à venir.

Je remercie également différentes personnalités à qui j'ai dû faire appel pour des conseils spécifiques relatifs aux analyses statistiques et à la modélisation, Sébastien Gourbière, Maître de Conférences à l'Université de Perpignan Via Domitia (UPVD, Perpignan, France) ; Marion Jarraya, Maître de Conférences à l'UPVD (Perpignan, France) ; Peter Mumby, Professeur à l'University of Queensland (Brisbane St Lucia, Australie) ; Rand Wilcox, Professeur à l'University of Southern California (Los Angeles, USA) ; et Leif Engqvist, Maître de Conférences à l'University of Bonn (Bonn, Allemagne).

Je dirige également un grand merci à mes amis Thierry Lison de Loma et Yannick Chancerelle, Ingénieurs d'Etudes à l'EPHE (Moorea, Polynésie française), pour les connaissances et conseils sur divers aspects du fonctionnement des récifs coralliens de la Polynésie française, ainsi que pour les nombreuses discussions « annexes » que j'ai eu le plaisir de partager avec eux tout le long des trois années passées en Polynésie française.

Je suis spécifiquement reconnaissant aux excellents étudiants que j'ai eus le plaisir d'encadrer et qui m'ont beaucoup apporté au cours de cette investigation doctorale. Cédric Pau, stagiaire en Master 2 à l'Université de Caen (février-septembre 2008) pour sa grande motivation face à un calendrier imposant de plongées longues et intenses. Pauline Bosserelle,

stagiaire hors cursus universitaire (avril-octobre 2008), pour la qualité et la méticulosité de son travail. Marine Briand, stagiaire en Master 2 à l'Université Paris VI Pierre et Marie Curie (UPMC, février-juin 2010), pour son aptitude d'adaptation et à repousser ses propres limites. Et particulièrement Julie Vercelloni, stagiaire hors cursus universitaire (juillet 2010 - juin 2011), sans qui je n'aurai jamais pu concrétiser le Chapitre IV (modélisation) de cette thèse, pour ses connaissances uniques en matière de modélisation, sa patience et sa combativité.

J'aimerais également exprimer ma gratitude aux nombreux volontaires de tous horizons issus du partenariat avec Planète Urgence et qui ont apporté leur soutien, leur main d'œuvre et leur motivation à la réalisation de mes travaux, que ce soit pour les comptages sur le récif, ou encore pour la préparation du matériel d'échantillonnage et l'analyse des échantillons sur la terre ferme : Anne, Lauriane, Franck, Caroline, Sébastien, Stéphane, Marc, Sylvie, Jean-Michel, Jérôme, Stéphanie, Camille, Alexandre, Clotilde, Alice, Dominique, Patrice, Emmanuel, André, Laurence, Jean-Marc, André, Nicolas, Fabienne, Patrice, Brigitte, Roland, Jean-Philippe, Olivier, Cédric, Nathanaëlle, François, Christophe, Arnaud, Emily, Christine, Emmanuel, Régine, Benjamin, Olivier, Laurent, Tristan, Romain, Florian, Stéphanie, Christian, Maryse, Christophe, Catherine, Julia, Nicolas, Cécile, Pierre-Jean, Dominique, Claire, Stéphanie, Philippe, Amine, Nadine, Marius, Denis.

Je dirige plus généralement un grand merci à tous ceux qui m'ont accompagné durant les > 1 000 heures que j'ai passé sous l'eau, lors des 650 plongées effectuées, de jour comme de nuit, sur les récifs de Moorea et de Raiatea, pour mener à bien cette thèse. Cette longue liste de participants est constituée de diverses personnes présentes sur la période de mes échantillonnages, incluant des membres de « l'équipe corail » (Mehdi, Lucie, Jérémie, Pauline, Cédric, Marine, Julie), les étudiants et chercheurs de divers horizons (Johann, Matthieu, Kamal, Héloïse, Pierre, Nathanaëlle, Max, Sophie, Florent, Alexandra, Florence, Eliot, Jean, Ophélie, Ricardo, Loïc, Benjamin, Laurie, Peter, Marian, Rebecca, Martin), le personnel du CRIOBE (Thierry, Franck et Benoit) et d'autres institutions (Nicolas et Antoine), divers amis et proches de Tahiti, Moorea et Raiatea (Michael, Onyx, Matthieu, Yann, Corinne, Marianne, Stéphanie), ou encore d'ailleurs (Ehsan, Kévin).

Je suis également très reconnaissant à divers amis et entourages qui ont pris le temps de relire et corriger les différents documents découlant de ce travail doctoral (projet de thèse, manuscrit de thèse, résumés de congrès, articles de vulgarisation, etc.), Ehsan, Julie, Thibault, Kévin, Suzie, Rebecca, Corinne.

Je remercie plus généralement l'ensemble des personnes que j'ai eu le plaisir de connaître et de côtoyer durant ces dernières années, que ce soit durant mon séjour en Polynésie française ou à Perpignan, et particulièrement Robert et Monique, Benoit et Marie, Yannick et Moana, Pascal et Vaia, Françoise, Loana, Elina, Pierre et Nathalie, Véronique, Antoine et Nancy, les autres étudiants et chercheurs de passage au CRIOBE (Lucie, Mahé, William, Moana, Baptiste, les nombreuses Julie, Benoit M., Christelle, Elodie, etc.) ou à la station Gump (Maggie, Stella, Anya, David C., David H., Jada, Sabine, Joe, Lynda, Annie, etc.), les étudiants, chercheurs et techniciens de Perpignan (Pierre et Laura, Erwan, Sarah, Pablo, Thomas, Valentina, Rita et Johachim, Barbara, Jessica, Anne, Yann, Hélène, Cécile, Romain, Irma, Peter, Philippe, Gilles, etc.), ainsi que Joe et Guylaine de la pension Tepua de Raiatea, Odile et Benoit de Tikehau, Julie et Seb de Tahiti, les membres du club Air Evasion de Tahiti, les joueurs et entraîneurs de l'équipe de Futsal de Papetoai Arii heiva rau, les profs et élèves du lycée agricole de Moorea, et tant d'autres.

Enfin, je suis très reconnaissant aux membres du jury de ma thèse qui ont accepté d'évaluer ce travail doctoral, les rapporteurs Michel Kulbicki, Directeur de Recherche à l'IRD (Banyuls-sur-Mer, France) et Tarik Meziane, Maître de Conférences au Muséum National d'Histoire Naturelle (Paris, France) ; les examinateurs René Galzin, Directeur d'Études à l'EPHE (Perpignan, France), Roger Prodon, Directeur d'Études à l'EPHE (Montpellier, France), Eric Thiébaud, Maître de Conférences à l'UPMC (Roscoff, France) ; et bien sûr mon directeur de thèse Mehdi Adjeroud, Directeur de Recherche à l'IRD (Nouméa, Nouvelle-Calédonie).

Mes derniers remerciements seront destinés à mes parents qui ont toujours travaillé très dur afin que l'on réussissent.

## Epigraphe

*Il ne reste que quelques minutes à ma vie  
Tout au plus quelques heures je sens que je faiblis  
Mon frère est mort hier au milieu du désert  
Je suis maintenant le dernier humain de la Terre*

*On m'a décrit jadis quand j'étais un enfant  
Ce qu'avait l'air le monde il y a très très longtemps  
Quand vivaient les parents de mon arrière grand-père  
Et qu'il tombait encore de la neige en hiver*

*En ces temps on vivait au rythme des saisons  
Et la fin des étés apportait la moisson  
Une eau pure et limpide coulait dans les ruisseaux  
Où venaient s'abreuver chevreuils et orignaux*

*Mais moi je n'ai vu qu'une planète désolante  
Paysages lunaires et chaleur suffocante  
Et tous mes amis mourir par la soif ou la faim  
Comme tombent les mouches, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus rien...  
Plus rien...  
Plus rien...*

*Il ne reste que quelques minutes à ma vie  
Tout au plus quelques heures, je sens que je faiblis  
Mon frère est mort hier au milieu du désert  
Je suis maintenant le dernier humain de la Terre*

*Tout ça a commencé il y a plusieurs années  
Alors que mes ancêtres étaient obnubilés  
Par des bouts de papier que l'on appelait argent  
Qui rendaient certains hommes vraiment riches et puissants*

*Et ces nouveaux dieux ne reculant devant rien  
Étaient prêts à tout pour arriver à leurs fins  
Pour s'enrichir encore ils ont rasé la terre  
Pollué l'air ambiant et tari les rivières*

*Mais au bout de cent ans des gens se sont levés  
Et les ont avertis qu'il fallait tout stopper  
Mais ils n'ont pas compris cette sage prophétie  
Ces hommes-là ne parlaient qu'en termes de profits*

*C'est des années plus tard qu'ils ont vu le non-sens  
Dans la panique ont déclaré l'état d'urgence  
Quand tous les océans ont englouti les îles  
Et que les inondations ont frappé les grandes villes*

*Et par la suite pendant toute une décennie  
Ce fut les ouragans et puis les incendies  
Les tremblements de terre et la grande sécheresse  
Partout sur les visages on lisait la détresse*

*Les gens ont dû se battre contre les pandémies  
Décimés par millions par d'atroces maladies  
Puis les autres sont morts par la soif ou la faim  
Comme tombent les mouches, jusqu'à ce qu'il n'y ait plus rien...  
Plus rien...  
Plus rien...*

*Mon frère est mort hier au milieu du désert  
Je suis maintenant le dernier humain de la Terre  
Au fond l'intelligence qu'on nous avait donnée  
N'aura été qu'un beau cadeau empoisonné*

*Car il ne reste que quelques minutes à la vie  
Tout au plus quelques heures, je sens que je faiblis  
Je ne peux plus marcher, j'ai peine à respirer  
D'une humanité, adieu l'humanité...*

Titre *Plus rien*  
Album *La Grand-Messe (2004)*  
Artiste *Les Cowboys Fringants*  
[www.cowboysfringants.com](http://www.cowboysfringants.com)  
[www.youtube.com/watch?v=mE5xZc\\_ePM4](http://www.youtube.com/watch?v=mE5xZc_ePM4)

## Table des matières

<b>Résumé</b>	<b>3</b>
<b>Mots clefs</b>	<b>4</b>
<b>Abstract</b>	<b>5</b>
<b>Key words</b>	<b>6</b>
<b>Financement</b>	<b>8</b>
<b>Remerciements</b>	<b>9</b>
<b>Epigraphe</b>	<b>13</b>
<b>Table des matières</b>	<b>14</b>
<b>Table des abréviations et des descripteurs</b>	<b>18</b>
<b>Chapitre I. Introduction générale</b>	<b>19</b>
<b>I.1. Généralités sur les récifs coralliens et les coraux</b>	<b>19</b>
<b>I.2. Contexte scientifique et bilan des connaissances</b>	<b>30</b>
<b>I.2.a. Dynamique des communautés et rôle des perturbations</b>	<b>30</b>
<b>I.2.b. Dynamique des populations coralliennes</b>	<b>34</b>
<b>I.3. Les récifs de Polynésie française</b>	<b>38</b>
<b>I.3.a. Situation géographique</b>	<b>38</b>
<b>I.3.b. Historique des investigations et continuité des recherches</b>	<b>38</b>
<b>I.3.c. Choix des sites d'étude</b>	<b>39</b>
<b>I.3.d. Historique des perturbations</b>	<b>40</b>
<b>I.4. Objectifs du programme de recherche doctoral</b>	<b>42</b>

<b>Chapitre II. Dynamique des communautés récifales face aux perturbations</b>	<b>43</b>
<b>II.1. Contexte scientifique et objectifs</b>	<b>43</b>
<b>II.2. Méthodologie</b>	<b>47</b>
<b>II.2.a. Recouvrement benthique</b>	<b>47</b>
<b>II.2.b. Estimation des densités</b>	<b>48</b>
<b>II.2.c. Indice de rugosité du substrat</b>	<b>50</b>
<b>II.2.d. Analyses statistiques</b>	<b>51</b>
<b>II.3. Résultats</b>	<b>52</b>
<b>II.3.a. Explosion démographique d'<i>Acanthaster planci</i></b>	<b>52</b>
<b>II.3.b. Passage du cyclone tropical <i>Oli</i></b>	<b>56</b>
<b>II.3.c. Impacts des perturbations sur les communautés benthiques</b>	<b>58</b>
<b>II.3.d. Effets en cascade des perturbations sur la faune associée</b>	<b>71</b>
<b>II.4. Discussion et perspectives</b>	<b>86</b>
<b>II.4.a. Modalités d'action des perturbations naturelles</b>	<b>86</b>
<b>II.4.b. Impacts des perturbations sur la dynamique des communautés récifales</b>	<b>89</b>
<b>II.4.c. Perspectives</b>	<b>94</b>
<b>Chapitre III. Dynamique des populations de coraux</b>	<b>95</b>
<b>III.1. Contexte scientifique et objectifs</b>	<b>95</b>
<b>III.2. Méthodologie</b>	<b>97</b>
<b>III.2.a. Modèles d'étude</b>	<b>97</b>
<b>III.2.b. Stratégie d'échantillonnage</b>	<b>98</b>
<b>III.2.c. Suivi de la dynamique des populations de coraux</b>	<b>99</b>

<b>III.3. Résultats</b>	<b>106</b>
<b>III.3.a.</b> Structure de taille des populations	106
<b>III.3.b.</b> Taux de recrutement	117
<b>III.3.c.</b> Dynamique de transition	131
<b>III.3.d.</b> Cinétique de transition	142
<b>III.3.e.</b> Diversité des traits d'histoire de vie	149
<b>III.3.f.</b> Susceptibilités aux perturbations	154
<b>III.4. Discussion et perspectives</b>	<b>162</b>
<b>III.4.a.</b> Caractéristiques des populations	162
<b>III.4.b.</b> Dynamique des populations face aux conditions environnementales	163
<b>III.4.c.</b> Importance des traits d'histoire de vie	171
<b>III.4.d.</b> Stratégie de vie des taxa	176
<b>III.4.e.</b> Perspectives	182
<b>Chapitre IV. Trajectoire des populations et résilience corallienne</b>	<b>183</b>
<b>IV.1. Contexte scientifique et objectifs</b>	<b>183</b>
<b>IV.2. Méthodologie</b>	<b>184</b>
<b>IV.2.a.</b> Schéma conceptuel du modèle mathématique	184
<b>IV.2.b.</b> Implémentation du modèle mathématique	185
<b>IV.2.c.</b> Fonctionnement du modèle	192
<b>IV.2.d.</b> Scénarios hypothétiques	194
<b>IV.3. Résultats</b>	<b>195</b>
<b>IV.3.a.</b> Dynamique des populations en phase de colonisation	195
<b>IV.3.b.</b> Dynamique des populations en phase de perturbation	198
<b>IV.3.c.</b> Dynamique des populations en phase de résilience	201
<b>IV.3.d.</b> Dynamique des populations sous différents régimes de perturbation	204

<b>IV.4. Discussion et perspectives</b>	<b>208</b>
<b>IV.4.a. Aptitudes à la colonisation</b>	<b>208</b>
<b>IV.4.b. Capacités de résilience</b>	<b>209</b>
<b>IV.4.c. Conséquences d'une augmentation de la fréquence des perturbations</b>	<b>211</b>
<b>IV.4.d. Perspectives</b>	<b>213</b>
<b>Chapitre V. Discussion et perspectives générales</b>	<b>214</b>
<b>V.1. Dynamique des communautés récifales</b>	<b>214</b>
<b>V.2. Perspectives de recherche</b>	<b>218</b>
<b>Chapitre VI. Bibliographie</b>	<b>219</b>
<b>Chapitre VII. Annexes</b>	<b>1</b>
<b>VII.1. Annexe des figures</b>	<b>1</b>
<b>VII.2. Annexe des tableaux</b>	<b>56</b>
<b>VII.3. Kayal <i>et al.</i> (sous presse)</b>	<b>70</b>
<b>VII.4. Penin <i>et al.</i> 2010</b>	<b>82</b>
<b>VII.5. Curriculum vitae</b>	<b>93</b>

## Table des abréviations et des descripteurs

*a* : coefficient directeur

ANCOVA : de l'anglais « analysis of co-variance », analyse de co-variance

ANOVA : de l'anglais « analysis of variance », analyse de variance

*b* : ordonnée à l'origine

*cf.* : du latin « *confere* », se reporter à

col : colonie (s)

CNRS : Centre national de la Recherche Scientifique

CRIOBE : Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement

CV : coefficient de variation

EPHE : Ecole Pratique des Hautes Etudes

*e.g.* : du latin « *exempli gratia* », par exemple

*et al.* : du latin « *et alii* », et les autres

h : heure (s)

*IDH* : *Intermediate Disturbance Hypothesis*, ou théorie de la perturbation intermédiaire

*i.e.* : du latin « *id est* », c'est-à-dire

ind : individus (s)

INSU : Institut National des Sciences de l'Univers

IRD : Institut de Recherche pour le Développement

K : capacité de charge du milieu, autrement dit surface totale d'habitat disponible aux espèces

km : kilomètre (s)

LIT : Line Intercept Transect

LSD (de Fisher) : least significant difference

m : mètre (s)

MNHN : Muséum National d'Histoire Naturelle

*p.s.* : du latin « *post scriptum* », écrit après

s : seconde (s)

SD : de l'anglais « standard déviation », déviation standard

SE : de l'anglais « standard error », erreur standard

UPMC : Université Pierre et Marie Curie, Paris VI

USA : de l'anglais « United States of America », Etats-Unis d'Amérique

## Chapitre I. Introduction générale

### I.1. Généralités sur les récifs coralliens et les coraux

Les récifs coralliens figurent parmi les écosystèmes naturels les plus riches de notre planète en termes de biodiversité, de biodensité et de biomasse. Ils jouent un rôle unique dans la production et le maintien des stocks de nombreuses espèces marines dont au moins une partie du cycle de vie est liée à ces écosystèmes. Outre les aspects écologiques, les récifs coralliens jouent un rôle géologique en protégeant les côtes de l'érosion par l'assaut des vagues, et un rôle socio-économique en fournissant des ressources aux populations humaines dans de nombreuses régions du globe.

#### *Un brin de systématique et de biologie*

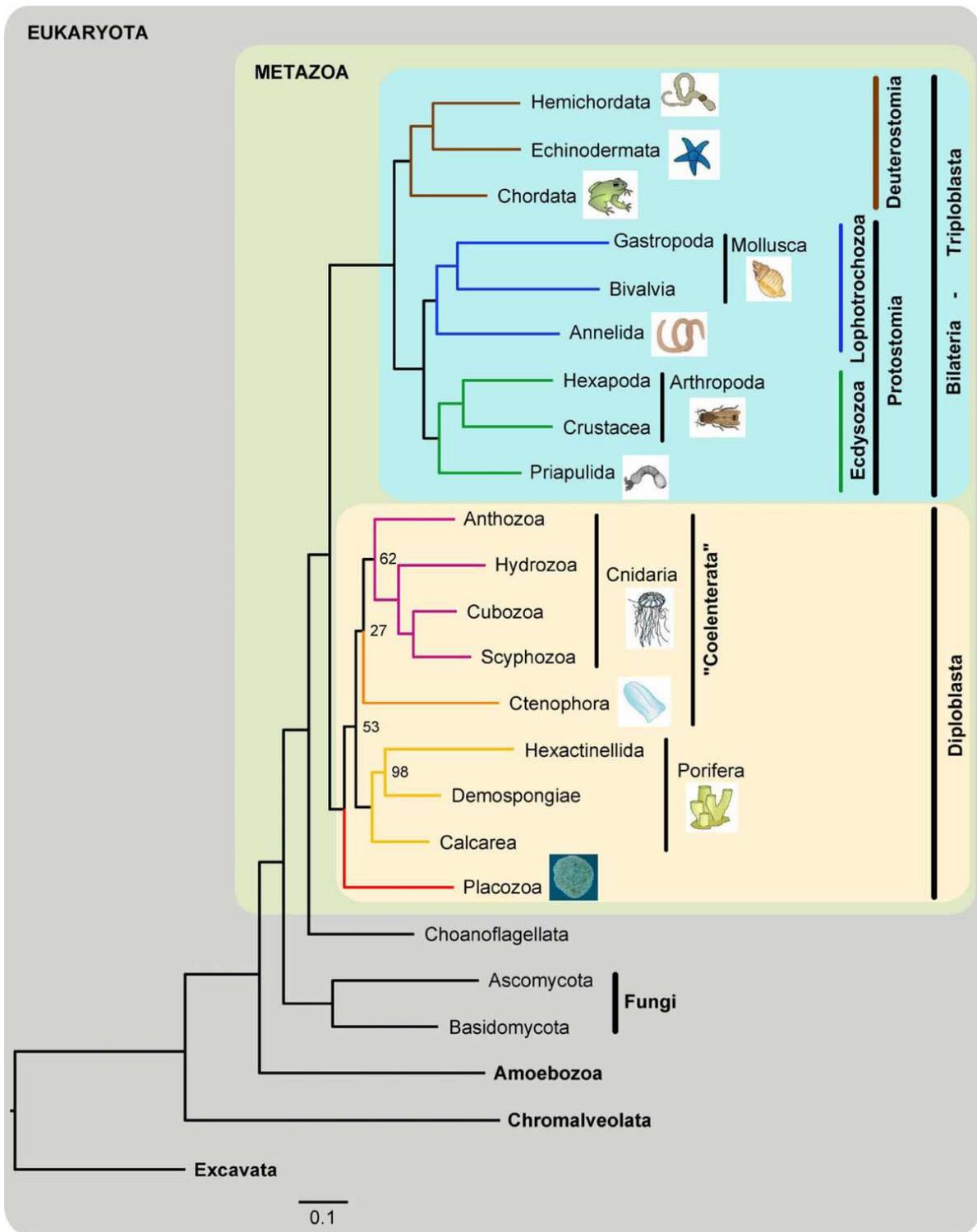
Les récifs coralliens constituent les plus imposantes bioconstructions de notre planète. Ils sont cependant bâtis par des organismes considérés comme relativement primaires (les Cnidaires) qui sont à la base de l'embranchement des Eumétazoaires<sup>1</sup> (**Figure 1**). En effet, à l'origine des édifices récifaux se trouve le corail, un organisme diploblastique<sup>2</sup> à symétrie radiale (groupe des Radiaires) constitué d'une cavité gastrovasculaire centrale (*i.e.*, estomac) entourée d'une couronne de tentacules munies de cellules urticantes (les cnidoblastes) typiques du phylum des Cnidaires. Cet animal présente un cycle de vie en deux phases bien distinctes, avec une phase de dispersion, qui chez les coraux se résume principalement au stade larvaire sous forme de planula, et une phase polype benthique largement prédominante (**Figure 2**). A l'exception de quelques taxa, la colonie corallienne « typique » est sessile et composée de milliers d'individus génétiquement identiques, les polypes<sup>3</sup>.

---

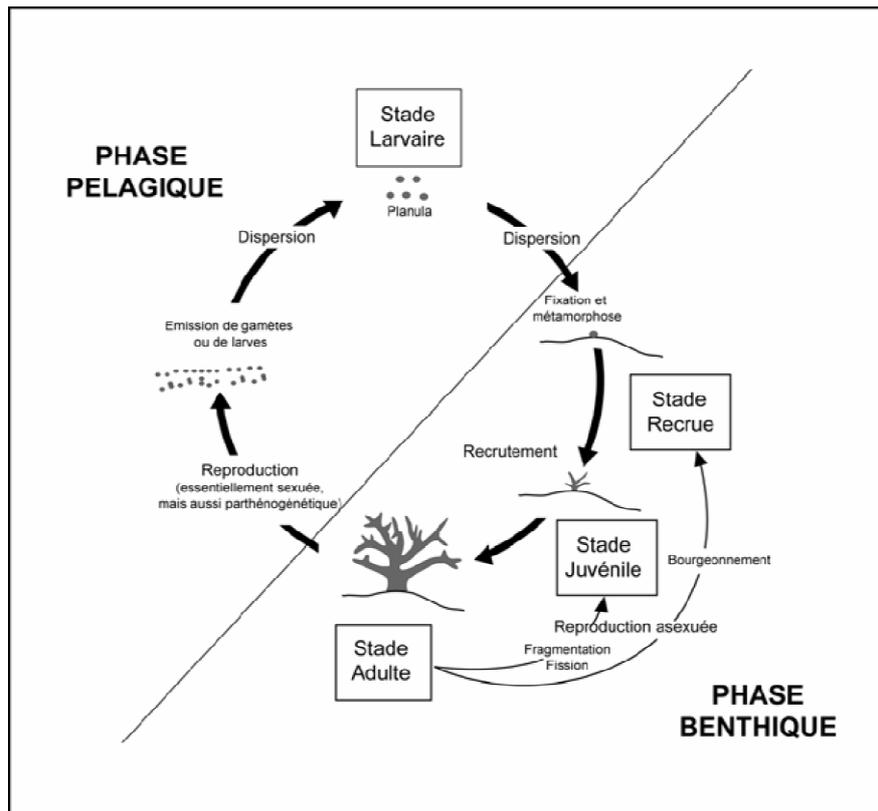
<sup>1</sup> L'embranchement des Eumétazoaires regroupe l'ensemble des animaux pluricellulaires à « vrai » tissu.

<sup>2</sup> Les organismes diploblastiques se caractérisent par la présence de deux feuilletts embryonnaires.

<sup>3</sup> Les colonies coralliennes sont constituées de milliers de polypes issus de la duplication clonale d'un seul individu.



**Figure 1.** Arbre phylogénétique des Métazoaires (*i.e.*, animaux) montrant la position relative des Cnidaires (Cnidaria) vis-à-vis des autres embranchements. D'après Schierwater *et al.* (2009). Se reporter à la **Figure 3** pour plus de détails sur la phylogénie des Cnidaires.

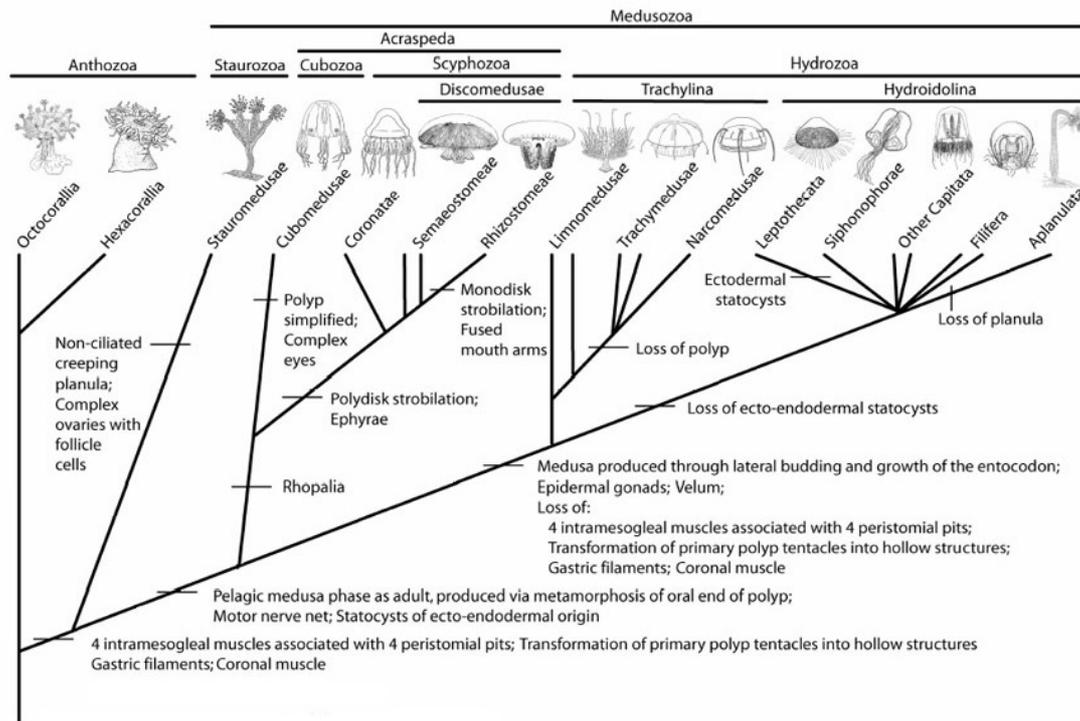


**Figure 2.** Cycle de vie des coraux. La reproduction des colonies adultes sur le récif donne lieu à la formation de larves pélagiques qui après une phase de dispersion viennent se fixer sur le benthos et se métamorphoser pour former de nouvelles colonies qui vont grandir et contribuer à la population adulte. D'après Penin (2007).

Bien que les Cnidaires soient des organismes relativement simples positionnés à la base du règne animal (**Figure 1**), leur phylogénie<sup>4</sup> est encore peu connue (Fukami *et al.* 2008). La taxinomie traditionnelle place les coraux sous la classe des Anthozoaires (Cnidaires ne possédant pas de phase méduse ; Ehrenberg, 1831) qui regroupe deux sous-classes : les Octocoralliaires (ou Alcyonaires) qui présentent une symétrie octoradiaire (*i.e.*, huit radiales) et les Hexacoralliaires (ou Zoanthaires) avec une symétrie à six ou multiple de six (**Figure 3**). Parmi les Hexacoralliaires figure l'ordre des Scléractiniaires (ou coraux durs) dont les polypes ont développé la capacité à synthétiser un exosquelette en carbonate de calcium sous forme d'aragonite. Récemment, les techniques génétiques modernes ont confirmé la monophylie<sup>5</sup> de l'ordre des Scléractiniaires mais ont rejeté la monophylie au sein des familles et des genres (Fukami *et al.* 2008). Par ailleurs, les dernières analyses laissent à penser que la classe des Anthozoaires elle-même n'est pas monophylétique (Ehsan Kayal, doctorant, Iowa State University, communication personnelle).

<sup>4</sup> La phylogénie décrit les relations évolutives entre les espèces.

<sup>5</sup> La monophylie caractérise un groupe d'espèces dont tous les constituants partagent un ancêtre commun.



**Figure 3.** Arbre phylogénétique des Cnidaires, d'après Collins *et al.* (2006). Les coraux scléactiniaires font parti de la sous-classe des Hexacoralliaires, au sein de la classe des Anthozoaires.

L'accumulation de carbonate de calcium par les coraux est à l'origine de l'édification des récifs coralliens (bioconstruction). La capacité de synthétiser un squelette calcaire n'est cependant pas unique aux scléactiniaires et le terme corail est aussi communément utilisé pour désigner les espèces du genre *Millepora* (corail de feu) de la sous-classe des Hydrozoaires (classe des Médusozoaires possédant les deux phases polype et méduse) et le corail bleu (*Heliopora* sp.) appartenant aux Alcyonaires. Les coraux constructeurs de récifs vivent en symbiose avec une algue unicellulaire, la zooxanthelle (dinoflagellé du genre *Symbiodinium*). Situées dans l'endoderme, les zooxanthelles apportent au polype une grande partie de ses besoins énergétiques sous forme de composés organiques issus de la photosynthèse (sucres et lipides principalement), et jouissent d'un habitat où elles bénéficient de l'apport de nutriments issus de la digestion de la matière organique par les polypes (Veron 2000). Dans les eaux chaudes et limpides des tropiques, la symbiose confère à ces coraux dits hermatypiques<sup>6</sup> une vitesse de croissance et une capacité de calcification suffisamment élevées pour la formation des récifs coralliens dans des zones autrement bien trop instables et pauvres en nutriments pour le développement d'espèces à faible vitesse de croissance.

<sup>6</sup> Les coraux constructeurs sont qualifiés d'hermatypiques (du grec "herma" et "typoun" qui signifient "récif" et "constructeur" respectivement), par opposition aux coraux ahermatypiques qui ne sont pas bioconstructeurs.

## *Fonctions écologiques des coraux*

En tant que principaux bio-constructeurs des récifs, les coraux scléactiniaires sont tout d'abord des espèces dites « fondatrices » qui jouent un rôle unique dans la création des habitats auxquels sont inféodés de nombreuses espèces. A l'échelle d'un récif, les coraux jouent le rôle d'ingénieurs de l'écosystème, et la présence, ainsi que la taille et la forme des colonies contribuent à la complexité structurale des habitats (Jones *et al.* 1997 ; Stachowicz 2001). Cette complexité structurale joue un rôle écologique important dans les processus de régulation des communautés, en favorisant la formation de micro-habitats qui servent d'une part de refuges face à différents types de stress environnementaux (Hacker & Gaines 1997 ; Lenihan *et al.* 2008 ; Crabbe 2010 ; Kayal *et al.* sous presse), et qui facilitent d'autre part le chevauchement des niches écologiques et le maintien d'une forte biodiversité (Bruno *et al.* 2003 ; Crain & Bertness 2006). Outre leur importance dans l'édification des habitats récifaux, les coraux jouent également un rôle majeur dans la production primaire et la transmission de cette énergie à travers le réseau trophique. En effet, grâce à l'activité photosynthétique de leurs zooxathelles symbiotiques, les coraux participent à une part non négligeable de la production primaire sur les récifs (Scott & Jitts 1977). L'assimilation de cette énergie par les polypes sous forme de composés organiques permet la transmission de l'énergie du végétal à l'animal, et celle-ci sera ensuite transmise à travers le réseau trophique par prédation sur les coraux.

De nombreuses espèces sont étroitement liées aux coraux. Les colonies coralliennes abritent une faune endolithique<sup>7</sup> et foreuse diversifiée, composée principalement de vers, mollusques, éponges, arthropodes et échinodermes (Chazottes *et al.* 1995 ; Chazottes *et al.* 2002). D'autres espèces vivent en épifaune<sup>8</sup> sur les colonies, tel que des vers, des mollusques, des crustacés et des poissons (Stewart *et al.* 2006 ; Feary *et al.* 2009 ; Schmitt *et al.* 2009 ; Stier *et al.* 2010). Les coraux comptent également un nombre relativement important de prédateurs, aussi bien parmi les taxa de poissons que chez les invertébrés benthiques (Rotjan & Lewis 2008). Ces corallivores peuvent être classés en deux catégories selon la nature de la prédation qu'ils exercent sur les coraux (Penin 2007 ; Penin *et al.* 2010). Les corallivores spécialistes exercent une prédation dite ciblée, qui consiste au prélèvement du tissu vivant des

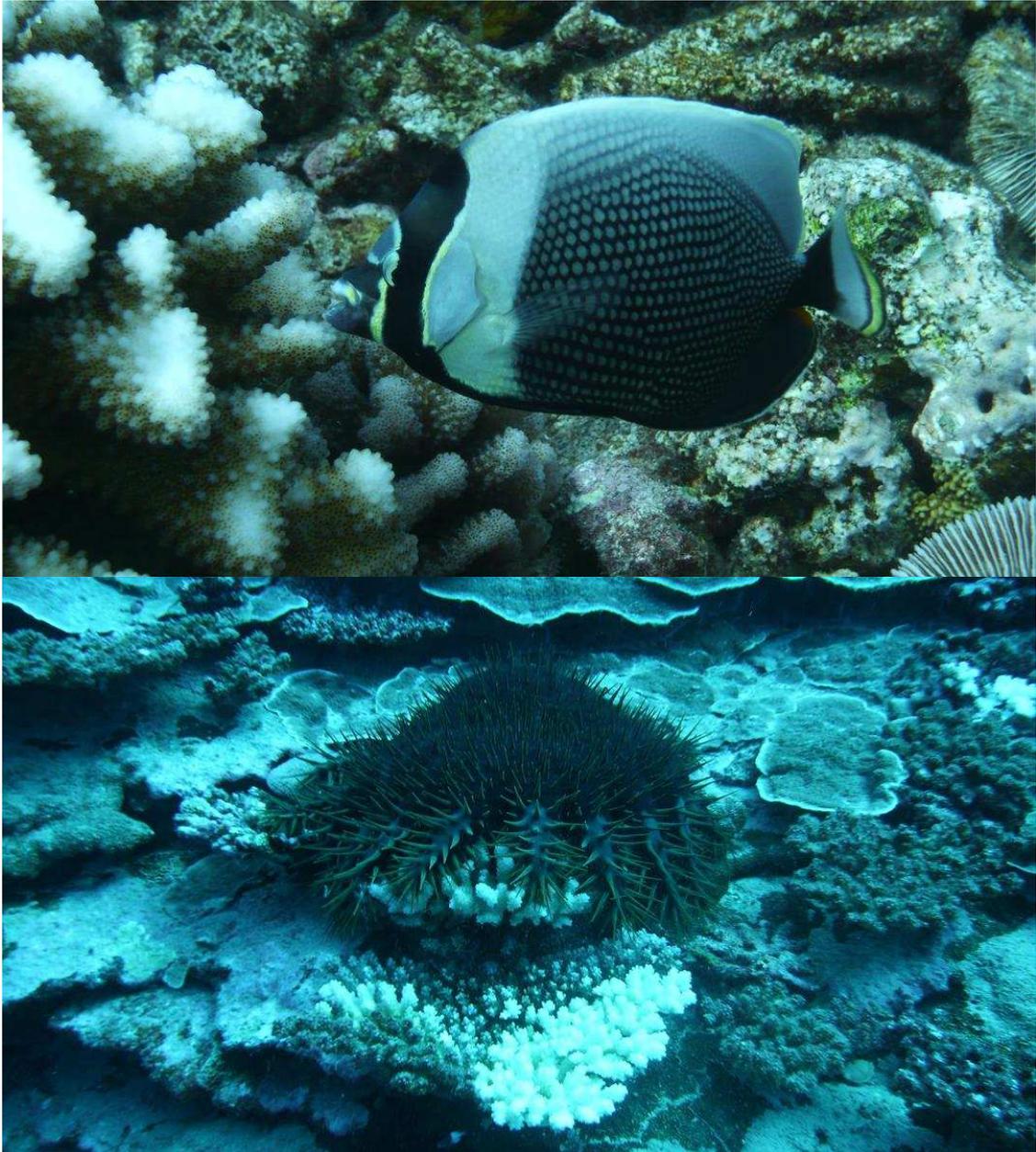
---

<sup>7</sup> La faune endolithique vit à l'intérieur du substrat.

<sup>8</sup> L'épifaune vit à la surface du substrat.

colonies sans altération de leur squelette calcaire (Hiatt & Strasburg 1960 ; Glynn 1990 ; Cole *et al.* 2011). A l'inverse, les prédateurs non-spécialistes exercent une prédation dite accidentelle sur les colonies (Randall 1974 ; Glynn 1990) lors de morsures ciblant l'épi- ou l'endofaune ou flore (Hiatt & Strasburg 1960 ; Rotjan & Lewis 2005). En général, ce type de prédation affecte également la structure squelettique des coraux que les prédateurs ingèrent avec le tissu vivant et les espèces épiphytes et endolithiques (Chazottes *et al.* 1995 ; Chazottes *et al.* 2002 ; Rotjan & Lewis 2008). D'autres organismes tels que des gastéropodes, des polychètes, ou des poissons récifaux issus d'autres familles (*e.g.*, Tetraodontidae, Monacanthidae, Balistidae) peuvent également présenter une prédation conséquente sur les populations de scléactiniaires (Randall 1974 ; Glynn 1990 ; Rotjan & Lewis 2008).

Parmi les prédateurs spécialistes des coraux figurent un certain nombre d'espèces strictement corallivores (*i.e.*, dont le bol alimentaire est composé exclusivement de coraux) dont la survie est sensiblement liée à la santé des coraux (*e.g.*, certaines espèces parmi les poissons papillons, famille Chaetodontidae, **Figure 4**). Ces prédateurs hyper-spécialisés constituent généralement de bons indicateurs de l'état de santé des récifs dont la moindre variation a tendance à se répercuter sur ces populations (Berumen & Pratchett 2006 ; Pratchett *et al.* 2006 ; Valavi *et al.* 2010). En outre, la spéciation des espèces sur le récif en est rendue à un tel extrême que certains corallivores sont spécialisés dans la prédation d'un genre, voir d'une espèce unique de corail (McClanahan 1994 ; Abdul Ghaffar *et al.* 2006 ; Pratchett 2007a ; Rotjan & Lewis 2008).



**Figure 4.** Photographies illustrant la prédation exercée par un poisson corallivore *Chaetodon reticulatus* (haut) et par une étoile de mer corallivore *Acanthaster planci* (bas) sur une colonie corallienne du genre *Pocillopora*. Sur la photo du bas, en dessous de la colonie de *Pocillopora*, une colonie d'*Acropora* en partie morte (*i.e.*, mortalité partielle) porte la cicatrice blanche caractéristique de la prédation de l'*Acanthaster*. Après quelques semaines, le squelette blanc dénudé du tissu vivant des polypes sera colonisé par les algues pour donner cet aspect noirâtre observé sur les colonies mortes que l'on distingue sur le pourtour de cette photographie.

© Photos Mohsen Kayal.

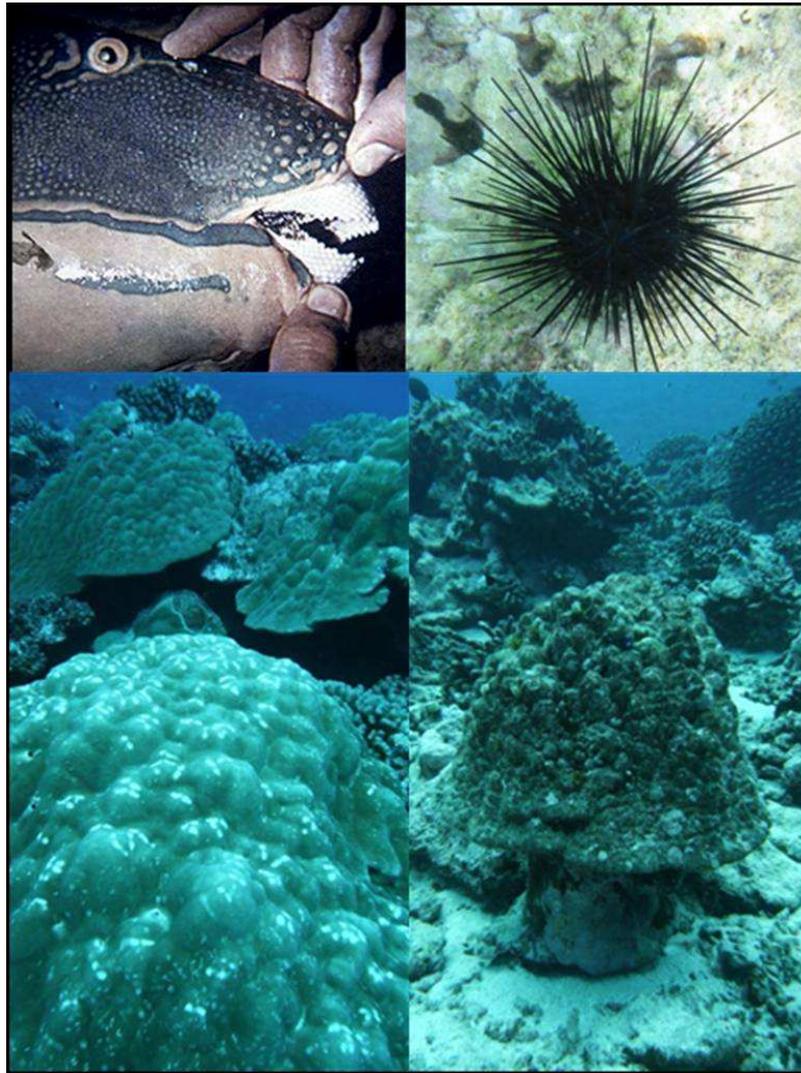
Parmi les corallivores strictes, certaines espèces montrent des explosions démographiques sporadiques et chroniques dans diverses régions du globe, induisant une mortalité massive des coraux. L'étoile de mer *Acanthaster planci* (**Figure 4**) est probablement le plus impressionnant et le plus dévastateur de ces prédateurs (Rotjan & Lewis 2008). Les

processus à l'origine de ces proliférations sont encore largement méconnus. De plus en plus d'études optent pour l'hypothèse d'un recrutement exceptionnel certaines années, en lien avec une forte biomasse de phytoplancton dont se nourrissent les larves pélagiques de l'*Acanthaster*. Ces pics d'abondance en phytoplancton sont généralement liés à un rejet important de nutriments par les eaux fluviales dans les eaux océaniques côtières (Brodie *et al.* 2005 ; Fabricius *et al.* 2010) ou à une variation cyclique du climat marin (Houk *et al.* 2007). *Acanthaster planci* montre généralement une préférence alimentaire pour les coraux à forte vitesse de croissance, notamment pour les espèces issues de la famille des Acroporidae (De'ath & Moran 1998 ; Pratchett 2007b ; Kayal *et al.* sous presse). Les explosions démographiques d'*Acanthaster* laissent souvent derrière elles des récifs dénudés de corail vivant, ou des communautés coralliennes réduites aux genres de coraux massifs à faible taux de croissance et moins appréciés de ce prédateur (Faure 1989 ; Rotjan & Lewis 2008 ; Pratchett *et al.* 2009 ; Kayal *et al.* sous presse).

Parmi les corallivores non-spécialistes figurent un nombre relativement important d'organismes brouteurs qui exercent une prédation de type accidentelle sur les coraux lors de morsures sur des espèces algales, voir sur leur faune épi- ou endolithique (Chazottes *et al.* 1995, 2002 ; Mumby 2009 ; Penin *et al.* 2010). Au sein de ce groupe trophique des herbivores récifaux se distinguent deux taxa majeurs que constituent d'une part la classe des échinides (*i.e.*, oursins) parmi l'embranchement des échinodermes (Sammarco 1980 ; Rylaarsdam 1983), et d'autre part la famille des Scaridae (*i.e.*, poissons perroquets) parmi les espèces de poissons (Mumby 2006 ; Mumby *et al.* 2006, 2007b). Ces herbivores sont généralement reconnus pour jouer un rôle écologique essentiel au sein des communautés récifales, en régulant les communautés algales qui constituent des compétiteurs majeurs des coraux (Box & Mumby 2007 ; Mumby *et al.* 2007a ; Mumby & Harborne 2010 ; Valentine & Edgar 2010). Ils sont munis d'appareils buccaux spécialisés<sup>9</sup> qui leur permettent de râper la surface du substrat et d'ingérer les algues qui y poussent (**Figure 5**). Dans ce processus, ces brouteurs ingèrent également une part de substrat inorganique, et en le rejetant sous forme de particules plus fines, ils participent à la bioérosion et au cycle des carbonates sur le récif (Chazottes *et al.* 1995, 2002).

---

<sup>9</sup> Dents pharyngales chez les Scaridae et lanterne d'Aristote chez les échinides.



**Figure 5.** Photographies illustrant un poisson de la famille des Scaridae (haut gauche) et un oursin *Diadema* (haut droite), et l'impact de leurs morsures respectives sur les colonies de coraux (bas gauche et droite respectivement). Le broutage des Scaridae laisse des cicatrices blanches à la surface des colonies. Le broutage des oursins conduit à une érosion progressive des bordures à la base des colonies.

© Photos Mohsen Kayal.

Bien que de façon générale la prédation accidentelle des brouteurs affecte tous les coraux, celle-ci a principalement un effet néfaste sur deux stades de développement des coraux. La prédation accidentelle des brouteurs affecte tout d'abord le recrutement corallien par abrasion ou ingestion des nouvelles recrues<sup>10</sup> sur le substrat (Christiansen *et al.* 2009 ; Penin *et al.* 2011 ; Venera-Ponton *et al.* 2011), et à de fortes intensités, le broutage peut limiter localement le recrutement des coraux (Sammarco 1980 ; Penin *et al.* 2010). Au stade adulte<sup>11</sup>, les morsures des espèces brouteurs n'affectent plus que partiellement les colonies qui

<sup>10</sup> Les nouvelles recrues coralliennes ont une taille de l'ordre du millimètre

<sup>11</sup> Les colonies coralliennes adultes ont une taille de l'ordre du décimètre, voir du mètre.

généralement survivent à ce type de blessures (Mumby 2009). A ce stade de développement, c'est principalement l'hyperactivité de bioérosion exercée par des densités importantes de brouteurs qui peut affecter les colonies, notamment par fragilisation de la structure calcaire à la base des colonies (**Figure 5**), et, à l'extrême, engendrer un effondrement des communautés coralliennes (Bellwood *et al.* 2004 ; Mapstone *et al.* 2007).

### *Un avenir incertain*

Les récifs coralliens représentent depuis toujours des milieux riches en ressources pour les populations humaines. De nombreux êtres humains à travers le monde y puisent encore aujourd'hui leurs besoins de subsistance, même si dans de nombreuses régions la forte croissance démographique, ainsi que la surexploitation des ressources naturelles, la dégradation des habitats et la pollution qui l'accompagnent en viennent à menacer ce style de vie ancestral. En effet, depuis quelques décennies, les récifs coralliens sont soumis à une augmentation significative de la fréquence et de l'intensité des perturbations anthropiques et naturelles (Hughes *et al.* 2003 ; Pandolfi *et al.* 2003 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Adjeroud *et al.* 2009). Dans les écosystèmes coralliens, les principales perturbations naturelles sont les phénomènes de blanchissement des coraux<sup>12</sup> (Gleason 1993 ; Penin *et al.* 2007b), les explosions démographiques de prédateurs (Faure 1989 ; Rotjan & Lewis 2008 ; Pratchett *et al.* 2009) et les épizooties d'espèces-clefs (Hughes 1994), les marées anormalement basses (Eakin & Glynn 1996), les crises dystrophiques associées aux blooms phytoplanctoniques (Adjeroud *et al.* 2001), et les cyclones et tsunamis (Cheal *et al.* 2002 ; Guillemot *et al.* 2010 ; Rousseau *et al.* 2010). Les principales perturbations liées aux activités anthropiques sont la déforestation et le lessivage des sols qui en résulte, les constructions littorales et les extractions de matériaux provenant du récif qui induisent une hypersédimentation, la pollution chimique et les rejets d'eaux usées, responsables notamment de l'eutrophisation des eaux, ou bien encore la surpêche et la pêche destructrice (Chabanet *et al.* 2005 ; Kayal 2006 ; Wilkinson 2008). La détérioration de la qualité des eaux et le réchauffement climatique global seraient également à l'origine de la prolifération de diverses maladies affectant les coraux (Richardson 1998 ; Ben-Haim & Rosenberg 2002).

---

<sup>12</sup> Le blanchissement des coraux traduit un dérèglement physiologique face à un stress. Il se manifeste notamment par l'expulsion des zooxanthelles symbiotiques et/ou de leurs pigments, qui laisse ainsi apparaître le squelette calcaire blanc du corail.

A ce jour, le sort des écosystèmes coralliens est globalement considéré comme préoccupant, et de nombreux récifs sont estimés être à leur seuil maximal de tolérance face aux stress que l'être humain leur impose. D'après les dernières estimations à l'échelle planétaire, 19 % des récifs de la planète ont été complètement détruits depuis 1950, 15 % sont dans un état critique avec une dégradation attendue dans les 10 à 20 prochaines années, 20 % sont sérieusement menacés avec une perte probable sur les 2 à 4 décennies à venir, et 46 % sont considérés en bonne santé (Wilkinson 2008). En général, le degré de menace sur les récifs aujourd'hui est fonction de la proximité des grandes villes et des concentrations humaines, ainsi que de l'historique des impacts anthropiques et du niveau de vie des populations locales. En plus de leurs impacts directs à petite échelle, les activités anthropiques menacent le devenir des récifs coralliens à l'échelle planétaire à travers des changements climatiques globaux. Même les récifs les plus isolés des êtres humains pourraient connaître dans les décennies à venir une hausse de la température ou du niveau de la mer, une augmentation du rayonnement solaire, ou encore l'acidification des océans (Orr *et al.* 2005 ; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007 ; Wilkinson 2008). Ces menaces sur les récifs coralliens, à l'image de l'ensemble des écosystèmes naturels de notre planète, pèsent grandement sur le maintien de la biodiversité.

Aujourd'hui, il est important d'identifier les menaces qui pèsent sur les récifs coralliens et de comprendre les processus qui assurent le maintien de leur forte biodiversité, ainsi que ceux qui, au contraire, mènent à son déclin. Dans cette démarche, il est primordial d'étudier le fonctionnement des communautés naturelles, notamment dans les régions encore peu affectées par l'activité humaine, et d'estimer la vulnérabilité et la capacité de résilience de ces écosystèmes face aux diverses perturbations.

## I.2. Contexte scientifique et bilan des connaissances

### I.2.a. Dynamique des communautés et rôle des perturbations

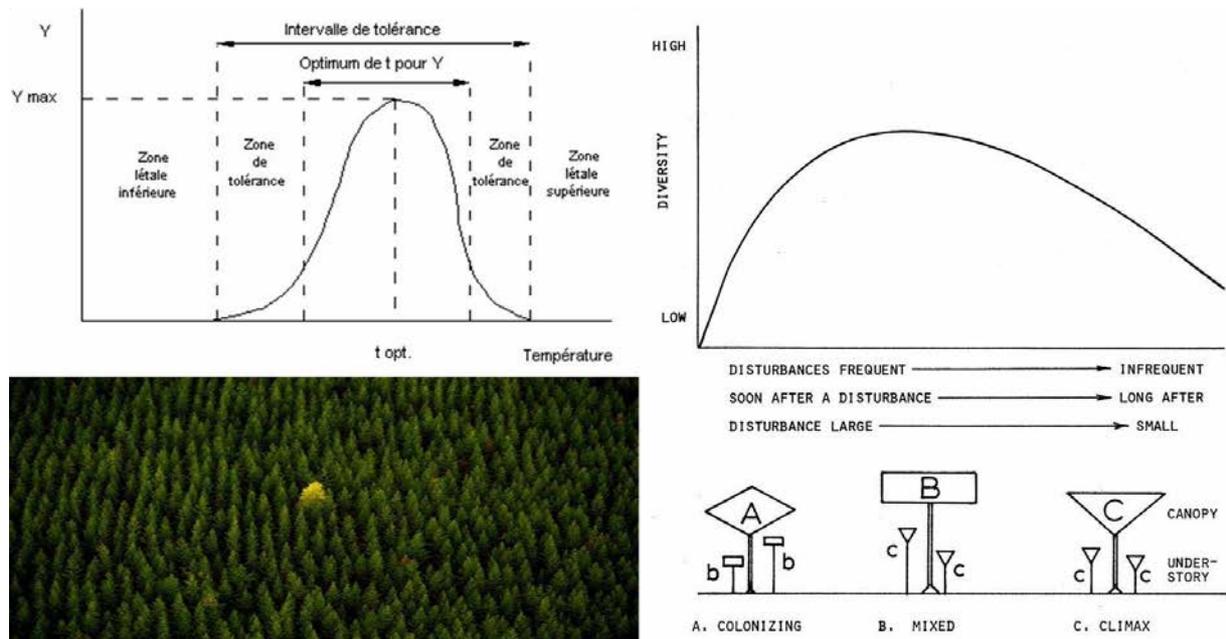
En dehors des impacts anthropiques, les communautés récifales à travers le monde sont régulièrement soumises à diverses perturbations naturelles. A l'encontre des théories initiales relatives à un état climax optimal de stabilité des communautés, ces perturbations, si elles sont de fréquence et d'intensité intermédiaires, peuvent être favorables à la productivité récifale et au maintien d'une forte biodiversité. Cette théorie repose sur l'*Intermediate Disturbance Hypothesis* (hypothèse de la perturbation intermédiaire) proposée par Connell (1978). Elle postule qu'il existe au sein des écosystèmes une gamme intermédiaire de fréquence, d'intensité et d'échelle spatiale de perturbations favorable au maintien d'une forte biodiversité, et qui est située dans une fenêtre environnementale comprise entre un milieu trop stable où les quelques espèces les mieux adaptées dominent par compétition, et un milieu trop austère où seules les espèces les plus résistantes prospèrent (**Figure 6**). Cette hypothèse illustrée lors de sa publication par des exemples issus des écosystèmes les plus diversifiés de notre planète, les forêts tropicales et les récifs coralliens, est fondée sur la dynamique de succession des communautés, elle-même basée sur la notion de structuration et de fenêtre environnementale.

Le concept de fenêtre environnementale repose sur la constatation qu'il existe pour chaque espèce, une gamme environnementale optimale pour laquelle l'espèce présente des préférences écologiques et est évolutivement adaptée (*i.e.*, *fitness*<sup>13</sup> optimale). La structuration des communautés repose ainsi d'une part sur les conditions abiotiques qui définissent les seuils de distribution des espèces en fonction des contraintes physiques des écosystèmes, et d'autre part des interactions biotiques qui contrôlent le partage des habitats par les êtres vivants au sein des écosystèmes (voir le modèle de régulation des communautés en **Figure 7**). L'occupation des habitats par les espèces induisant une modification des conditions biotiques et/ou abiotiques, la colonisation des écosystèmes « vierges » par les espèces implique une dynamique de succession et une maturation inévitable des communautés (**Figure 6**).

---

<sup>13</sup> La *fitness*, souvent référée comme valeur reproductive, correspond à la probabilité d'un génome de perdurer dans le temps. La fitness d'un organisme se mesure par la survie, la croissance, la fécondité et la qualité des descendants.

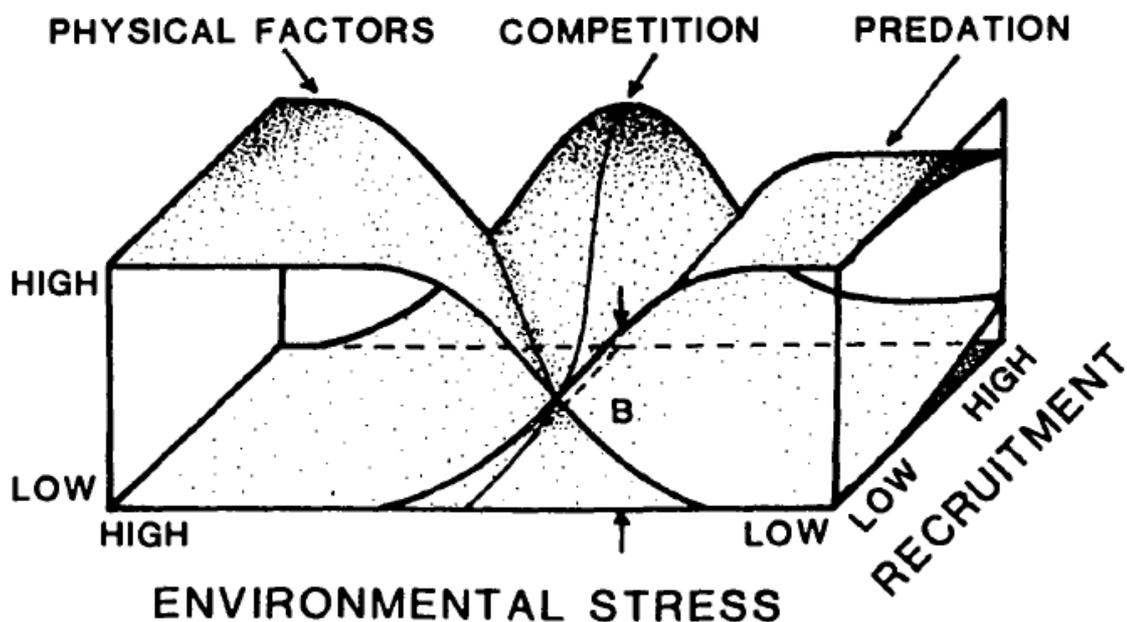
En théorie, un écosystème « vierge » (*e.g.*, dépeuplé suite à une perturbation) est tout d'abord colonisé par des espèces dites « opportunistes » qui présentent une stratégie de vie de type « *r* », avec un fort investissement dans la reproduction, mais en contrepartie une survie et une durée de vie relativement faible (Pianka 1970 ; Connell 1978 ; Huston 1979 ; Parry 1981). Ces espèces pionnières sont de très bons colonisateurs de par leur grand investissement dans la reproduction et la dispersion de leurs descendants, mais sont relativement peu adaptées à la compétition, notamment face aux espèces dites « *equilibrium* » ou « spécialistes » qui présentent une stratégie de vie de type « *K* », avec un faible investissement dans la reproduction compensé par un taux de survie et une compétitivité élevés pour dominer les ressources au sein des habitats (Pianka 1972 ; Connell 1978 ; Huston 1979 ; Parry 1981). Le processus de maturation des communautés va ainsi être gouvernée par une succession d'espèces allant d'une stratégie purement de type « *r* » à une stratégie extrême de type « *K* », pour au final se stabiliser avec la domination de l'espèce la plus compétitive et la plus adaptée. Seule une perturbation pourra alors détrôner l'espèce dominante, remettant « à zéro » (*i.e.*, écosystème vierge) la colonisation des habitats, la dynamique de succession et la maturation des communautés.



**Figure 6.** Illustration de la notion de fenêtre environnementale (graphique de gauche), de la théorie de la perturbation intermédiaire et de la succession des communautés (graphiques de droite), d'après Connell (1978). La photographie illustre l'état climax de stabilité environnementale tel que décrit par Connell, avec ici la monopolisation mono-spécifique de l'habitat forestier et la présence d'un individu unique d'une autre espèce.

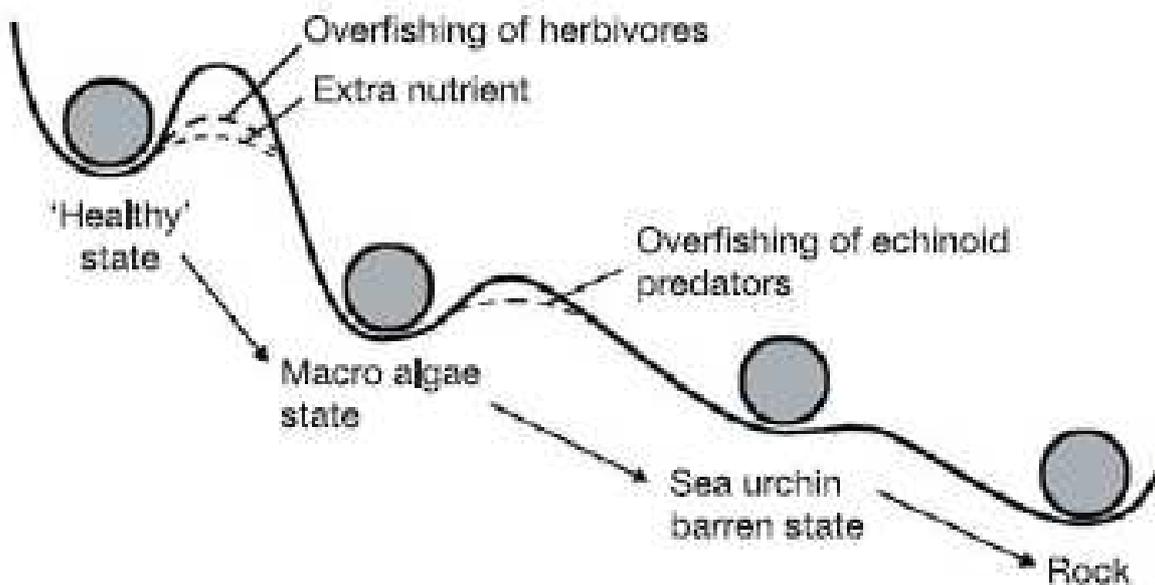
© Photo National Geographic 2010.

A la suite du modèle proposé par Connell (1978) sur les principes de la succession au sein des communautés, Menge & Sutherland (1987) ont poursuivi plus loin l'exploration du rôle des facteurs environnementaux dans la régulation des communautés. D'après leur modèle, les communautés naturelles sont régulées par différents types de facteurs environnementaux selon un gradient de stress abiotique qui détermine la taille et la complexité trophique des communautés au sein des habitats (**Figure 7**). Suivant ce schéma, la régulation des communautés est principalement dirigée par la prédation dans les habitats présentant des conditions abiotiques bénignes, qui favorisent l'existence de réseaux trophiques développés et la présence de prédateurs supérieurs (*i.e.*, régulation *top-down* par prédation). Dans les habitats soumis à un stress abiotique intermédiaire qui ne permet pas l'existence d'un réseau trophique développé, cette régulation est principalement modelée par la compétition entre les espèces sessiles situées à la base du réseau trophique (*i.e.*, régulation *bottom-up* par compétition pour l'accès à des ressources limitantes). Dans les habitats les plus austères, la régulation des communautés repose principalement sur l'intensité du stress abiotique (*i.e.*, régulation *bottom-up* en marge du seuil de tolérance des espèces).



**Figure 7.** Schéma conceptuel sur le rôle de différents facteurs environnementaux dans la régulation des communautés selon un gradient de stress abiotique (2 premières dimensions) et de recrutement (3<sup>ème</sup> dimension). D'après Menge & Sutherland (1987).

Malgré les travaux de Connell (1978) sur la nécessité de l'occurrence de perturbations pour le maintien d'une forte biodiversité, les suivis des écosystèmes de la planète soulignent une augmentation inquiétante de la fréquence, de l'intensité et de la diversité des perturbations sur les communautés dans de nombreuses régions (Nyström *et al.* 2000 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Adjeroud *et al.* 2005 ; Carilli *et al.* 2009). Ces perturbations ont tendance à pousser les écosystèmes, même les plus résistants, au-delà de leur capacité de résilience<sup>14</sup> et générer des *phase shifts*<sup>15</sup> (Figure 8), ce qui engendre une altération durable des milieux naturels en termes de biodiversité et de productivité (Nyström *et al.* 2000 ; Bellwood *et al.* 2004).



**Figure 8.** Schéma conceptuel du principe de stabilité des écosystèmes *versus* susceptibilité au *phase shift*, d'après Bellwood *et al.* (2004). L'écosystème est représenté par une bille qui, soit se maintient sur le haut du relief symbolisant une bonne santé, soit dégringole le long du relief vers un état dégradé. Chaque perturbation fait osciller la bille sur le relief, et en fonction de son intensité peut faire basculer l'écosystème vers un état dégradé.

En raison de la gravité, la bille est naturellement attirée vers le bas de la pente même sans perturbation, alors qu'une énergie importante est nécessaire pour faire remonter la bille le long du relief vers un état en bonne santé. La récurrence des perturbations naturelles et des divers stress sur les écosystèmes a tendance à lisser le relief et à favoriser l'effondrement des écosystèmes vers un état durable de dégradation.

<sup>14</sup> La résilience décrit la capacité d'un écosystème à retourner à son état initial suite à une perturbation tout en conservant ses fonctions écologiques.

<sup>15</sup> *Phase-shift*, « changement de phase » en anglais, décrit un changement dans la structure ou la composition des communautés ayant pour conséquence une modification des fonctions écologiques de l'écosystème.

## I.2.b. Dynamique des populations coralliennes

La dynamique des populations de coraux est gouvernée par les processus de recrutement<sup>16</sup>, de croissance et de mortalité, qui montrent une grande variabilité spatio-temporelle en lien avec les conditions environnementales et avec la diversité des traits d'histoire de vie des espèces (Bak & Engel 1979 ; Hughes 1984 ; Lins de Barros & Pires 2006b ; Edmunds 2010). La compréhension de la dynamique des populations et de ses facteurs de régulation permet de mieux appréhender les trajectoires écologiques de ces populations, et notamment d'estimer les tendances au maintien, à l'expansion, ou comme cela est de plus en plus fréquemment observé, au déclin des populations. L'investigation de la dynamique des populations constitue de ce fait, non seulement une base nécessaire à la compréhension des mécanismes de structuration des populations de coraux, mais également un outil de choix pour anticiper les changements futurs de ces communautés (Tanner 1999 ; Mumby 2006 ; Mumby *et al.* 2006 ; Edmunds 2010), permettant notamment une meilleure gestion des écosystèmes coralliens.

Les moteurs de la dynamique des populations de coraux peuvent être distingués en facteurs intrinsèques et extrinsèques. Les facteurs intrinsèques sont propres à la biologie et au fonctionnement des populations et correspondent aux principaux traits d'histoire de vie des espèces tels que les stratégies reproductives, les capacités de dispersion larvaire, les processus de recrutement, les taux de croissance ou les susceptibilités à la mortalité. Les facteurs extrinsèques sont les facteurs environnementaux au sens large, et incluent aussi bien les facteurs physiques (*e.g.*, hydrodynamisme, sédimentation, luminosité) que biotiques (essentiellement prédation et compétition), ainsi que les perturbations naturelles de grande ampleur (*e.g.*, cyclones, phénomènes de blanchissement, explosions démographiques de prédateurs).

---

<sup>16</sup> Le recrutement correspond à l'arrivée d'un nouvel individu au sein d'une population. Cet individu peut être issu de la reproduction de la population considérée, l'on parle alors d'auto-recrutement, ou alors d'une tierce population, dans quel cas l'on parle d'allo-recrutement.

Les coraux scléactiniaires sont en grande majorité des organismes coloniaux et sessiles, qui se distinguent par des longévités exceptionnelles et des cycles de vie complexes. En plus de la reproduction sexuée qui se décline en plusieurs modes (fécondation interne *versus* externe, hermaphrodisme *versus* gonochorisme), ils disposent de différentes stratégies de reproduction asexuée : bourgeonnement, fragmentation, fission et production parthénogénétique de larves (Hughes *et al.* 1992). Ces modes de reproduction asexuée peuvent par exemple s'avérer des stratégies efficaces pour la colonisation d'un site à l'échelle locale (Foster *et al.* 2007 ; Lopez-Perez *et al.* 2007). Des phénomènes de fusion entre colonies sont également observés chez les coraux (Raymundo & Maypa 2004). Ces caractéristiques biologiques des coraux complexifient grandement la relation entre l'âge et la taille chez ces organismes coloniaux (Hughes 1984 ; Hughes & Connell 1987 ; Babcock 1991).

Chez les coraux, le taux, ainsi que le type de mortalité sont étroitement liés à la taille et au stade de développement des colonies (Rylaarsdam 1983 ; Penin 2007 ; Penin *et al.* 2010). Les stades larvaire et recrue présentent généralement les plus fortes mortalités totales. A l'inverse, les colonies adultes de grande taille sont, en l'absence de perturbation majeure, essentiellement affectées par des phénomènes de mortalité partielle (Babcock 1991). De même, la croissance (Hughes & Connell 1987 ; Chadwick-Furman *et al.* 2000) et la fécondité des coraux (Babcock 1991 ; Hall & Hughes 1996 ; Lins de Barros & Pires 2006a) sont fonction de la taille des colonies. Par conséquent, la taille des colonies constitue un critère majeur pour l'étude de la dynamique des populations de coraux (Hughes 1984 ; Hughes & Connell 1987 ; Babcock 1991).

Dans la nature, la distribution spatiale, la densité et le maintien des populations coralliennes sont contrôlés par les caractéristiques du recrutement, ainsi que par différents facteurs de mortalité pré- et post-fixation qui interagissent à différentes échelles spatiales et temporelles (Harriott & Banks 2002 ; Karlson *et al.* 2004). Dans ce contexte, deux modèles principaux ont été proposés (Caley *et al.* 1996 ; Carlon 2001 ; Penin 2007). D'une part, le modèle de limitation (ou régulation) par le recrutement (*recruitment limitation* ou *recruitment regulation*) stipule que l'intensité de l'apport larvaire et la mortalité ayant lieu au cours des premiers temps de la vie benthique sont les facteurs essentiels dans la détermination de la densité des populations. D'autre part, le modèle de prédation/compétition postule que le recrutement est suffisamment important pour saturer le milieu et que ce sont les événements

post-fixation et la capacité limite du milieu en termes de ressources et d'espace qui structurent les populations adultes. Loin d'être antagonistes, la contribution relative de ces deux modèles varie en réalité selon les conditions environnementales, l'échelle spatio-temporelle, ainsi qu'en fonction des traits d'histoire de vie des taxa considérés (Smith 1992 ; Hughes *et al.* 1999 ; Vermeij 2006). Par ailleurs, la régulation des populations benthiques sur des sites présentant d'importants flux larvaires semble être densité-dépendante, tandis que la dynamique sur des sites non-saturés par l'apport de nouveaux individus serait plutôt densité-indépendante (Doherty & Fowler 1994 ; Steele 1997 ; Carlon 2001 ; Shima & Osenberg 2003).

Les scléactiniaires sont des organismes longévifs pouvant perdurer plusieurs décennies sur le récif (Babcock 1991). La régulation de ces populations peut intervenir à différentes étapes de leur cycle de vie par limitation du recrutement (Sammarco 1980 ; Miller & Hay 1996 ; Fearon & Cameron 1997 ; Dunstan & Johnson 1998 ; Vermeij 2006 ; Penin 2007), par inhibition de la croissance (Stimson 1985 ; Tanner 1997 ; Miller & Hay 1998 ; Lirman 2001 ; River & Edmunds 2001), par mortalité partielle ou totale des colonies (Sato 1985 ; Jompa & McCook 2002 ; Nugues & Roberts 2003 ; Lapid & Chadwick 2006 ; Smith *et al.* 2006 ; Anthony & Connolly 2007), ou encore par inhibition de la fécondité (Tanner 1995 ; Hughes *et al.* 2007). Cette régulation exercée sur les colonies peut être considérée en termes de dépenses énergétiques face aux stress induits par leur environnement, une énergie qui ne pourra plus être allouée aux besoins métaboliques et à la reproduction (Rogers 1979 ; Rinkevich & Loya 1983 ; Chornesky 1989 ; Tanner 1995 ; Lapid & Chadwick 2006 ; Anthony & Connolly 2007). Cette perte d'énergie se traduit par une baisse de la *fitness* et à terme peut conduire à la mort de l'organisme (Tanner 1997). Malgré leurs coûts directs importants sur les organismes à l'échelle de l'individu, les facteurs de régulation peuvent indirectement bénéficier aux espèces à l'échelle des populations et favoriser la coexistence des espèces, la diversité et la productivité (Connell 1978 ; Karlson *et al.* 2004 ; Idjadi & Karlson 2007 ; Kayal *et al.* sous presse).

Face aux pressions liées au développement démographique et aux activités anthropiques, les dernières décennies ont été particulièrement néfastes pour les récifs coralliens dans de nombreuses régions du globe (Connell 1997 ; McClanahan *et al.* 2002 ; Lesser 2007). En parallèle, les efforts de conservation se sont multipliés et de nombreux récifs font l'objet de suivis à long terme (Tanner *et al.* 1994 ; Connell *et al.* 2004 ; Adjeroud *et al.* 2009). Cette surveillance accrue des récifs ne permet cependant pas d'établir de prédictions satisfaisantes sur leur évolution à l'échelle annuelle ou décennale. La construction de modèles mathématiques prédictifs basés sur des données de dynamique des populations de coraux permettent en revanche de projeter l'évolution écologique d'une population dans le temps et de prédire sa trajectoire sous différents scénarios environnementaux (Hughes 1984 ; Fong & Glynn 2000). Outre son intérêt dans la compréhension des mécanismes de régulation des populations, la modélisation de la dynamique des populations de coraux constitue un intérêt majeur pour la gestion et la conservation des écosystèmes coralliens, notamment afin d'anticiper la dérive de ces communautés dans un environnement en plein changement.

La modélisation de la trajectoire des populations coralliennes est relativement récente. Jusqu'alors, différents modèles ont été développés pour explorer les processus de structuration (Hughes 1984 ; Fong & Glynn 1998 ; Tanner 1999), la trajectoire des populations coralliennes (Fong & Glynn 2000 ; Riegl *et al.* 2009 ; Edmunds 2010) ou encore la dynamique des communautés récifales (Tanner *et al.* 1996 ; Mumby *et al.* 2006, 2007b ; Mumby & Hastings 2008). Cependant, la pertinence des prédictions issues de ces premiers modèles reste à être vérifiée, tandis que de nouvelles approches restent à être explorées, et de nombreuses améliorations peuvent encore être apportées dans ce domaine afin d'améliorer les performances et la précision des prédictions pour anticiper l'évolution écologiques des communautés naturelles.

### **I.3. Les récifs de Polynésie française**

#### **I.3.a. Situation géographique**

La Polynésie française représente un vaste territoire marin de 2 500 000 km<sup>2</sup> de superficie, au cœur de l'Océan Pacifique. Ce territoire comprend 4 200 km<sup>2</sup> de terre émergée répartie en 119 îles sur 5 archipels : Société, Tuamotu, Marquises, Gambier et Australes. Cette forte fragmentation géographique, combinée à la faible démographie d'environ 250 000 habitants inégalement répartis sur les îles, et les grandes distances d'océan ouvert qui séparent ces territoires du reste du monde (**Figure 9**) font des îles de la Polynésie française des environnements uniques pour l'étude du fonctionnement des écosystèmes naturels.

#### **I.3.b. Historique des investigations et continuité des recherches**

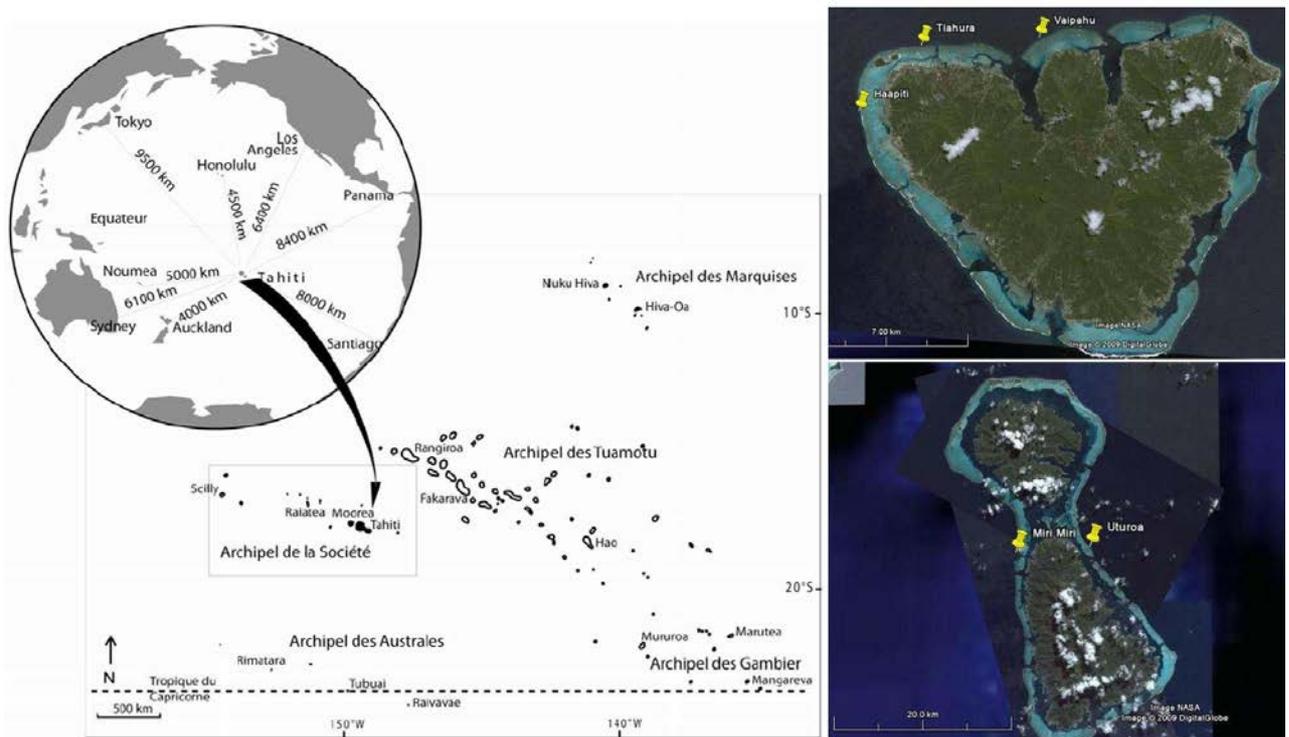
Depuis près de 40 ans, l'implantation d'une station de recherche de l'Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE) permet un suivi continu des récifs coralliens de Moorea dans l'archipel de la Société. Cette station initialement établie en partenariat avec le Muséum National d'Histoire Naturelle (MNHN) en 1971, a évolué en Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement (CRIOBE) en 1981 et est associée au Centre National de la Recherche Scientifique (CNRS) depuis 2006. Depuis 2008, le CRIOBE bénéficie également d'un label du Service d'Observation de l'Institut National des Sciences de l'Univers (INSU) pour son action de surveillance de l'environnement à grande échelle à travers le Pacifique. Aujourd'hui l'USR 3278 CNRS-EPHE CRIOBE est reconnue sur un plan international pour son travail passé et présent en écologie récifale. Cet historique de recherche sur les récifs de Moorea a fortement contribué à faire de cette île un laboratoire grandeur-nature et un modèle unique pour l'étude des récifs coralliens.

Depuis l'implantation de l'EPHE à Moorea, la connaissance en écologie récifale et particulièrement l'étude des communautés coralliennes n'a cessé d'évoluer. Dans un premier temps, les travaux ont principalement porté sur l'inventaire des organismes et l'exploration de ces milieux fascinants et encore méconnus que représentaient les récifs coralliens dans les

années 1970. Dans les années 1990, des travaux sur la caractérisation des habitats et la structuration des communautés benthiques, ainsi que sur les paysages récifaux ont permis une meilleure compréhension des principaux facteurs qui influencent la distribution des espèces autour de l'île de Moorea (Adjeroud 1996 ; Chancerelle 1996). Depuis les années 2000, ces études ont été complétées par un suivi à long terme du recrutement corallien sur l'île de Moorea (Adjeroud *et al.* 2007a), et par un réseau de suivi de la dynamique des communautés récifales à l'échelle du Pacifique Sud (Adjeroud *et al.* 2005, 2009). En 2007, un programme de recherche doctoral a porté sur le rôle du recrutement dans la structuration et le maintien des populations de coraux en Polynésie française (Penin 2007 ; Penin *et al.* 2007a, 2010). C'est dans la continuité logique de ces décennies d'investigation que la présente étude porte sur la dynamique des populations de coraux sur les récifs de la Polynésie française.

### I.3.c. Choix des sites d'étude

Afin de considérer le fonctionnement écologique des récifs du vaste système insulaire et fragmenté que représente la Polynésie française, une approche hiérarchique multi-échelle a été utilisée pour appréhender la dynamique des populations de coraux à différentes échelles spatiales au sein de l'archipel de la Société (Hughes *et al.* 1999 ; Karlson *et al.* 2004 ; Adjeroud *et al.* 2005). Les échelles locale, insulaire et régionale ont ainsi été considérées par l'échantillonnage de 15 stations distribuées selon 3 profondeurs (6, 12 et 18 m) sur 3 sites autour de l'île de Moorea (parmi les Iles du Vent), et 3 profondeurs sur 2 sites autour de l'île de Raiatea (parmi les Iles sous le Vent) située à environ 180 km au Nord-Ouest de Moorea (**Figure 9**). Les stations étudiées se situent en pente externe océanique où la couverture et la diversité du peuplement corallien sont maximales (Adjeroud 1997) et présentent diverses caractéristiques selon différents gradients environnementaux, ainsi que des chronologies de perturbations contrastées (Adjeroud *et al.* 2005, 2007b ; Penin *et al.* 2007b). Par ailleurs, l'ensemble de ces stations font l'objet de suivis au sein de différents programmes de recherches, ce qui permet d'incorporer la présente étude dans une continuité d'investigations menées au sein de l'USR 3278 CNRS-EPHE CRIOBE pour appréhender le fonctionnement des récifs coralliens de cette région.



**Figure 9.** Localisation géographique des sites d'étude. Quinze stations distribuées en 3 profondeurs (6, 12 et 18 m), sur 3 ou 2 sites, autour de 2 îles (Moorea en haut à droite, et Raiatea en bas à droite) ont été considérées.

© Images satellites Google Earth.

### I.3.d. Historique des perturbations

De par leurs vastes superficies et répartitions géographiques, les territoires de la Polynésie française sont exposés à une multitude de perturbations naturelles. Le **Tableau 1** résume les principales perturbations naturelles qui ont été documentées sur les 30 dernières années. Sur cette période, l'île de Moorea a connu 7 phénomènes de blanchissement corallien, 2 cyclones et 2 épisodes de prolifération du prédateur corallivore *Acanthaster planci*. A l'image de Moorea, de nombreuses îles de la Polynésie française sont frappées régulièrement par des perturbations diverses au cours du temps. Un des objectifs de la présente étude est de quantifier l'impact de ces perturbations successives et variées sur la dynamique des populations de coraux, et au-delà sur la dynamique des communautés récifales.

**Tableau 1.** Caractéristiques des principales perturbations naturelles documentées en Polynésie française. D'après Adjeroud et al. (2005).

	<b>Date / Période</b>	<b>Iles documentées</b>	<b>Intensité / Remarques</b>
<b>Blanchissements</b>			
	mars - mai 1983	Société (Tahiti, <b>Moorea</b> )	modéré, dû au cyclone <i>Veena</i>
	mars - avril 1984	Société (Tahiti, Bora Bora)	modéré
	1987	Société (Tahiti, <b>Moorea</b> ), Tuamotu (Manihi)	modéré
	mars - juillet 1991	Société ( <b>Moorea</b> )	majeur
	avril - mai 1993	Société (Tahiti)	mineur
	mars - août 1994	Société (Tahiti, <b>Moorea</b> , Tetiaroa), Tuamotu (Rangiroa)	majeur
	mars - août 1998	Société (Tahiti, Tetiaroa), Tuamotu (Rangiroa, Tikehau, Mataiva, Takapoto, Aratika, Nengo Nengo)	majeur
	avril - août 2002	Société ( <b>Moorea, Raiatea</b> )	majeur
	2003	Société ( <b>Moorea</b> )	modéré
	2007	Société ( <b>Moorea</b> )	modéré
<b>Cyclones</b>			
<i>Thamar</i>	mars 1981	aucune île affectée	
<i>Fran</i>	mars 1981	Australes	
<i>Nano</i>	janvier 1983	Tuamotu, Marquises	majeur
<i>Orama</i>	février 1983	Tuamotu	majeur
<i>Reva</i>	mars 1983	Tuamotu	
<i>Veena</i>	avril 1983	Société (est de Tahiti), Tuamotu,	
<i>William</i>	avril 1983	Tuamotu	
<i>Ima</i>	février 1986	aucune île affectée	
<i>Sally</i>	décembre 1986	sud des Australes	
<i>Cilla</i>	mars 1988	sud des Australes	
<i>Peni</i>	février 1990	sud des Australes	
<i>Wasa</i>	décembre 1991	Société ( <b>Ouest de Moorea</b> ), Australes	majeur
<i>Martin</i>	octobre 1997	Société ( <b>Ouest de Raiatea</b> , Bora Bora)	
<i>Osea</i>	novembre 1997	Société ( <b>Ouest de Raiatea</b> , Bora Bora)	
<i>Pam</i>	décembre 1997	ouest des Australes	
<i>Véli</i>	février 1998	Tuamotu	modéré
<i>Oli</i>	février 2010	Société ( <b>Nord de Moorea, Raiatea</b> , Bora Bora)	majeur
<b>Proliférations d'<i>Acanthaster planci</i></b>			
	1979 - 1984	<b>Moorea</b>	majeur
	2003 - 2010	Société ( <b>Moorea, Raiatea</b> , Tahaa, Bora Bora, Maupiti)	majeur
<b>Crises dystrophiques</b>			
	?	Tuamotu (Taiaro)	
	avril 1983	Société ( <b>Moorea</b> )	dû au cyclone <i>Veena</i>
	1988	Tuamotu (Mataiva)	
	mars 1994	Tuamotu (Hikueru)	
	décembre 2001	Société (Sud de Bora Bora)	

#### **I.4. Objectifs du programme de recherche doctoral**

Ce programme de recherche porte sur la dynamique des populations de coraux scléactiniaires des récifs de Polynésie française. Il a pour but d'explorer le rôle des processus de recrutement, de croissance et de mortalité dans la structuration, la dynamique et le maintien de ces populations. Il s'agit également d'examiner la contribution relative de certains facteurs intrinsèques (traits d'histoire de vie des espèces) et extrinsèques (prédation et compétition), ainsi que des perturbations de grande ampleur (cyclone et explosion démographique d'*Acanthaster planci*) dans la variabilité spatio-temporelle de la dynamique de ces populations. Enfin, cette étude se propose de simuler, par une approche de modélisation mathématique à partir des données acquises dans ce travail, différents scénarios d'évolution des communautés coralliennes à l'échelle décennale, et ce afin de mieux appréhender les capacités de résistance et de résilience de ces récifs. Ce travail s'est basé sur des suivis saisonniers et interannuels des taux de recrutement, de croissance, et de mortalité des colonies au sein des populations, et a concerné les trois principaux genres de coraux des assemblages de pentes externes de ces récifs (*Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*). Les échelles spatiales abordées sont régionale (entre les îles de Moorea et Raiatea dans l'archipel de la Société), insulaire (différents sites par île) et locale (différentes profondeurs par site). Les résultats issus de ce travail sont présentés et analysés selon les trois sections suivantes :

##### **Dynamique des communautés récifales face aux perturbations (Chapitre II)**

Ce premier volet décrit le déroulement des perturbations naturelles qui ont affecté les récifs étudiés au cours du suivi de la dynamique des populations de coraux, et leurs implications pour la dynamique des communautés récifales.

##### **Dynamique des populations de coraux (Chapitre III)**

Ce second volet porte sur l'investigation de la variabilité spatio-temporelle de la dynamique des populations de coraux en relation avec les conditions environnementales, et l'identification des traits d'histoire de vie des principaux taxa.

##### **Trajectoire des populations et résilience corallienne (Chapitre IV)**

Ce dernier volet porte sur la simulation des trajectoires des assemblages coralliens selon différents scénarios de perturbations et sur l'évaluation de leur capacité de résilience.

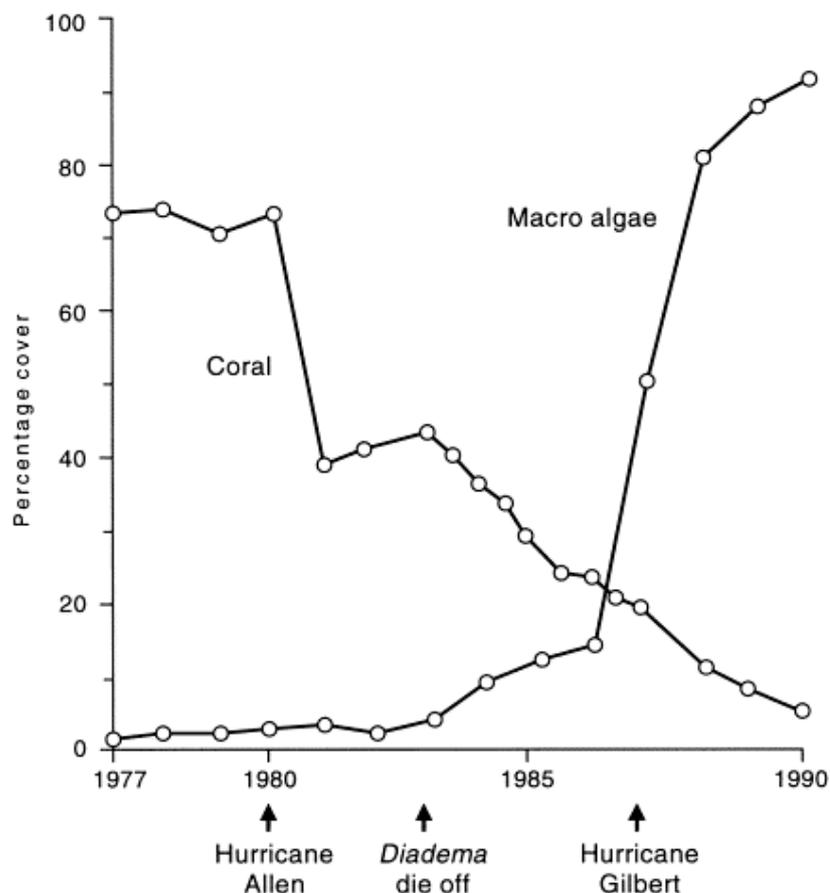
## Chapitre II. Dynamique des communautés récifales face aux perturbations

### II.1. Contexte scientifique et objectifs

La dynamique des populations est gouvernée par une combinaison de facteurs intrinsèques propres aux espèces considérées, et de facteurs extrinsèques relatifs à l'environnement dans lequel elles se trouvent. Tandis que les facteurs intrinsèques orientent la dynamique des populations dans une fenêtre de variation délimitée par des limites physiologiques ou métaboliques des espèces (*e.g.*, une vitesse de croissance ou un taux de fécondité), les facteurs environnementaux exercent, selon leur nature et leur intensité, un forçage plus ou moins important sur la trajectoire des populations (*e.g.*, une perturbation peut entraîner une mortalité importante au sein d'une population).

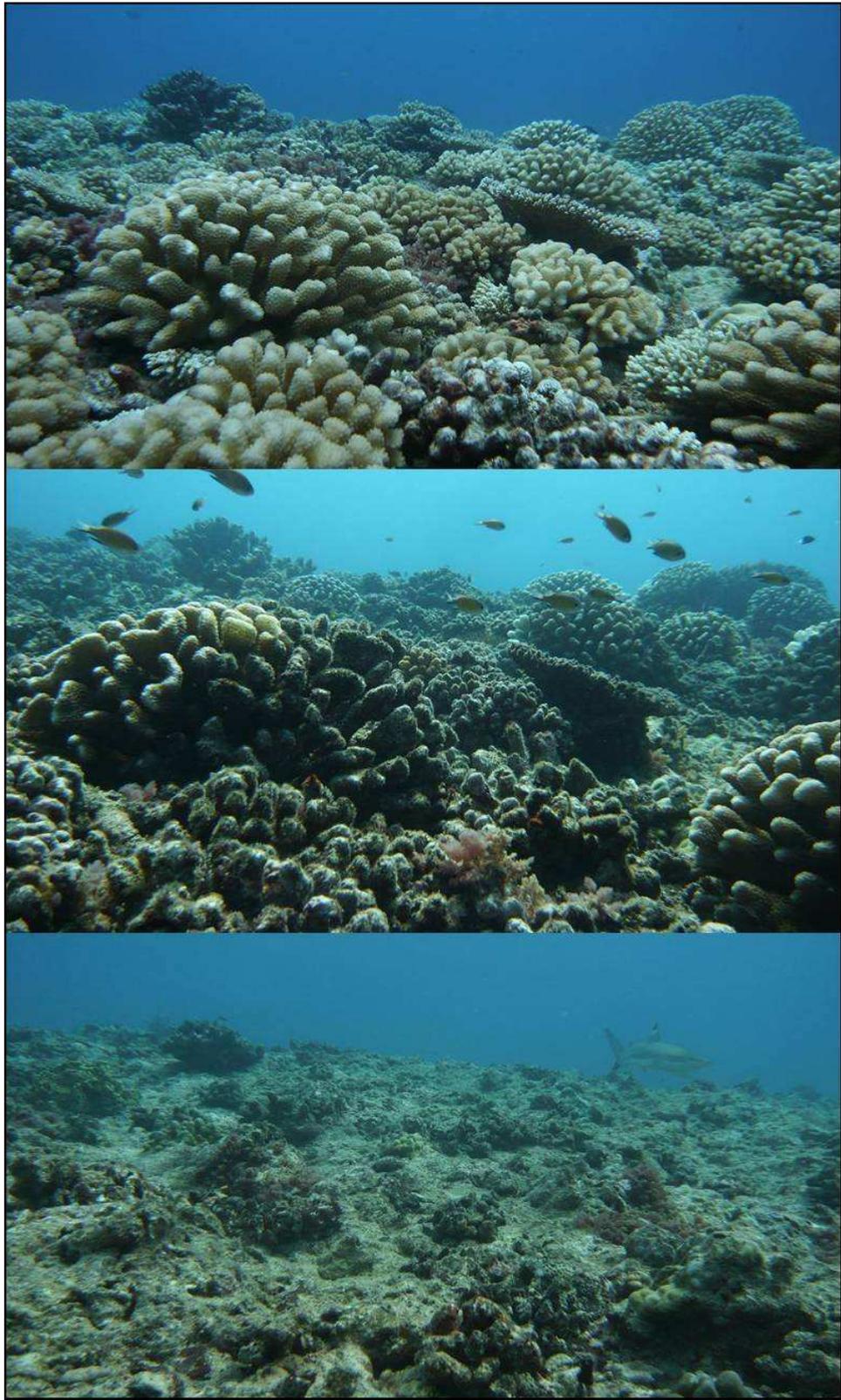
Les récifs coralliens de la Polynésie française montrent des historiques riches et variés en termes de perturbations naturelles (**Tableau 1**). Ces perturbations influencent grandement la structure, la dynamique et le fonctionnement des communautés coralliennes (**Figure 11**), et se répercutent souvent sur de nombreux organismes situés le long de la chaîne trophique via des voies d'interactions directes et indirectes (Berumen & Pratchett 2006 ; Graham *et al.* 2008). Dans un système complexe tel celui des récifs coralliens, l'effondrement d'une communauté ou d'un groupe trophique peut engendrer un bouleversement dans l'ensemble de l'écosystème via des voies de régulation *bottom-up* (régulation proie-prédateur ; Ellison *et al.* 2005 ; Halford & Caley 2009), *top-down* (régulation prédateur-proie ; Estes *et al.* 1998 ; Myers *et al.* 2007 ; Heithaus *et al.* 2008 ; Prugh *et al.* 2009), ou encore *wasp-waist* (régulation proie-prédateur et prédateur-proie à la fois, par des organismes situés en milieu de chaînes trophiques ; Cury & Shannon 2004 ; Bakun 2006), surtout lorsqu'un groupe ayant une fonction écologique clef est affecté.

A titre d'exemple, dans les Caraïbes, les récifs de la Jamaïque, en bonne santé et jouissant d'un recouvrement corallien important (> 70 %) dans les années 1970, ont été touchés dans les années 1980 par le passage de deux ouragans (*Allen* en 1980 et *Gilbert* en 1987), et par une maladie affectant les oursins du genre *Diadema* qui a fortement décimé les populations de ces herbivores récifaux. Le fort déclin corallien face aux deux ouragans successifs, associé à la forte mortalité des principales espèces d'herbivores dans cette région, a généré un changement de phase brutal, avec des récifs encore aujourd'hui dominés par les macro-algues et caractérisés par une plus faible biodiversité et productivité (**Figure 10**). De plus, la surpêche des poissons herbivores (autres protagonistes majeurs de la régulation *top-down* des algues sur les récifs) et l'importante eutrophisation des eaux dans cette région (perte de la régulation *bottom-up* des algues) ont fortement contribué à favoriser ce changement de phase vers une dominance durable des communautés algales (Nyström *et al.* 2000 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Mora 2008 ; Mumby & Steneck 2008).



**Figure 10.** Graphique illustrant la variation du recouvrement en corail vivant et en macro-algue sur les récifs de la Jamaïque face aux perturbations historiques qui ont affecté cette région dans les années 1980.

Durant le déroulement de ce programme doctoral, deux perturbations majeures ont affecté les récifs étudiés : une explosion démographique du prédateur *Acanthaster planci* et un cyclone (**Tableau 1, Figure 11**). L'occurrence de ces deux perturbations sur les récifs étudiés a constitué une opportunité unique pour (1) quantifier l'impact de ces perturbations sur les communautés coralliennes et la faune associée, et (2) appréhender les processus qui sont à l'origine des *phase shifts* ou qui orientent le déclin ou la résilience des récifs coralliens. L'objectif de ce chapitre est également d'évaluer le contexte environnemental dans lequel s'est déroulé le suivi quantitatif de la dynamique des populations des coraux (*cf.*, **Chapitre III**). Il s'agit plus précisément de quantifier pour chaque station et pour chaque pas de temps étudié, l'intensité de différents facteurs environnementaux, et notamment d'identifier les périodes de relative stabilité, et à l'inverse les périodes de perturbations. Ces informations seront ensuite utilisées dans les chapitres suivants afin d'évaluer l'impact de différents facteurs extrinsèques sur la dynamique des populations de coraux (**Chapitre III**), et d'observer leurs conséquences sur la trajectoire des communautés coralliennes (**Chapitre IV**). Les données antérieures à 2007 utilisées dans le présent chapitre proviennent d'échantillonnages effectués au sein de l'équipe par Mehdi Adjeroud, ou dans le cadre de la thèse de Lucie Penin.



**Figure 11.** Photographies prises sur le terrain (site de Vaipahu, profondeur de 6 m) illustrant le paysage récifal avant (haut, novembre 2007) et après le passage des *Acanthaster* (centre, octobre 2009), et après le passage du cyclone *Oli* (bas, mai 2010).

© Photos Mohsen Kayal.

## II.2. Méthodologie

Afin d'étudier la dynamique des communautés récifales face aux perturbations, les assemblages de différents composants clefs (coraux, autres invertébrés sessiles, algues, poissons) ont été suivis dans le temps aux stations de Moorea, et dans une moindre mesure sur l'île de Raiatea. Les communautés benthiques sessiles ont été échantillonnées par mesure du taux de recouvrement des principaux groupes fonctionnels. Les coraux durs (scléactiniaires + *Millepora*) ont été discriminés par genre, et les communautés algales ont été distinguées en macro-algue (algues érigées), turf algal (gazon algal) et algues calcaires encroûtantes. Les communautés vagiles ont été échantillonnées par comptage des densités des individus, avec les *Acanthaster planci* et certaines espèces de poissons papillons (famille Chaetodontidae) comme principaux représentants des macro-corallivores, et les oursins et les poissons perroquets (famille Scaridae) comme principaux herbivores. Ce suivi de la dynamique des communautés récifales à Moorea et Raiatea a été effectué entre septembre 2007 et juin 2010 au cours de  $\approx 50$  plongées en scaphandre autonome d'une durée moyenne de 100 min, représentant une immersion individuelle d'environ 85 h.

### II.2.a. Recouvrement benthique

Le pourcentage de recouvrement du substrat par les différentes catégories biotiques et abiotiques du benthos a été estimé par la méthode du *Line Intercept Transect* (LIT) en mai 2005 (Penin 2007), et par la méthode du quadrat aléatoire pour les échantillonnages de juillet 2008, septembre 2009 et juillet 2010. Ces deux méthodes d'estimation du recouvrement génèrent des résultats relativement similaires, bien que le LIT permette un échantillonnage plus rapide mais moins détaillé, vis-à-vis de la méthode du quadrat qui elle permet de multiplier le nombre de répliquats statistiques et d'atteindre une plus grande résolution d'échantillonnage. Le LIT consiste à mesurer le long d'un transect, ici de 50 m de long, la longueur interceptée par chaque catégorie du substrat, et ensuite à calculer la part relative du recouvrement pour chaque catégorie sur la longueur totale du transect. Le LIT a été répliqué trois fois à chaque station lors de l'échantillonnage de 2005. La méthode du quadrat aléatoire consiste à positionner un quadrat, ici de 1 m<sup>2</sup>, aléatoirement sur le substrat, et de recenser le recouvrement à l'intérieure de cette surface. Ici, la nature du substrat a été quantifiée sous 81 points déterminés par une grille de 10 cm de maille au sein de chaque quadrat (Adjeroud *et al.*

2005). Le quadrat aléatoire a été répliqué 10 fois à chaque station pour les échantillonnages de 2008, 2009 et 2010.

Deux indices ont été utilisés afin de quantifier la diversité des genres coralliens. La richesse générique ( $G$ ) a été calculée en dénombrant les différents genres recensés par échantillonnage. L'indice  $H'$  de Shannon a été calculé à l'échelle du genre en appliquant la formule :

$$H' = - \sum_{i=1}^G p_i \ln p_i$$

avec  $p_i$  la proportion du genre  $i$  dans le milieu,  $p_i = n_i / N$ .

## II.2.b. Estimation des densités

A chaque station, les comptages des densités d'*Acanthaster* et de poissons (Chaetodontidae corallivores et Scaridae) ont été effectués dans trois transects-couloirs de 200 m<sup>2</sup> (50 × 4 m) établis parallèles à la côte (Pratchett 2005b ; Berumen & Pratchett 2006). Parmi les principales espèces de Chaetodontidae rencontrées en pente externe récifale en Polynésie française, quatre sont des corallivores stricts : *C. ornatissimus*, *C. reticulatus*, *C. trifascialis*, *C. lunulatus* ; et six autres sont majoritairement corallivores<sup>17</sup> : *C. auriga*, *C. lunula*, *C. pelewensis*, *C. ulietensis*, *C. unimaculatus*, *C. quadrimaculatus* (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983 ; Sano 1989 ; Pratchett 2005a). Ces 10 espèces (**Figure 12**) représentent une part importante de la biomasse des Chaetodontidae dans l'archipel de la Société (Bouchon-Navaro 1981 ; Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983). L'ensemble des poissons herbivores de la famille des Scaridae ont été recensés sans distinction de l'espèce. La taille des poissons recensés a systématiquement été relevée par estimation visuelle lors des comptages, et la biomasse des populations a été calculée en utilisant les formules reportées dans le **Tableau 2**.

---

<sup>17</sup> Sont considérées comme majoritairement corallivores les espèces dont 50 à 70 % du bol alimentaire consiste en polypes de corail.



**Figure 12.** Poissons de la famille des Chaetodontidae ciblés en tant que corallivores dans le cadre de cette étude. (a) *C. ornatissimus*, (b) *C. reticulatus*, (c) *C. trifascialis*, (d) *C. lunulatus*, (e) *C. auriga*, (f) *C. lunula*, (g) *C. pelewensis*, (h) *C. ulietensis*, (i) *C. unimaculatus*, (j) *C. quadrimaculatus*.

© Photos Fishbase.

**Tableau 2.** Indices  $\alpha$  et  $\beta$  utilisés dans la relation taille ( $L$ , en cm) - poids ( $W$ , en g) pour le calcul de la biomasse des poissons selon la formule  $W = \alpha L^\beta$ . Le nombre  $n$  indique la taille de l'échantillon utilisé par les auteurs pour le calcul de la relation.

Taxa	$\alpha$	$\beta$	Référence	$n$
<i>Chaetodon ornatissimus</i>	0,0338	3,203	Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983	13
<i>Chaetodon reticulatus</i>	0,0245	3,381	Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983	10
<i>Chaetodon trifascialis</i>	0,0258	2,969	Kulbicki et al 2005	23
<i>Chaetodon lunulatus</i>	0,0311	2,976	Kulbicki et al 2005	189
<i>Chaetodon auriga</i>	0,0404	2,829	Kulbicki et al 2005	246
<i>Chaetodon lunula</i>	0,0089	3,716	Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983	13
<i>Chaetodon pelewensis</i>	0,0153	3,297	Kulbicki et al 2005	26
<i>Chaetodon ulietensis</i>	0,0311	2,874	Kulbicki et al 2005	36
<i>Chaetodon unimaculatus</i>	0,0533	2,833	Kulbicki et al 2005	13
<i>Chaetodon quadrimaculatus</i>	0,0556	2,964	Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983	11
Scaridae (famille)	0,0222	2,971	Kulbicki et al 2005	668

Deux indices ont été utilisés afin de quantifier la diversité des espèces de *Chaetodon* corallivores. La richesse spécifique ( $S$ ) a été calculée en dénombrant les différentes espèces observées par unité d'échantillonnage ( $n$  espèce observé par transect de 200 m<sup>2</sup>). L'indice  $H'$  de Shannon a été calculé à l'échelle de l'espèce en appliquant la formule :

$$H' = - \sum_{i=1}^S p_i \ln p_i$$

avec  $p_i$  la proportion de l'espèce  $i$  dans le milieu,  $p_i = n_i / N$ .

Les densités d'oursins ont été quantifiées à chaque station dans quatre transects-couloirs de 20 m<sup>2</sup> (10 × 2 m) établis parallèles à la côte. Sur l'ensemble des stations de la pente externe de Moorea, les assemblages d'oursins sont dominés dans l'ordre hiérarchique par les espèces *Echinostrephus aciculatus* (A. Agassiz 1863), *Echinometra mathaei* (Blainville 1825), *Echinothrix calamaris* (Pallas 1774) et *Echinothrix diadema* (Linnaeus 1758). Ces assemblages ont montré une relative stabilité dans le temps en termes de composition relative, et par conséquent seule la densité totale des populations de ces quatre espèces est reportée dans ce manuscrit.

### II.2.c. Indice de rugosité du substrat

La rugosité du substrat a été évaluée sur l'ensemble des stations de Moorea par la méthode de la chaîne et du transect (*chaîne and tape*). Cette méthode consiste à comparer la distance ( $d$ ) parcourue par une chaîne sur le substrat en suivant la topographie benthique avec la longueur d'un transect déployé sur la même distance au dessus du substrat (McCormick 1994). L'indice de rugosité ( $IR$ ) a été calculé selon la formule :  $IR = d_{chaîne} / d_{transect}$  avec  $d_{transect} = 10$  m. Cet échantillonnage a été répliqué quatre fois à chaque station en juillet 2008 (avant le passage du cyclone *Oli*) et février 2010 (post-cyclone). Etant donnée la vitesse de croissance très lente des coraux, le fait que la prédation des *Acanthaster* sur les coraux n'impacte pas directement leur squelette calcaire (**Figure 11**), et en se basant sur nos observations *in situ*, les valeurs de rugosité sont considérées comme étant similaires sur la période non-cyclonique (entre juillet 2008 et le passage du cyclone *Oli* en février 2010) pour chacune de nos stations.

## II.2.d. Analyses statistiques

Le pourcentage de recouvrement des différentes catégories du substrat a été comparé entre les stations de Moorea et les différentes années à l'aide d'une ANOVA à quatre facteurs fixes : *site*, *profondeur*, *date* et *substrat*. Le recouvrement en corail vivant (ensemble des scléactiniaires + *Millepora*) a été comparé entre les stations et les années à l'aide d'une ANOVA à trois facteurs fixes : *site*, *profondeur* et *date*. Les densités d'*Acanthaster*, l'indice de rugosité du substrat, les densités et les biomasses de poissons (Scaridae et *Chaetodon*), les indices de diversité des *Chaetodon* corallivores (richesse spécifique et  $H'$  de Shannon), ainsi que les densités des échinides ont été comparées entre les différents échantillonnages de Moorea à l'aide d'ANOVAs à trois facteurs fixes : *site*, *profondeur* et *date*. En cas de différences significatives détectées par ANOVA, les différentes combinaisons de groupes sous-jacents ont été comparées *à posteriori* par un test de comparaison appariée *Least Significant Differences* (LSD) de Fisher. Les corrélations entre les différentes variables quantifiées dans ce chapitre ont été étudiées à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés. Afin de ne considérer que les tendances majeures à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, ces régressions ont été tracées sur les valeurs moyennes calculées par site et par date d'échantillonnage.

Afin de satisfaire aux critères de normalité et d'homoscédasticité<sup>18</sup> requis pour les analyses en modèle linéaire généralisé, les données de pourcentage de recouvrement benthique ont été transformées selon la fonction  $\arcsin(\sqrt{x})$ . De même, les données de densités d'*Acanthaster*, de poissons (Scaridae et *Chaetodon*) et d'échinides, ainsi que les données des indices de diversité (richesse spécifique et  $H'$  de Shannon) ont été transformées selon la fonction  $\log(x+1)$ . L'ensemble des tests statistiques a été conduit à un seuil de significativité  $\alpha = 0,05$ . Les tests reportés dans ce chapitre ont été effectués à l'aide du logiciel StatView pour Windows, SAS Institut Inc. Version 5.0.

---

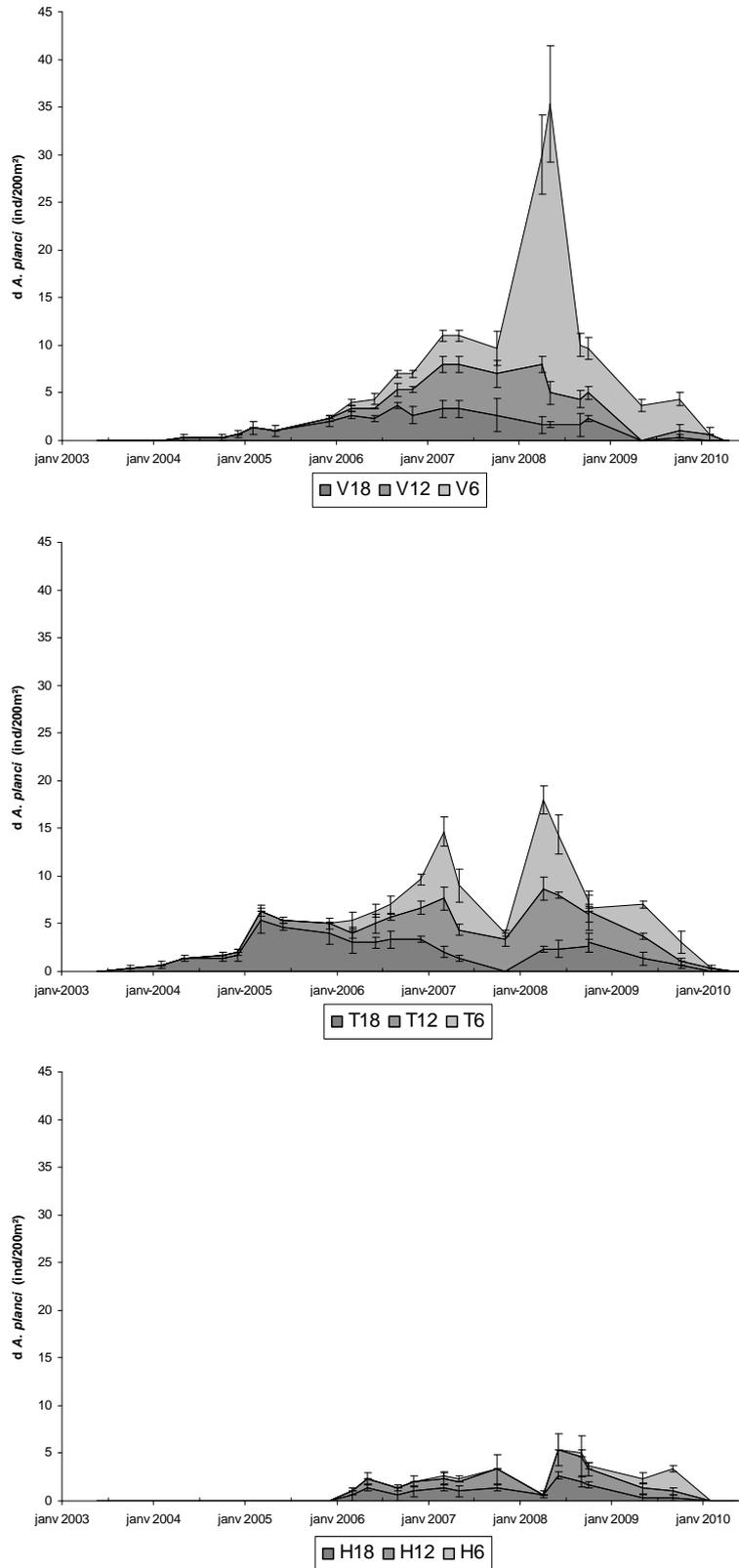
<sup>18</sup> L'homoscédasticité définit l'uniformité de la variance de l'erreur dans un ensemble de valeurs observées.

## II.3. Résultats

### II.3.a. Explosion démographique d'*Acanthaster planci*

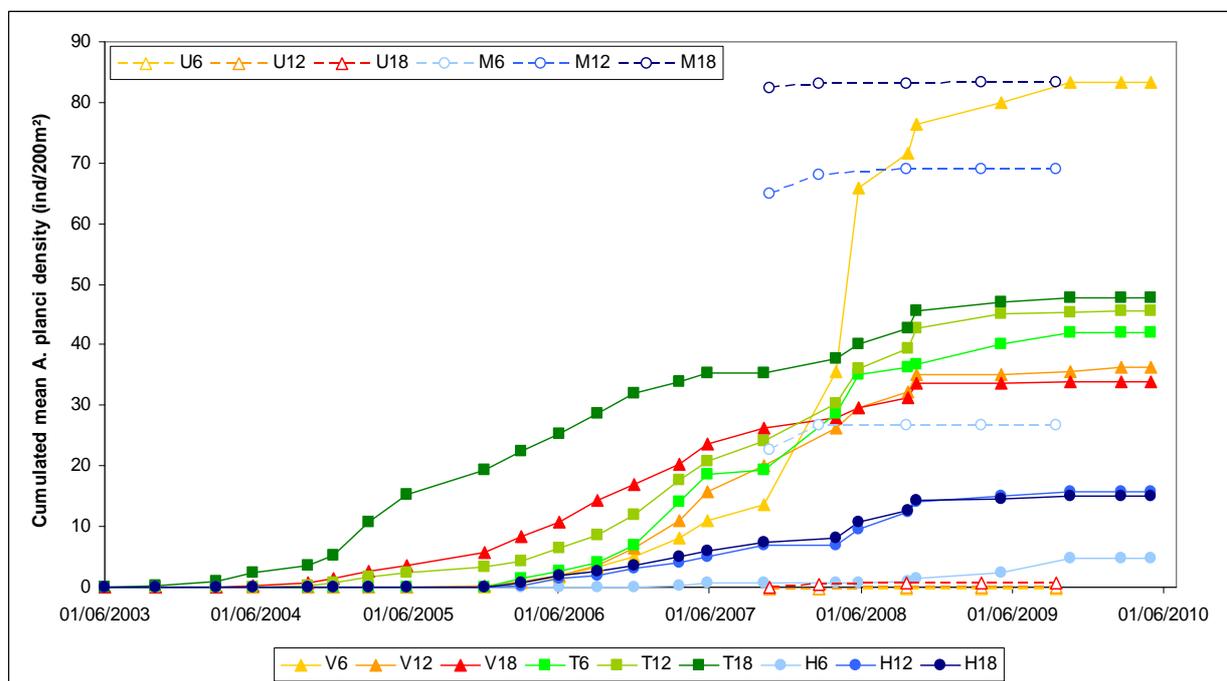
#### *Périodicité et amplitude de la prolifération*

Les premières densités d'*Acanthaster planci* issues de cette vague de prolifération ont été observées à 18 m sur le site de Tiahura en octobre 2003. Ce n'est qu'en mai 2004 que ces prédateurs commencent à affecter le site de Vaipahu également situé sur la côte Nord de Moorea, et en mars 2006 le site de Haapiti sur la côte Ouest de l'île. Sur chacun de ces sites, les densités d'*Acanthaster* ont montré une dynamique analogue, avec une invasion du récif par le bas de la pente externe et une migration progressive vers les zones moins profondes avec le temps (**Figure 13**). Ainsi, les stations localisées à 18 m de profondeurs ont toujours été affectées en amont des stations à 12 m, puis à 6 m de profondeur. De même, la durée de la perturbation (durée de présence des individus d'*Acanthaster*) a montré une variation selon les stations considérées, avec pour l'île de Moorea, un maximum de 72 mois à Tiahura 18 m (octobre 2003 - octobre 2009) et un minimum de 30 mois à Haapiti 6 m (mars 2007 - septembre 2009).



**Figure 13.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) des densités d'*Acanthaster* (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, ind.200 m<sup>-2</sup>) aux stations de l'île de Moorea (dans l'ordre Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]). Les courbes de densité sont cumulées sur les 3 profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité totale observée sur chaque site à chaque comptage. Se reporter à la **Figure A1** pour les stations de l'île de Raiatea.

La **Figure 14** représente pour chaque station de Moorea, les densités cumulées en *Acanthaster* observées sur l'ensemble de la période de prolifération. Cette représentation nous permet de discriminer les stations selon la date de début de la perturbation (*i.e.*, date d'arrivée des densités de prédateurs) ou encore l'intensité globale de la perturbation (*i.e.*, densité totale de prédateurs observée). Sur une échelle temporelle, la station Tiahura 18 m est affectée en premier lieu par la prolifération (octobre 2003) et se distingue des stations Vaipahu 18 m et Tiahura 12 m (mai et octobre 2004 respectivement). Suivent ensuite les stations Vaipahu 12 m affectée en décembre 2005, et Vaipahu 6 m, Tiahura 6 m, ainsi que Haapiti 18 m et 12 m, toutes affectées dès mars 2006. Enfin, la station Haapiti 6 m n'est touchée qu'un an plus tard en mars 2007. En terme d'intensité, le plus grand nombre d'*Acanthaster* a été observé à Vaipahu 6 m, avec une densité cumulée (densité moyenne cumulée de 83,3 ind.200 m<sup>-2</sup>) environ deux fois plus importante que sur les stations Vaipahu 12 m et 18 m, et Tiahura 6 m, 12 m et 18 m, et cinq fois plus importante qu'à Haapiti 12 m et 18 m. La station Haapiti 6 m est la moins affectée par la prolifération, avec une densité moyenne cumulée de 4,7 ind.200 m<sup>-2</sup> (**Figure 14**).



**Figure 14.** Graphique illustrant le cumul des densités moyennes d'*Acanthaster* (ind/200m<sup>2</sup>) observées par station sur l'ensemble de la durée (temps ; axe X) de la perturbation. Les comptages aux stations de Raiatea ne recouvrant pas la globalité de la perturbation, les valeurs sont présentées à titre indicatif. Les stations suivies peuvent être catégorisées en différents groupes selon la date du début (*e.g.*, date d'arrivée des *Acanthaster*) ou encore l'intensité de la perturbation.

En ce qui concerne les stations de l'île de Raiatea, les comptages des densités d'*Acanthaster* effectués au cours de la présente étude ne recouvrent pas l'ensemble de la période de prolifération. En effet, d'après des sources locales (notamment du Dr Thierry Lison de Loma, USR 3278 CNRS-EPHE CRIOBE, communication personnelle), les premiers individus d'*Acanthaster* y auraient été observés dans la zone de Uturoa en 2004. Cependant, les densités seraient restées relativement faibles durant l'ensemble de la période de prolifération (à l'exception d'une vague de forte densité en 2005) sur ce site dont le taux de recouvrement en corail vivant a toujours été très faible sur les 15 dernières années (Lison de Loma, observations personnelles). A Miri Miri, les échantillonnages effectués dans le cadre de cette étude coïncident avec l'arrivée des individus d'*Acanthaster* et se poursuivent au-delà de la fin de la période de prolifération (**Figure 13**). D'après l'ensemble de ces informations, la prolifération aurait donc duré approximativement 4 ans sur le site de Uturoa (2004 - 2008) avec une intensité proche de celle observée à Haapiti 6 m, et 2 ans à Miri Miri (2007 - 2009) avec une intensité proche de celle observée à Vaipahu 6 m (**Figure 14**).

#### *Dynamique de propagation de la prolifération*

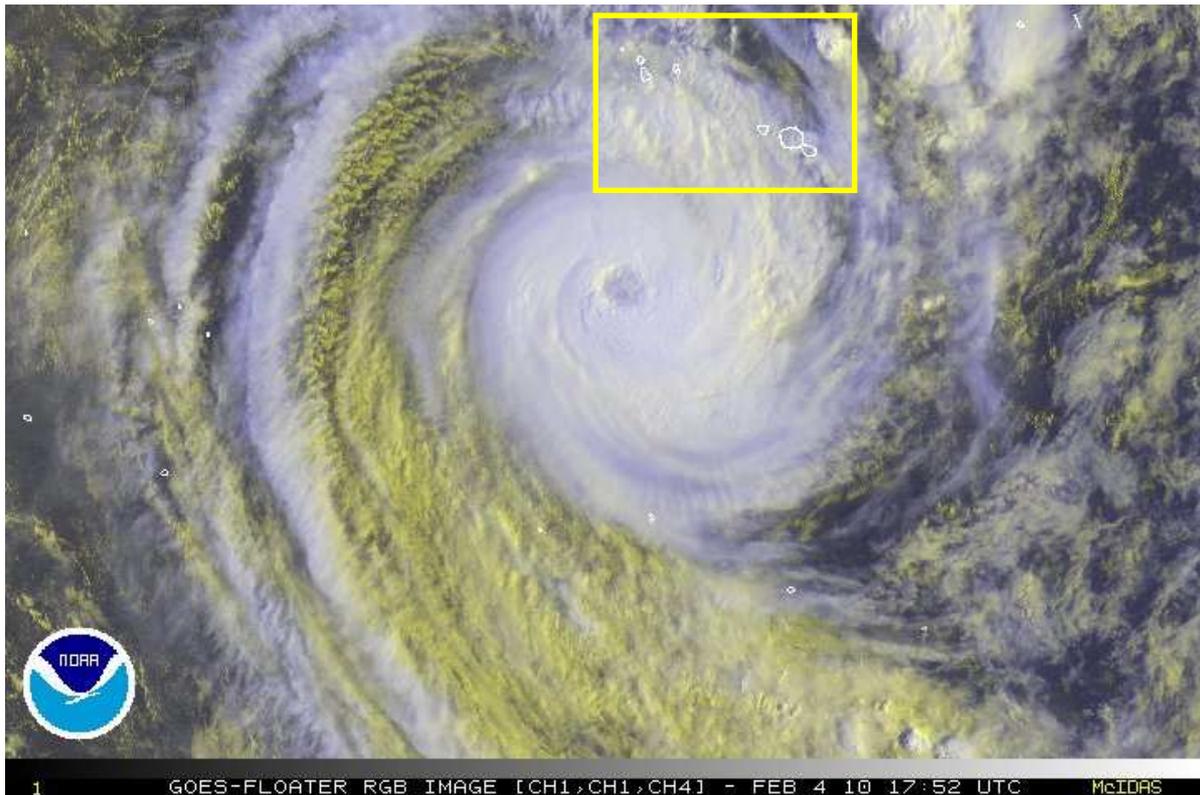
A l'échelle insulaire, la prolifération des *Acanthaster* présente une dynamique relativement similaire sur Moorea et Raiatea. Sur chacune de ces îles, les densités s'observent tout d'abord dans une zone relativement restreinte à la base de la pente externe récifale (en dessous des 20 m de profondeur, dans la zone de Tiahura à Moorea, et probablement aux alentours du site Uturoa à Raiatea), et se propagent ensuite par migration des individus vers les autres sites et autres profondeurs, affectant ainsi les différentes stations séquentiellement selon leur localisation (**Figure 13**). Durant leur migration trans-récifale, les prédateurs montrent un comportement grégaire, avec des arrivées d'individus par vagues et des pics de densités variables selon les sites, les profondeurs et les pas de temps considérés (**Tableau 3**). Les valeurs maximales des pics de densité observés à Moorea atteignent  $30.3 \pm 6.1$  SE ind.200 m<sup>-2</sup> à 6 m sur le site de Vaipahu en mai 2008, et  $38.0 \pm 3.0$  ES ind.200 m<sup>-2</sup> à 12 m sur le site de Miri Miri à Raiatea en novembre 2007. Selon les sites suivis, le passage d'une (cas de Vaipahu et de Miri Miri) ou de plusieurs vagues de densités de prédateurs (cas de Tiahura et de Haapiti) est observée durant la période de prolifération (**Figure 13**).

**Tableau 3.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des *Acanthaster* à Moorea selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

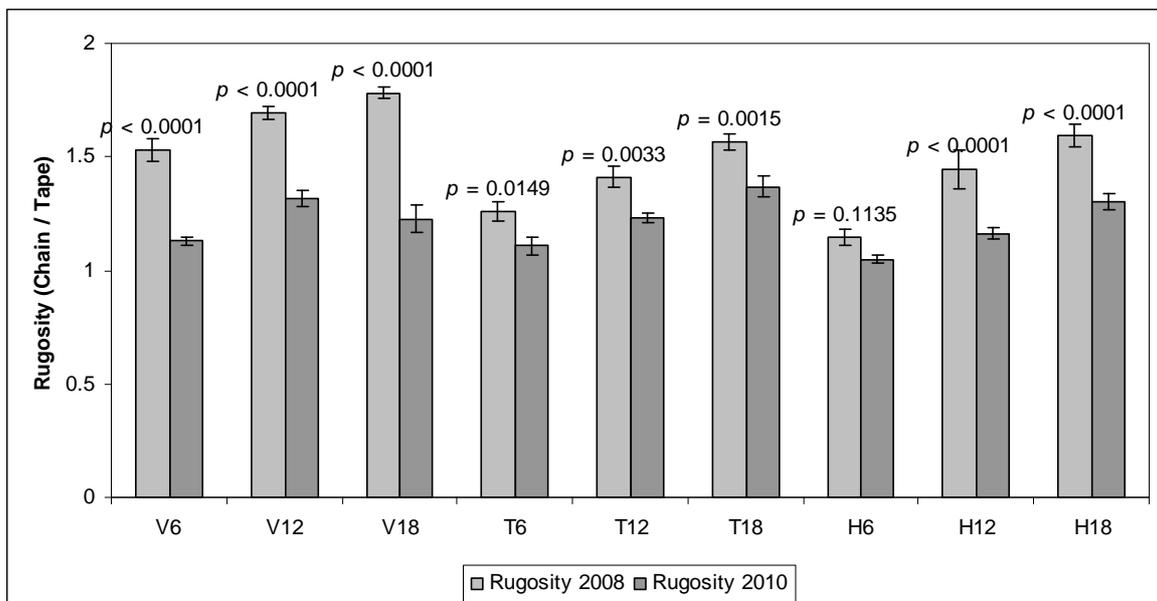
Tableau ANOVA pour Log(dA.planci+1)							
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	6,270	3,135	133,764	<,0001	267,528	1,000
Depth	2	,343	,171	7,308	,0008	14,617	,950
Period	23	25,411	1,105	47,143	<,0001	1084,296	1,000
Site * Depth	4	,962	,240	10,259	<,0001	41,036	1,000
Site * Period	46	6,356	,138	5,896	<,0001	271,223	1,000
Depth * Period	46	6,954	,151	6,450	<,0001	296,707	1,000
Site * Depth * Period	92	7,183	,078	3,332	<,0001	306,511	1,000
Résidu	432	10,124	,023				

### II.3.b. Passage du cyclone tropical *Oli*

Dans la journée du 4 février 2010, le cyclone tropical *Oli* passait à environ 250 km au Sud-Ouest de Moorea (distance de l'œil) selon une trajectoire Nord-Ouest/Sud-Est (**Figure 15**). Avec des rafales de vent soufflant jusqu'à 150 km.h<sup>-1</sup>, le passage de ce cyclone a généré des vagues atteignant 7,9 m de hauteurs (périodicité de 12 s) qui ont affectées Moorea et Raiatea selon une direction Nord-Ouest. Cette forte houle a affecté les stations étudiées en brisant et arrachant un grand nombre de colonies de corail du substrat (**Figure 11**), et en modifiant considérablement le paysage récifal en terme de topographie et de rugosité (voir l'effet du facteur *Année* dans le **Tableau 4**). La **Figure 16** présente pour les différentes stations, les indices de rugosité mesurés en 2008 avant le passage du cyclone et en 2010 après celui-ci. A l'exception de Haapiti 6 m, toutes les stations étudiées montrent une chute significative de la rugosité du substrat (se reporter à la **Figure 16** pour les valeurs de significativité des tests statistiques).



**Figure 15.** Photographie satellite du cyclone *Oli* le 4 février 2010 en Polynésie française. © Image National Oceanic and Atmospheric Administration. Le cadre jaune sur la photographie indique la position de l'archipel de la Société avec les Iles du Vent (Tahiti et Moorea) au Sud-Est, et les Iles sous le Vent (Huaine, Raiatea, Tahaa et Bora Bora au Nord-Ouest). Les traînées de vents tourbillonnants engendrées par les bras du cyclone ont généré la forte houle qui a touché les côtes Nord-Ouest des îles.



**Figure 16.** Graphique illustrant les valeurs de l'indice de rugosité mesuré aux différentes stations de Moorea avant (2008) et après (2010) le passage du Cyclone *Oli*. Les chiffres au dessus des histogrammes indiquent la significativité  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure (2008 *versus* 2010) à chaque station (combinaison des sites Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H], et des profondeurs 6, 12 et 18 m).

**Tableau 4.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de l'indice de rugosité mesuré à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Année* (Year, avant [2008] versus après [2010] le passage du Cyclone Oli).

**Tableau ANOVA pour Rugo (C/T)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	,351	,175	24,767	<,0001	49,535	1,000
Depth	2	,895	,447	63,146	<,0001	126,292	1,000
Year	1	1,432	1,432	202,212	<,0001	202,212	1,000
Site * Depth	4	,087	,022	3,071	,0237	12,282	,775
Site * Year	2	,246	,123	17,341	<,0001	34,682	1,000
Depth * Year	2	,053	,026	3,727	,0305	7,455	,656
Site * Depth * Year	4	,035	,009	1,242	,3042	4,968	,355
Résidu	54	,382	,007				

### II.3.c. Impacts des perturbations sur les communautés benthiques

Le recouvrement benthique montre une forte variabilité entre les échantillonnages de 2005, 2008, 2009 et 2010 aux stations de Moorea (voir l'effet du facteur *Année* et son interaction avec le facteur *Substrat* dans le **Tableau 5**). Dans les sections suivantes, nous verrons dans quelle mesure ces variations sont liées aux deux perturbations qu'ont connu les récifs sur cette période, et quels sont leurs impacts sur les principaux groupes benthiques et sur différents assemblages de la faune associée.

**Tableau 5.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité du taux de recouvrement du substrat à Moorea, selon quatre facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth), *Année* (Year) et *Substrat* (Category). Données transformées en arcsinus $\sqrt{x}$ .

**Tableau ANOVA pour AR(Prop)**

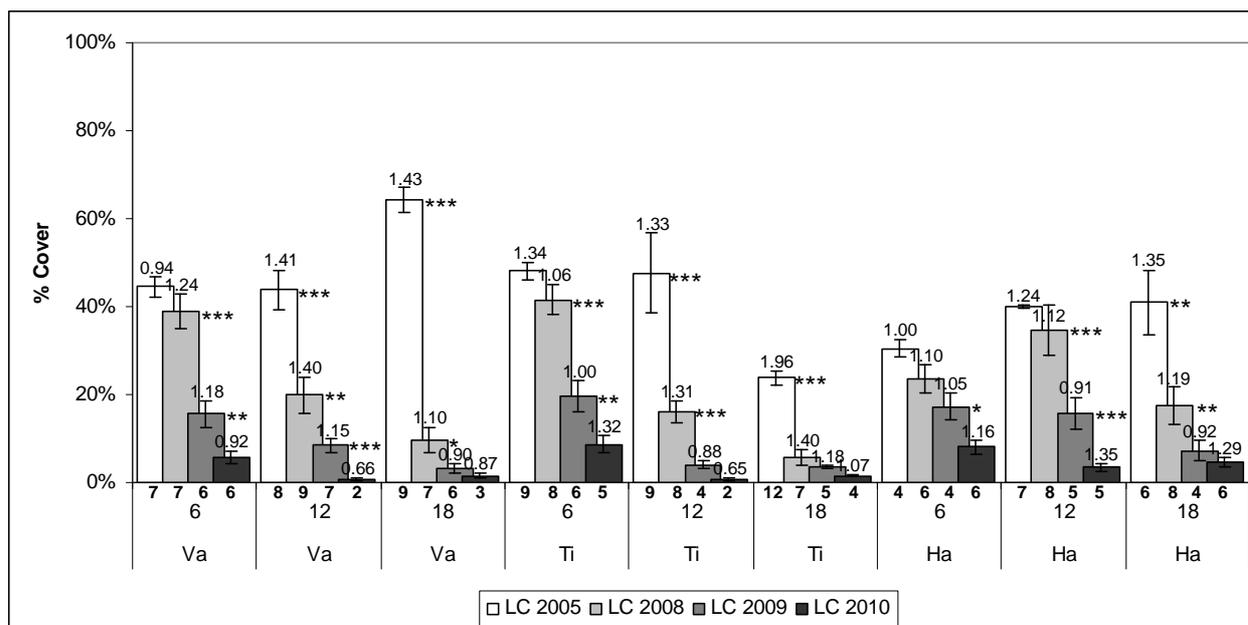
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	,003	,001	,176	,8385	,352	,077
Depth	2	,093	,046	5,512	,0041	11,024	,865
Year	3	,821	,274	32,542	<,0001	97,627	1,000
Category	11	92,545	8,413	1000,530	<,0001	11005,829	1,000
Site * Depth	4	,031	,008	,937	,4416	3,746	,293
Site * Year	6	,085	,014	1,676	,1228	10,054	,641
Site * Category	22	3,021	,137	16,333	<,0001	359,322	1,000
Depth * Year	6	,073	,012	1,452	,1908	8,713	,566
Depth * Category	22	7,021	,319	37,952	<,0001	834,952	1,000
Year * Category	33	15,309	,464	55,171	<,0001	1820,635	1,000
Site * Depth * Year	12	,056	,005	,558	,8769	6,694	,329
Site * Depth * Category	44	3,806	,087	10,288	<,0001	452,652	1,000
Site * Year * Category	66	1,659	,025	2,990	<,0001	197,318	1,000
Depth * Year * Category	66	6,261	,095	11,282	<,0001	744,630	1,000
Site * Depth * Year * Category	132	6,151	,047	5,542	<,0001	731,490	1,000
Résidu	3132	26,336	,008				

### *Recouvrement en corail vivant*

Le taux de recouvrement en corail vivant (scléactiniaires + *Millepora*) varie fortement entre les stations et entre les années considérées (voir respectivement l'effet de l'interaction *Site* × *Profondeur* et du facteur *Année* dans le **Tableau 6**). Dès 2005, le recouvrement en corail vivant est variable spatialement entre les 9 stations (**Figure 17**), et présente des valeurs comprises entre des minima 23,8 % ( $\pm 1,7$  SE) pour Tiahura 18 m et 30,5 % ( $\pm 0,4$  SE) pour Haapiti 6 m, aux maxima de 48,2 % ( $\pm 1,9$  SE) pour Tiahura 6 m et 64,2 % ( $\pm 3,0$  SE) pour Vaipahu 18 m. A noter que le recouvrement minimal en corail vivant en 2005 est observé à Tiahura 18 m, station alors la plus fortement touchée par les *Acanthaster* (se reporter à la **Figure 14**).

Sur une échelle temporelle, le recouvrement en corail vivant est toujours maximal en 2005 sur chacune des stations étudiées, et diminue avec les années pour atteindre des minima de 3,3 % en 2009 ( $\pm 1,1$  SE) à Vaipahu 18 m et 3,5 % ( $\pm 0,4$  SE) à Tiahura 18 m, et des maxima de 17,3 % ( $\pm 3,0$  SE) à Haapiti 6 m et 19,6 % ( $\pm 3,5$  SE) à Tiahura 6 m. En 2010, avec l'impact conjugué du cyclone *Oli*, le recouvrement corallien est au plus bas avec des minima de 0,7 % à Vaipahu 12 m ( $\pm 0,3$  SE) et à Tiahura 12 m ( $\pm 0,4$  SE), et des maxima de 8,2 % ( $\pm 1,6$  SE) à Haapiti 6 m et 8,6 % ( $\pm 2,0$  SE) à Tiahura 6 m (**Figure 17**).

La chute du recouvrement corallien au cours de la période d'étude ne présente pas la même cinétique selon les stations et les pas de temps considérés (**Figure 17**). Sur l'ensemble des observations, le recouvrement corallien montre une corrélation négative avec la densité cumulée des *Acanthaster* observés aux stations depuis le début de la prolifération (**Figure 18**). Ainsi, les communautés coralliennes montrent un déclin progressif à partir de la date d'arrivée des densités d'*Acanthaster*, des dates d'arrivée qui sont elles-mêmes séquentielles sur les différentes stations (**Figures 13 et 17**).

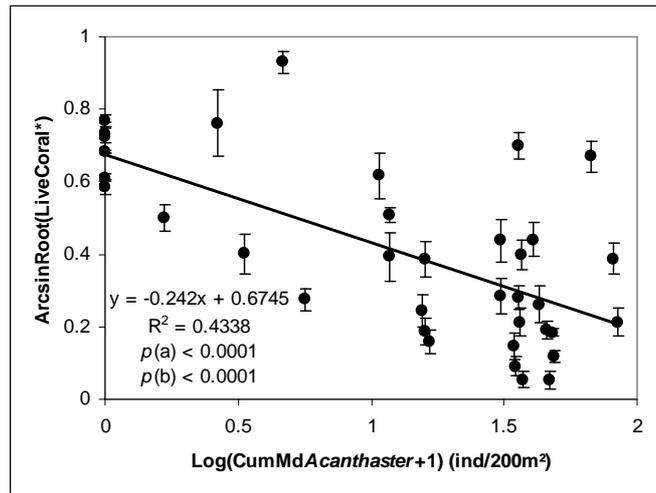


**Figure 17.** Graphique représentant le taux de recouvrement en corail vivant (scléactiniaux + *Millepora* ; moyenne  $\pm$  SE) aux stations de Moorea (combinaison des sites Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha], et des profondeurs 6, 12 et 18 m) sur les quatre années échantillonnées (2005, 2008, 2009 et 2010). Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  la significativité issue du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les valeurs de richesse générique ainsi que de l'indice de diversité de Shannon  $H'$  sont indiquées respectivement en dessous et au dessus des histogrammes.

**Tableau 6.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité du taux de recouvrement du corail vivant (scléactiniaux + *Millepora*) à Moorea, selon trois facteurs fixes : Site, Profondeur (Depth) et Année (Year). Données transformées en arcsinus  $\sqrt{x}$ .

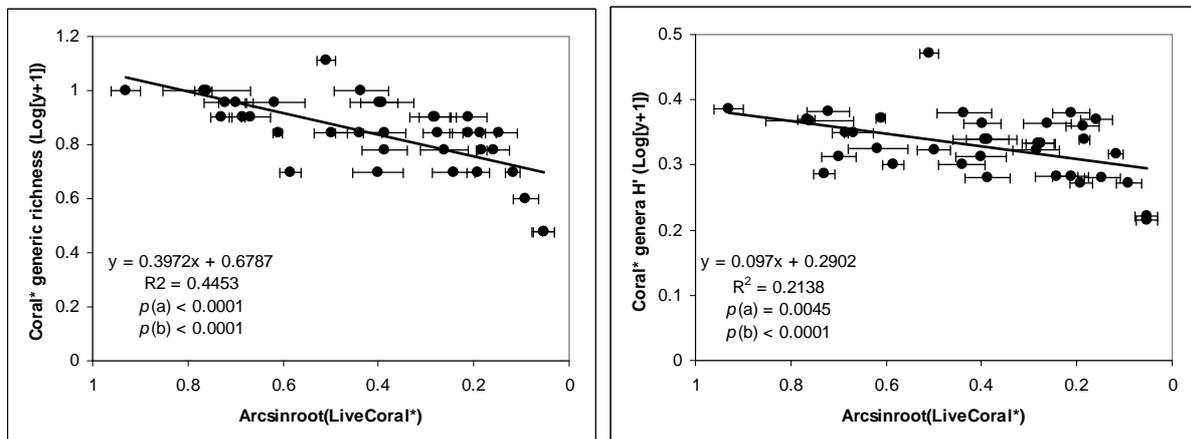
**Tableau ANOVA pour AsinRoot(LC)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	,058	,029	1,827	,1630	3,653	,366
Depth	2	1,084	,542	33,987	<,0001	67,975	1,000
Year	3	8,159	2,720	170,490	<,0001	511,469	1,000
Site * Depth	4	,436	,109	6,826	<,0001	27,304	,996
Site * Year	6	,250	,042	2,611	,0178	15,666	,856
Depth * Year	6	,697	,116	7,284	<,0001	43,705	1,000
Site * Depth * Year	12	,465	,039	2,429	,0052	29,151	,970
Résidu	261	4,163	,016				



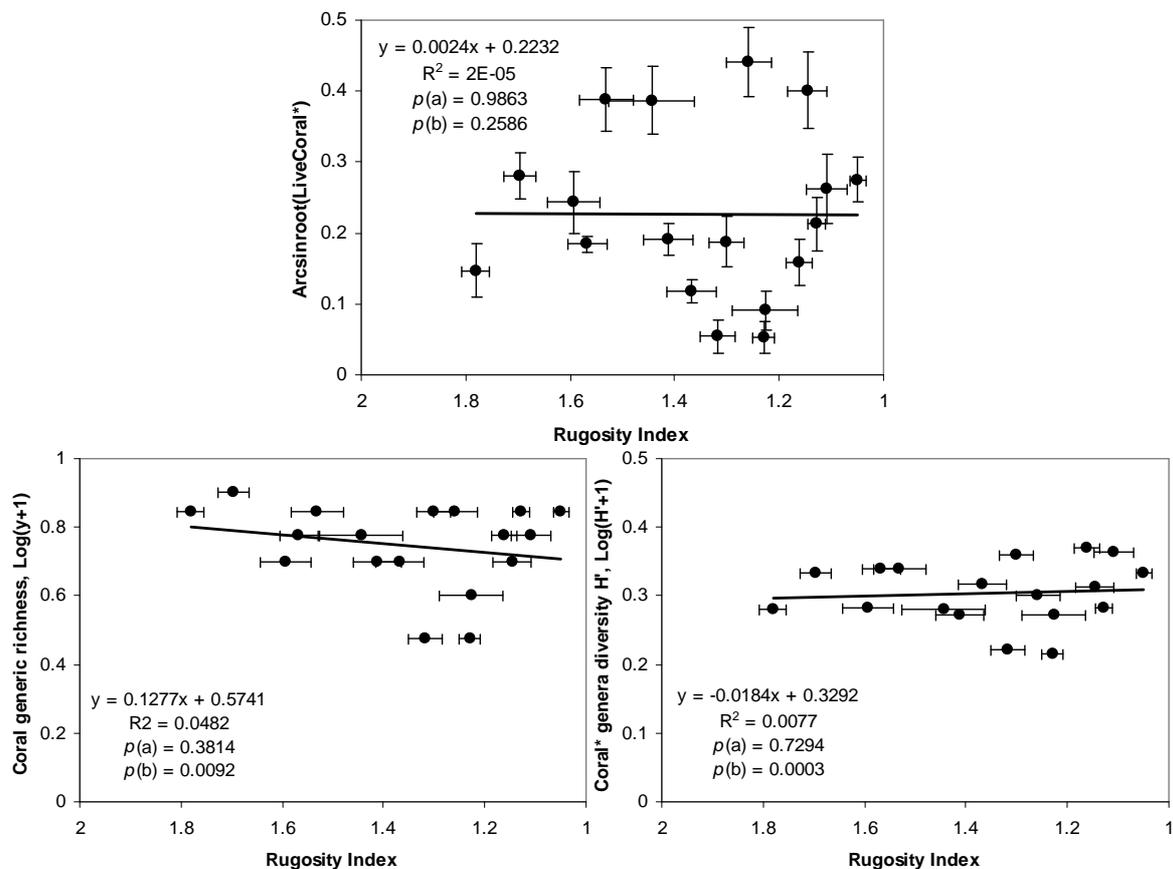
**Figure 18.** Graphique illustrant la relation entre le recouvrement en corail vivant (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{y}$ ) et la densité cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (axe X, cumul du nombre moyen d'individus par 200 m<sup>2</sup>, données transformées en log $[x+1]$ ) aux stations de Moorea. La formule de la droite de régression linéaire, le coefficient de corrélation R<sup>2</sup> et les significativités *p* (*a* coefficient directeur, *b* ordonnée à l'origine) sont indiqués sur le graphe. Chaque point sur le graphe (*n* = 36) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m).

A Moorea, le déclin de la couverture corallienne s'accompagne d'une baisse significative de la diversité des genres, aussi bien en termes de richesse générique que selon l'indice *H'* de Shannon (**Figures 17 et 19**).



**Figure 19.** Graphiques illustrant la relation entre le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{x}$ ), et dans l'ordre les indices de diversité richesse générique et *H'* de Shannon (axe Y, données transformées en log $[y+1]$ ) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation R<sup>2</sup> et les significativités *p* (*a* coefficient directeur, *b* ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes (*n* = 36) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

Le passage du cyclone *Oli* quant à lui a généré une forte perturbation physique, comme en témoignent les impacts sur le paysage récifal (**Figure 11**) et sur la rugosité du substrat aux différentes stations (**Figure 16**). Cependant, l'impact de cette perturbation sur la communauté corallienne en termes de recouvrement, de richesse générique et de diversité selon l'indice  $H'$  de Shannon a probablement été atténué sur des stations déjà fortement affectées par le passage au préalable des densités d'*Acanthaster* (**Figure 17**), et aucun de ces indices ne montre une corrélation significative avec la variation de l'indice de rugosité (**Figure 20**).

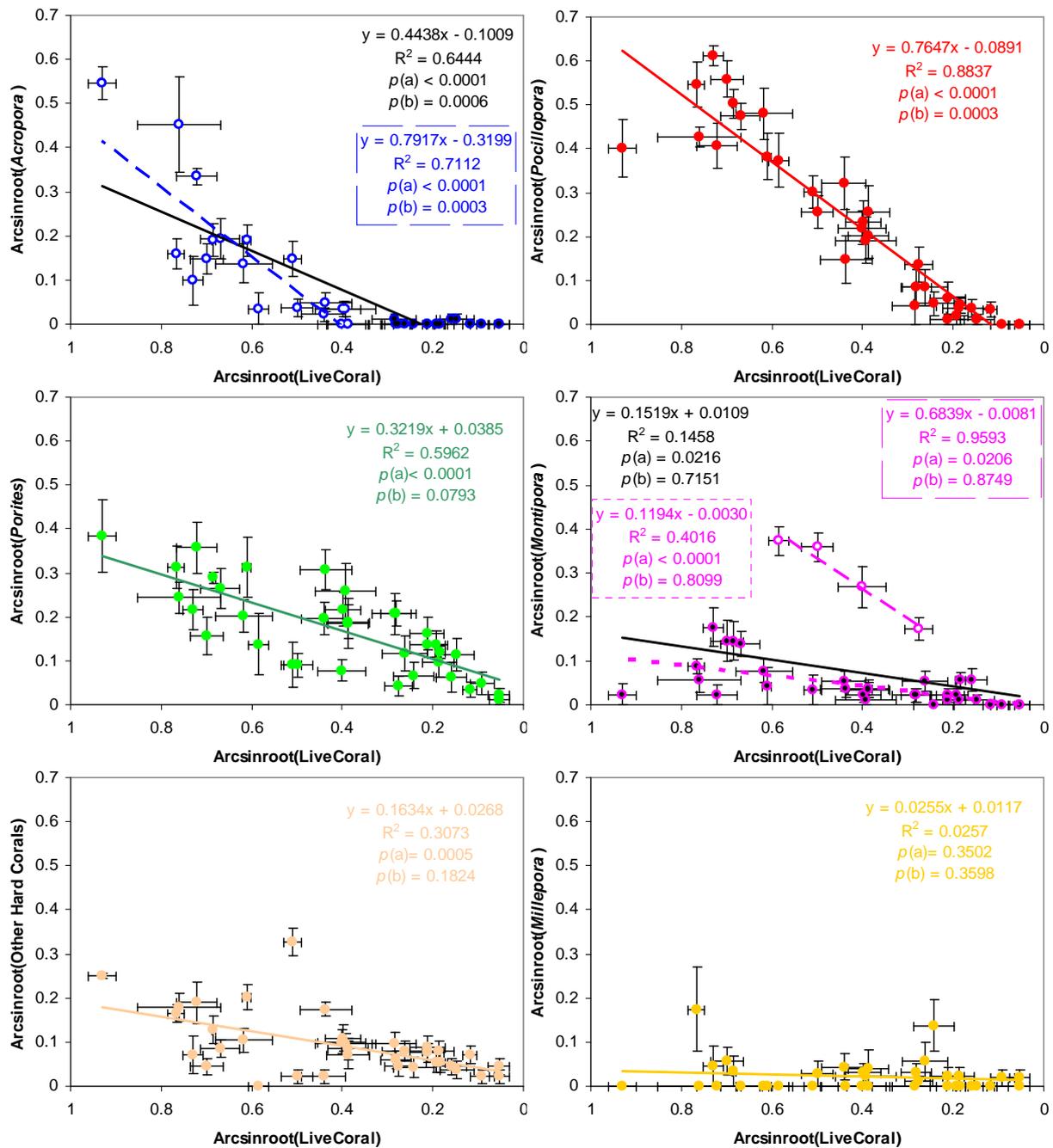


**Figure 20.** Graphiques illustrant la relation entre l'indice de rugosité (axe X, moyenne  $\pm$  SE), et dans l'ordre le recouvrement en corail vivant (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{y}$ ), ainsi que les indices de diversité corallienne richesse générique et  $H'$  de Shannon (axe Y, données transformées en  $\log[y+1]$ ) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 18$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (avant ou après le passage du cyclone) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

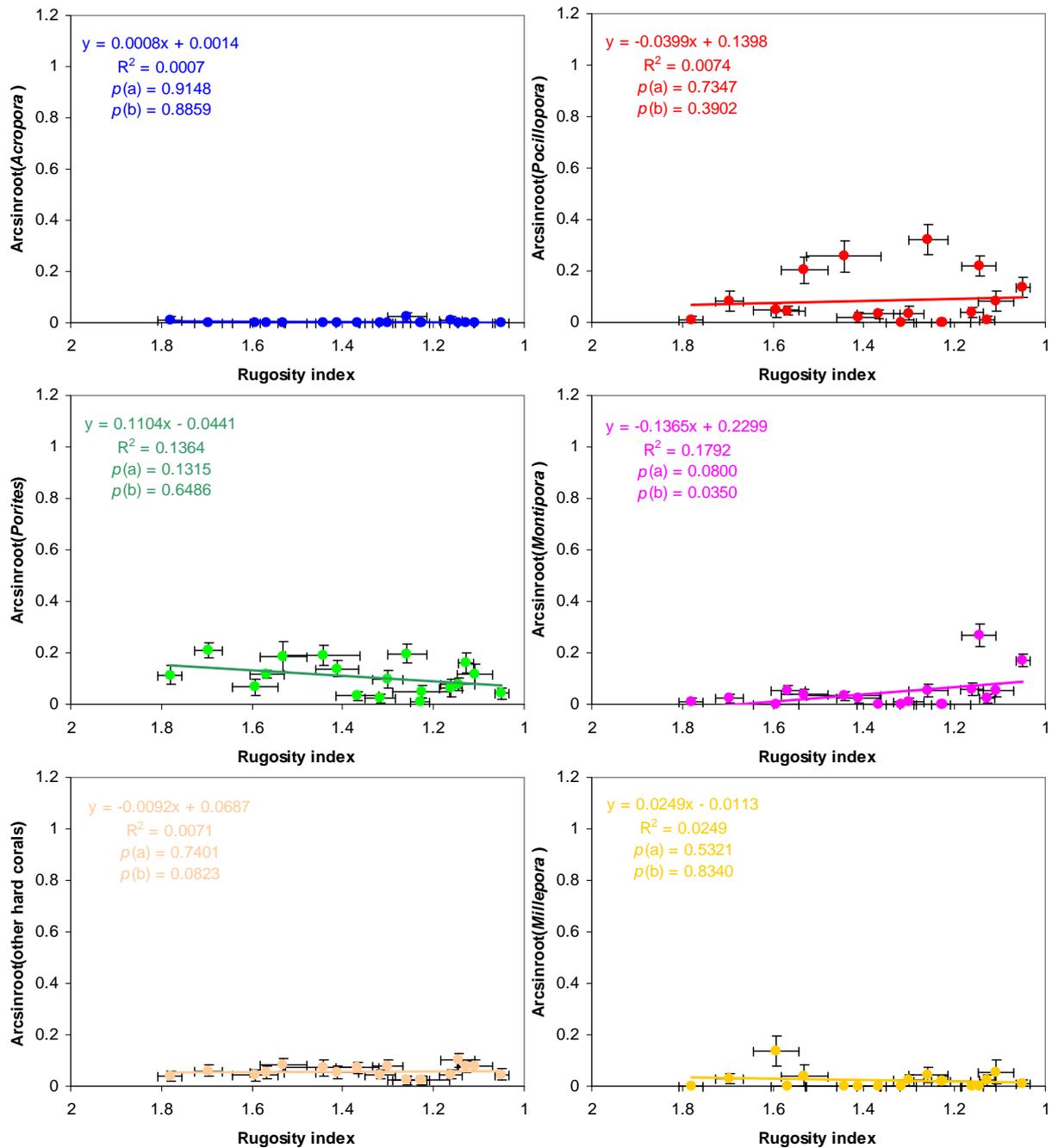
### *Recouvrement par genre corallien*

Au sein des communautés coralliennes de Moorea, les différents taxa ne montrent pas la même susceptibilité aux perturbations, ce qui résulte en une extirpation séquentielle des genres sur le récif. La **Figure 21** illustre la relation entre le recouvrement des principaux genres coralliens et le recouvrement total en corail vivant (scléactiniaires + *Millepora*). Cette représentation permet de visualiser comment les populations des différents taxa évoluent au cours du déclin du recouvrement corallien suite à la prédation des *Acanthaster*, et d'ainsi évaluer la susceptibilité relative de chaque genre face à cette perturbation.

Le genre *Acropora* est le plus affecté et son taux de recouvrement montre sur l'ensemble des stations de Moorea une relation en deux phases au fil du déclin corallien (*i.e.*, avec la chute du recouvrement corallien sur l'axe X), avec une première phase de chute rapide jusqu'à extinction (déclin du recouvrement en *Acropora* [axe Y] jusqu'à  $\approx 0$  %), et une phase de stagnation des valeurs autour de 0 % en dessous de ce seuil (**Figure 21**). Face à la prédation des *Acanthaster*, le genre *Acropora* est ainsi rapidement extirpé du récif et son recouvrement est hypothétiquement nul en dessous d'une couverture corallienne (axe X) de 19,3 % (intercepte de la régression avec l'axe X à  $\arcsin\sqrt{x} = 0,455 \pm 0,027$  SE,  $p < 0,0001$ ). Le genre *Montipora* est le second affecté par la prédation des *Acanthaster*, avec une extirpation à un recouvrement en corail vivant total de 6,1 % ( $\arcsin\sqrt{x} = 0,250 \pm 0,048$  SE,  $p < 0,0001$ ), suivi par les autres genres coralliens à 5,2 % ( $\arcsin\sqrt{x} = 0,230 \pm 0,056$  SE,  $p = 0,0002$ ) et *Pocillopora* à 2,2 % ( $\arcsin\sqrt{x} = 0,150 \pm 0,021$  SE,  $p < 0,0001$ ). *Porites* est le dernier genre affecté par les *Acanthaster* avec une extirpation à 0,8 % de corail vivant ( $\arcsin\sqrt{x} = 0,092 \pm 0,051$  SE,  $p = 0,0791$ ), tandis que l'Hydrozoaire *Millepora* n'a pas montré de déclin avec la chute du recouvrement corallien (**Figure 21**). Le taux de recouvrement des différents taxa de coraux ne montre aucune corrélation avec l'indice de rugosité du substrat (**Figure 22**).



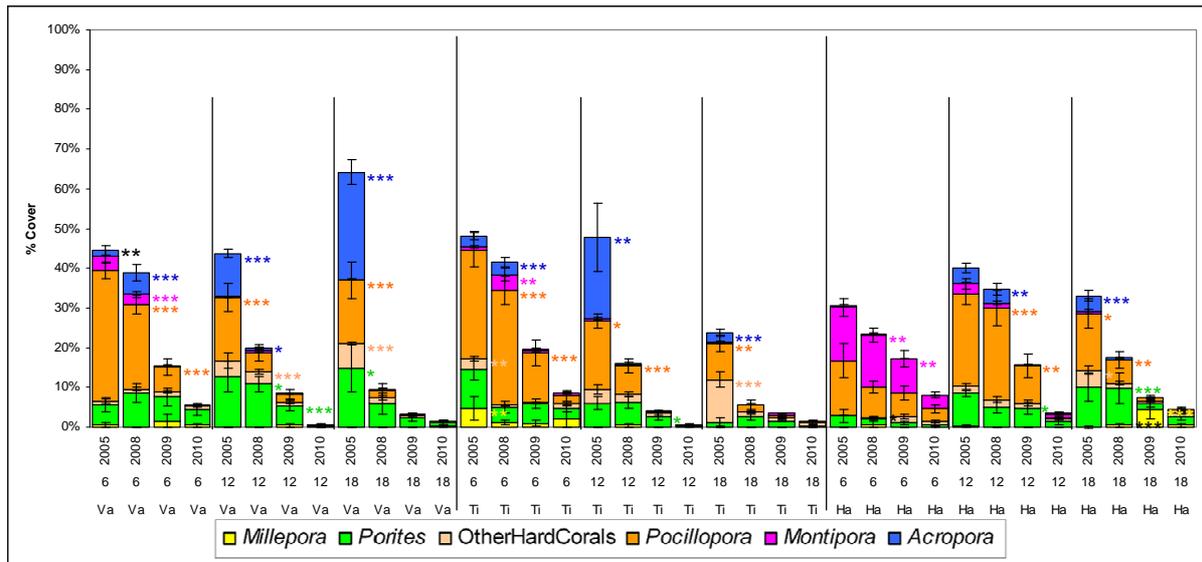
**Figure 21.** Graphiques illustrant la relation entre le taux de recouvrement des principaux genres de coraux (dans l'ordre *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Montipora*, autres genres confondus et *Millepora* ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{y}$ ) et le recouvrement total en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Pour chaque genre, chaque point sur le graphe ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour le genre *Acropora*, les données sont divisées en deux groupes distincts afin de discriminer les échantillonnages effectués pré- et post-extirpation des *Acropora* (se reporter au texte). Pour le genre *Montipora*, les données sont divisées en deux groupes distincts afin de discriminer les échantillonnages de Haapiti 6 m où ce genre est particulièrement prépondérant au sein de la communauté corallienne des autres stations. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



**Figure 22.** Graphiques illustrant la relation entre le taux de recouvrement des principaux genres de coraux (dans l'ordre *Acropora*, *Pocillopora*, *Porites*, *Montipora*, autres genres confondus et *Millepora* ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{y}$ ) et l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE). Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Pour chaque genre, chaque point sur le graphe ( $n = 18$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (avant ou après le passage du cyclone) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

La différence de susceptibilité des taxa face à la prédation des *Acanthaster* résulte en une forte variabilité spatio-temporelle de la composition taxinomique du recouvrement corallien sur la période d'étude (**Figure 23**). En 2005, 8 des 9 stations de Moorea étaient dominées par les genres *Acropora* (Vaipahu 18 m et Tiahura 12 m) ou *Pocillopora* (Vaipahu 6 m et 12 m, Tiahura 6 m, Haapiti 6 m, 12 m et 18 m). Seule la station Tiahura 18 m, alors déjà fortement affectée par la prolifération d'*Acanthaster* se distingue à cette date (**Figure 13**), avec une communauté corallienne dominée par un assemblage en autres genres coralliens confondus (**Figure 23**). En terme de diversité, la richesse générique est alors comprise entre des minima de 4 genres à Haapiti 6 m ( $H'$  de Shannon = 1,00) et 6 genres à Haapiti 18 m ( $H'$  = 1,35), et des maxima de 9 genres à Vaipahu 18 m ( $H'$  = 1,43) et Tiahura 6 m ( $H'$  = 1,34) et 12 m ( $H'$  = 1,33), et 12 genres à Tiahura 18 m ( $H'$  = 1,96) (**Figure 17**).

Selon les années, les différentes stations montrent une dynamique relativement similaire face à l'arrivée des densités de l'étoile de mer. Dès qu'une station est touchée, le premier genre affecté est *Acropora*, qui dès lors est rapidement extirpé de la communauté corallienne, suivi du genre *Montipora*, des autres taxa confondus et des *Pocillopora*, avant que les prédateurs ne s'attaquent aux *Porites* (**Figures 21 et 23**). Ainsi, sur l'ensemble des stations de Moorea, le recouvrement en corail vivant bascule d'une communauté dominée par les genres *Acropora* ou *Pocillopora* en 2005, à une communauté quasi-exclusivement dominée par le genre *Porites* en 2010. Cette mortalité progressive des genres a de fortes conséquences sur la diversité corallienne, avec un déclin de la richesse générique sur la majorité des stations (**Figure 19**) pour atteindre en 2010 des minima de 2 genres à Vaipahu 12 m ( $H'$  de Shannon = 0,66) et Tiahura 12 m ( $H'$  = 0,65), et des maxima de 6 genres à Vaipahu 6 m ( $H'$  = 0,92), ainsi qu'à Haapiti 6 m et 18 m ( $H'$  = 1,16 et 1,29 respectivement) (**Figure 17**).

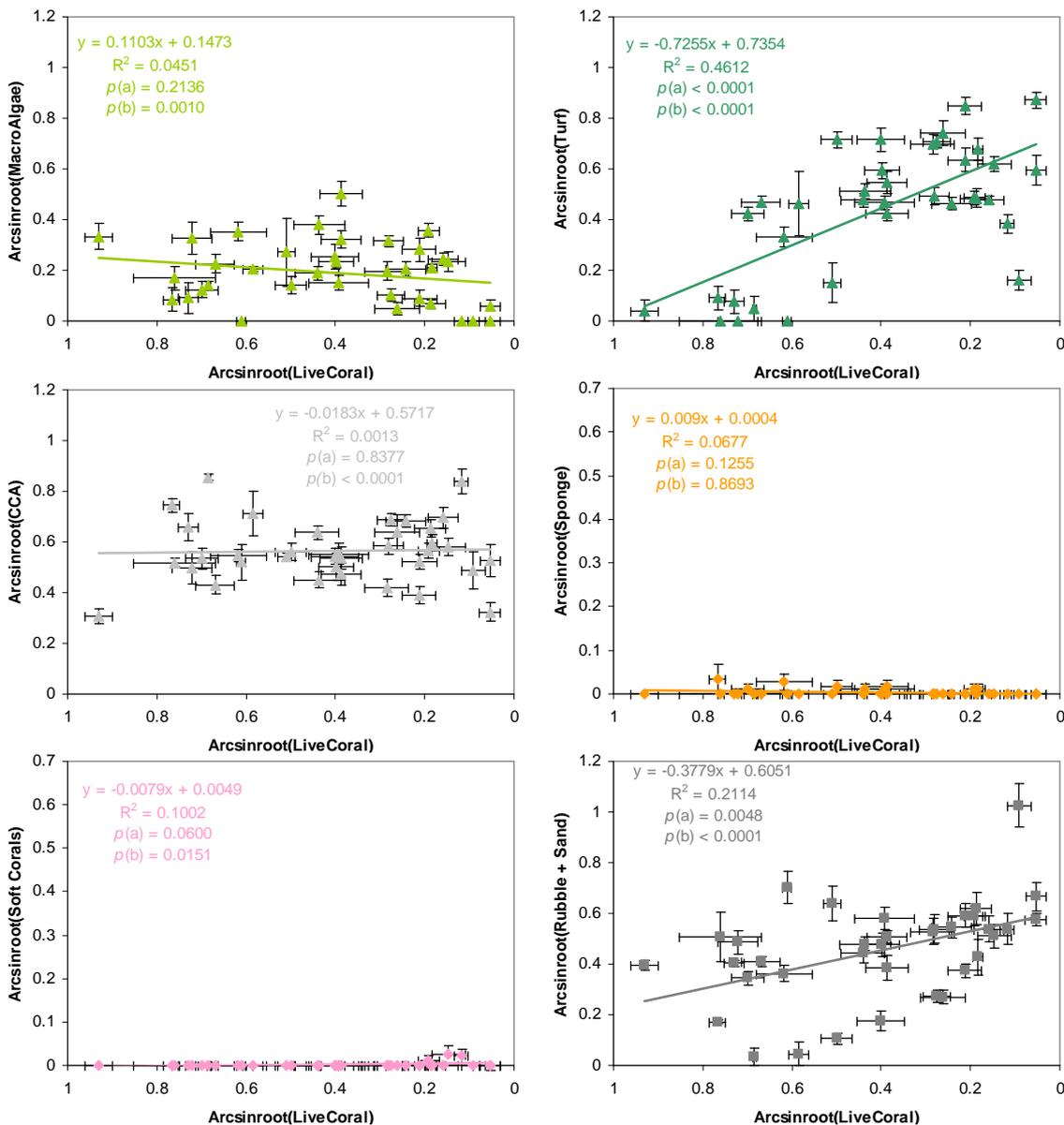


**Figure 23.** Graphique illustrant les taux de recouvrement des principaux genres coralliens (de haut en bas, *Acropora*, *Montipora*, *Pocillopora*, *Porites*, autres genres confondus et *Millepora* ; moyenne  $\pm$  SE) aux 9 stations de Moorea (combinaison des sites Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha], et des profondeurs 6, 12 et 18 m) sur les quatre années échantillonnées (2005, 2008, 2009 et 2010). Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque genre pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire.

### *Dynamiques des communautés non-Madréporaires*

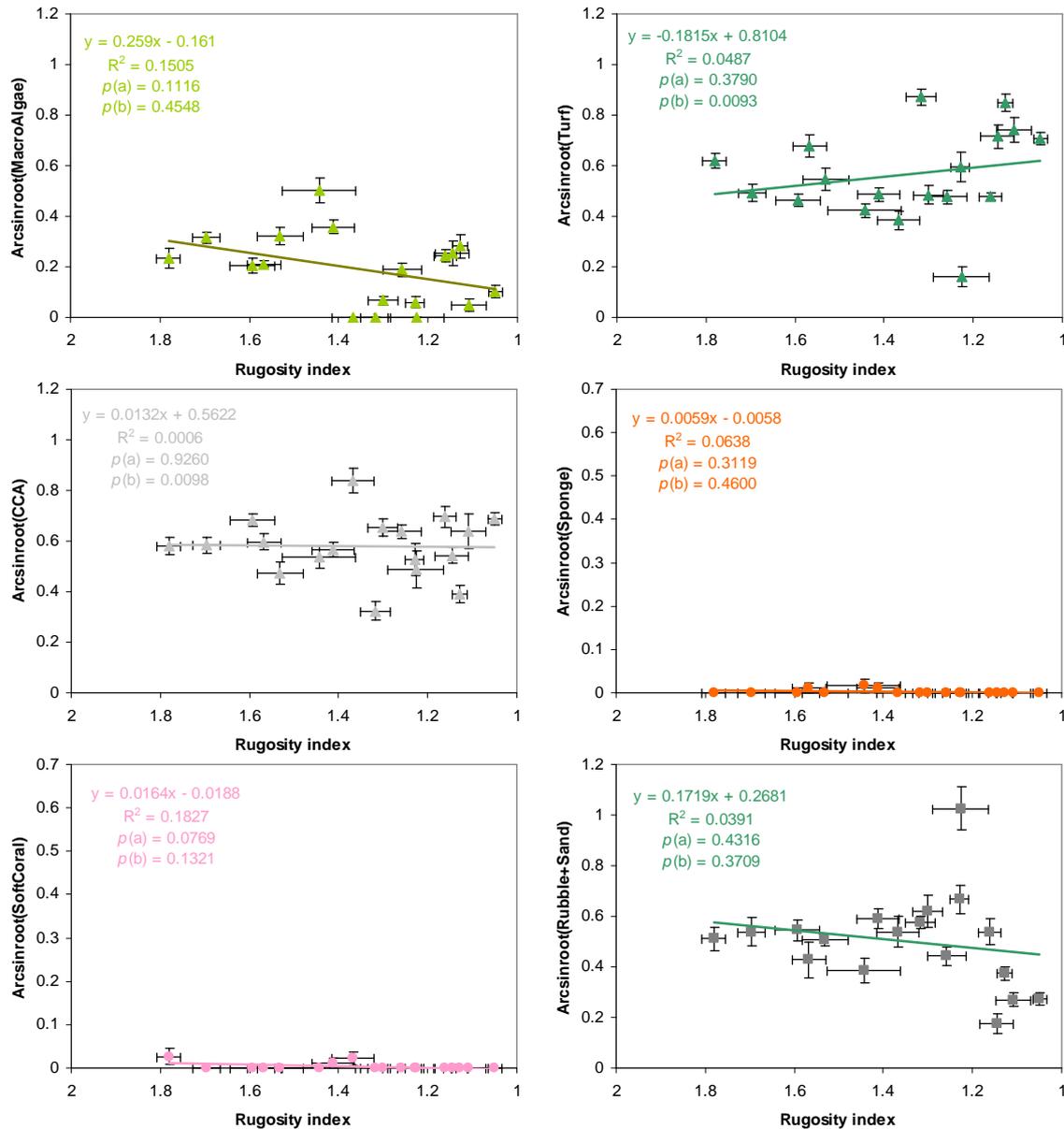
Face aux densités d'*Acanthaster*, la chute du taux de recouvrement en corail vivant s'accompagne sur l'ensemble des stations par une augmentation du recouvrement en organismes et catégories de substrat autres que les coraux durs (*i.e.*, algues, éponges, coraux mous et sables et débris). Le taux de recouvrement de ces autres catégories du substrat ne varie cependant pas de la même façon suite au passage des prédateurs corallivores. La **Figure 24** illustre la relation entre le recouvrement des catégories « non-corail » du substrat et le recouvrement total en corail vivant (scléactiniaires + *Millepora*). Cette représentation permet de visualiser comment la composition benthique évolue au fil du déclin du recouvrement corallien suite à la prédation des *Acanthaster* et au passage du cyclone *Oli*, et d'évaluer l'impact de ces perturbations sur le paysage récifal. A l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, seuls les recouvrements en turf algal et en sables et débris montrent une relation significative avec le déclin en corail vivant, avec pour ces deux catégories de substrat une relation négative avec le recouvrement corallien (**Figure 24**). Sur cette figure, les valeurs des interceptes des droites de régression avec l'axe Y (*i.e.*, les ordonnées à l'origine des droites) nous indiquent la proportion du substrat occupée par ces catégories avec l'extirpation des

coraux (pourcentage de recouvrement du substrat par chaque catégorie à une couverture corallienne hypothétique [axe X] de 0 %). Ainsi, la mortalité des coraux tend à délaissier un paysage récifal dominé à 45,0 % par le turf algal (intercepte de la régression avec l'axe Y à  $\arcsin\sqrt{y} = 0,735 \pm 0,063$  SE,  $p < 0,0001$ ) et à 32,4 % par les sables et débris ( $\arcsin\sqrt{y} = 0,605 \pm 0,059$  SE,  $p < 0,0001$ ).



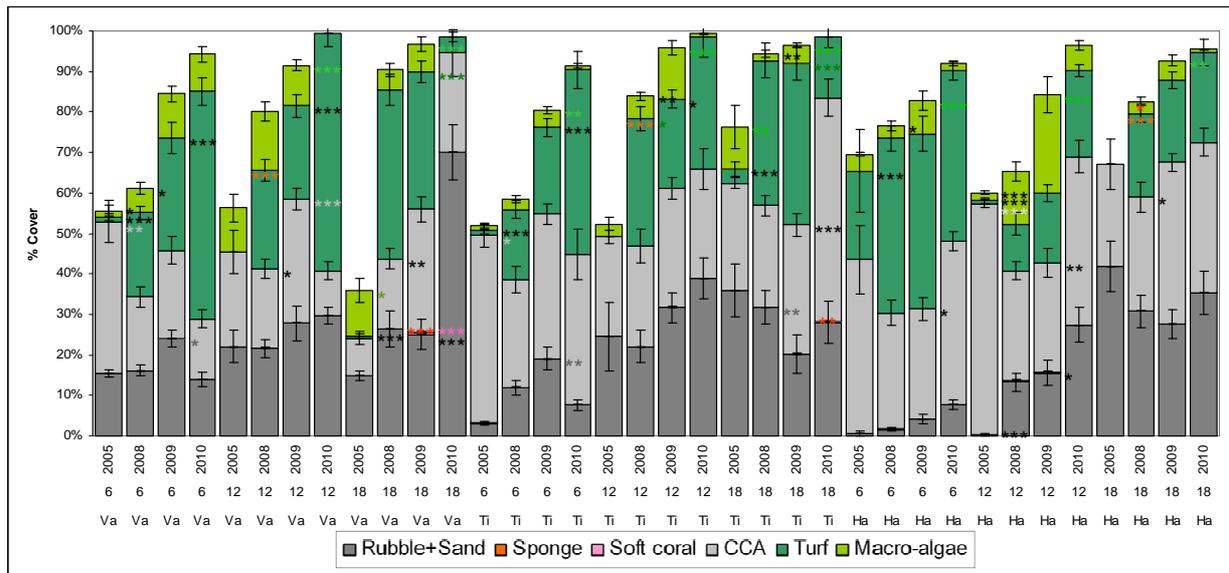
**Figure 24.** Graphiques illustrant la relation entre le taux de recouvrement des catégories « non-corail » du substrat (dans l'ordre, macroalgue, turf algal, algue calcaire encroûtante, éponge, corail mou et sables et débris ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\arcsin\sqrt{y}$ ) et le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\arcsin\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

A l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, les recouvrements des différentes catégories « non-corail » du substrat ne montrent pas de corrélation significative avec l'indice de rugosité (**Figure 25**).



**Figure 25.** Graphiques illustrant la relation entre le taux de recouvrement des catégories « non-corail » du substrat (dans l'ordre, macroalgue, turf algal, algue calcaire encroûtante, éponge, corail mou et sables et débris ; axe Y, moyenne  $\pm$  ES, données transformées en arcsinus $\sqrt{y}$ ) et l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 18$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (avant ou après le passage du cyclone) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

Avec le déclin massif du recouvrement corallien sur l'ensemble des stations, le paysage récifal des pentes externes de Moorea montre un changement radical pour passer en quelques années d'un système dominé par les coraux sclérectiniaires en 2005 (**Figures 17 et 23**) à un système largement dominé par le turf algal (Vaipahu 6 m et 12 m, Tiahura 6 m, Haapiti 6 m), les algues calcaires encroûtantes (Tiahura 18 m, Haapiti 12 m et 18 m) et les sables et débris (Vaipahu 18 m, Tiahura 12 m) en 2010 (**Figure 26**).



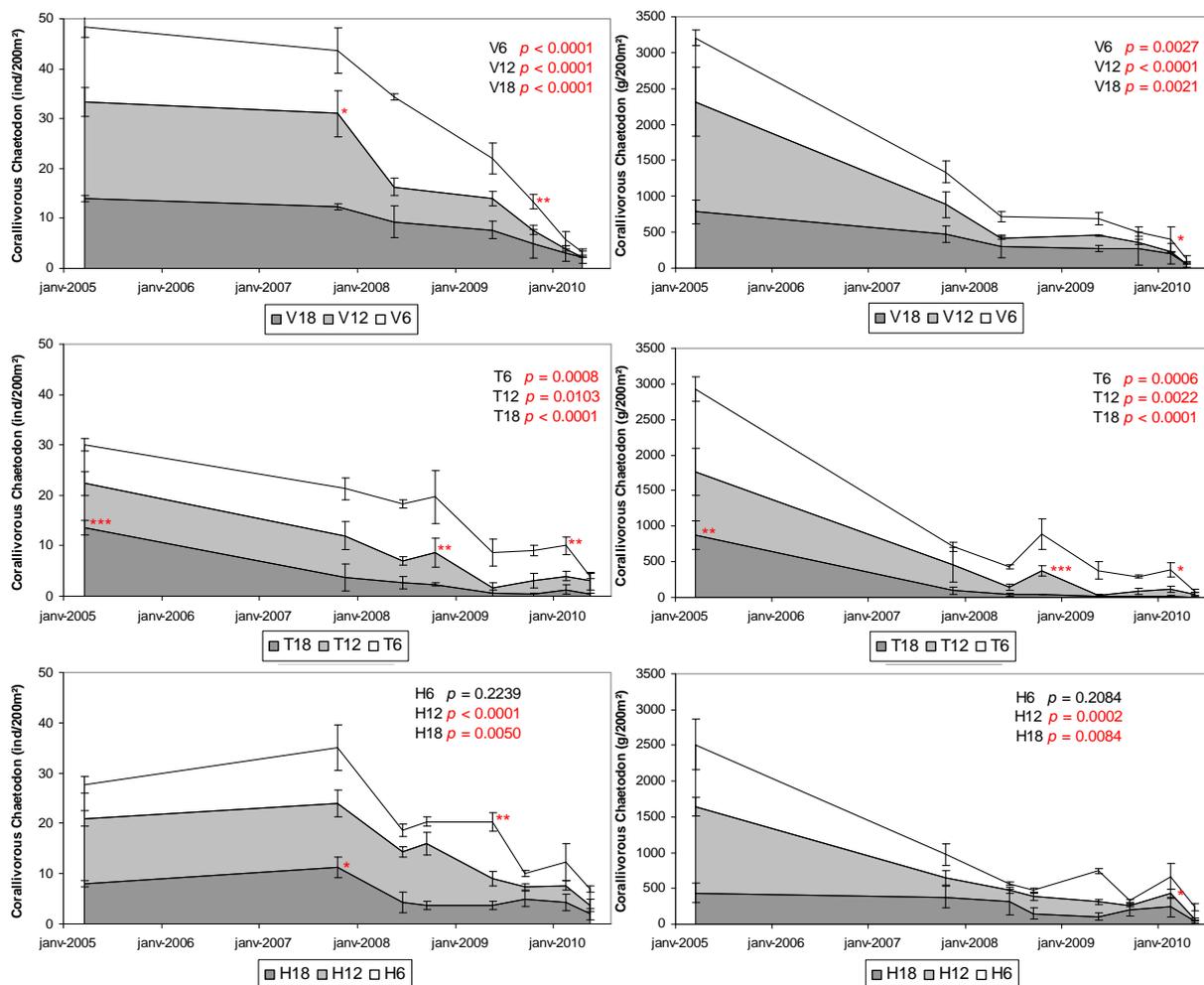
**Figure 26.** Graphique illustrant les taux de recouvrement des catégories « non-corail » du substrat (de haut en bas, macroalgue, turf algal, algue calcaire encroûtante, éponge, corail mou et sables et débris ; moyenne  $\pm$  SE) aux 9 stations de Moorea (combinaison des sites Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]), et des profondeurs 6, 12 et 18 m sur les quatre années échantillonnées. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque catégorie pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Les astérisques de couleur rouge indiquent l'apparition de substrats sur des stations où ils n'étaient pas présents à l'échantillonnage précédent.

### II.3.d. Effets en cascade des perturbations sur la faune associée

#### *Dynamique des populations de Chaetodontidae corallivores*

Les assemblages de *Chaetodon* corallivores de Moorea montrent une grande variabilité dans l'espace et dans le temps au cours de cette étude, aussi bien en terme de densité que de biomasse (voir l'effet des facteurs *Site*, *Profondeur* et *Date*, et leurs interactions dans les **Tableaux 7** et **8** respectivement). En 2005, les densités varient entre  $6,7 \pm 1,7$  SE ind.200 m<sup>-2</sup> à Haapiti 6 m (biomasse totale de  $866,8 \pm 353,6$  SE g.200 m<sup>-2</sup>) et  $19,3 \pm 3,0$  SE ind.200 m<sup>-2</sup> à Vaipahu 12 m ( $1531,2 \pm 481,4$  SE g.200 m<sup>-2</sup>) (**Figure 27**). En automne 2007, les densités et les biomasses sont similaires à celles de 2005 sur l'ensemble des stations à l'exception de Tiahura 18 m qui montre une chute significative ( $p < 0.001$ ) de  $13,7 (\pm 1,5$  SE) ind.200 m<sup>-2</sup> en 2005 à  $3,7 (\pm 2,7$  SE) ind.200 m<sup>-2</sup> en 2007 (biomasse totale de  $877,4 \pm 203,2$  SE g.200 m<sup>-2</sup> et  $95,0 \pm 48,3$  SE g.200 m<sup>-2</sup> respectivement,  $p = 0,0056$ ).

A partir de 2008, le déclin des *Chaetodon* corallivores s'étend progressivement à l'ensemble des stations (**Figure 27**) en suivant la chute du recouvrement corallien (**Figures 17** et **28**). Ainsi à Moorea, les stations situées en amont de la vague de prolifération des *Acanthaster* (proche de la zone de Tiahura et plus en profondeur) sont affectées avant les stations localisées en aval de celles-ci (se reporter à la **Figure 13** pour un détail sur l'arrivée séquentielle des densités d'*Acanthaster* aux différentes stations). En mai 2010, les densités de *Chaetodon* corallivores varient entre les minima de 0 ind.200 m<sup>-2</sup> à Vaipahu 12 m (biomasse totale = 0 g.200 m<sup>-2</sup>) et  $0,3 (\pm 0,3$  SE) ind.200 m<sup>-2</sup> à Tiahura 18 m ( $4,8 \pm 4,8$  SE g.200 m<sup>-2</sup>), et les maxima de  $2,7 (\pm 1,8$  SE) ind.200 m<sup>-2</sup> à Tiahura 12 m (biomasse  $40,8 \pm 20,4$  SE g.200 m<sup>-2</sup>) et  $3,3 (\pm 0,7$  SE) ind.200 m<sup>-2</sup> à Haapiti 6 m ( $172,0 \pm 46,1$  SE g.200 m<sup>-2</sup>) (**Figure 27**).



**Figure 27.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) des densités (graphes de gauche, moyenne  $\pm$  SE) et des biomasses (graphes de droite, moyenne  $\pm$  SE) en *Chaetodon* corallivores aux stations de Moorea (dans l'ordre Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]). Les courbes sont cumulées sur les trois profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité et la biomasse totale observées sur chaque site à chaque comptage (somme des valeurs issues des comptages aux trois profondeurs). Les astérisques indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesures). Afin d'illustrer les tendances sur la globalité de la période d'observation, la significativité  $p$  de la comparaison des valeurs entre la première et la dernière observation est indiquée pour chaque station. Les transitions significatives positives (augmentations) sont indiquées en bleu et les transitions significatives négatives (diminutions) en rouge. Se reporter à la **Figure A5** pour les graphes des stations de l'île de Raiatea.

**Tableau 7.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des *Chaetodon* corallivores à Moorea, selon trois facteurs fixes : Site, Profondeur (Depth) et Date (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

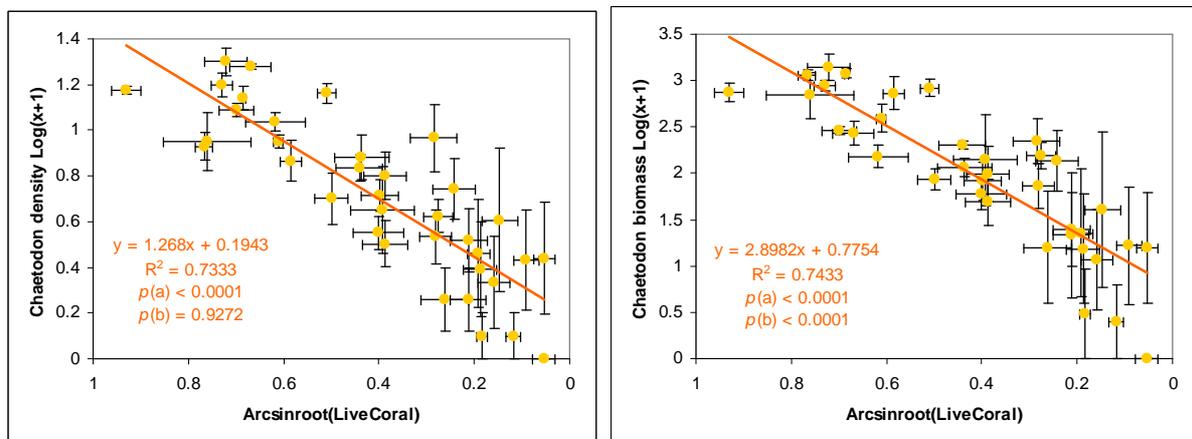
**Tableau ANOVA pour  $\text{Log}(d\text{Chaetodon}+1)$**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	1,194	,597	9,768	,0001	19,535	,989
Depth	2	,745	,372	6,096	,0030	12,192	,893
Period	6	12,428	2,071	33,905	<,0001	203,429	1,000
Site * Depth	4	1,276	,319	5,221	,0006	20,885	,973
Site * Period	12	2,144	,179	2,924	,0013	35,094	,988
Depth * Period	12	1,167	,097	1,592	,1020	19,100	,809
Site * Depth * Period	24	2,032	,085	1,386	,1269	33,262	,916
Résidu	126	7,698	,061				

**Tableau 8.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la biomasse des *Chaetodon* corallivores à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

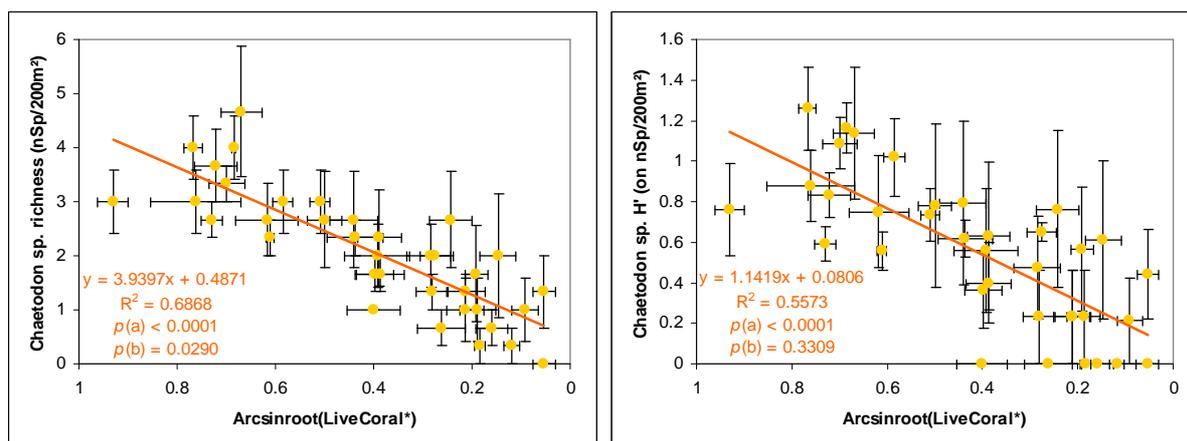
**Tableau ANOVA pour  $\log(\text{BMChaetodontn}+1)$**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	5,765	2,883	6,984	,0013	13,969	,935
Depth	2	5,989	2,994	7,255	,0010	14,510	,944
Period	6	53,619	8,936	21,652	<,0001	129,914	1,000
Site * Depth	4	9,592	2,398	5,810	,0003	23,241	,986
Site * Period	12	9,728	,811	1,964	,0328	23,570	,902
Depth * Period	12	3,988	,332	,805	,6446	9,662	,446
Site * Depth * Period	24	10,763	,448	1,087	,3683	26,078	,807
Résidu	126	52,003	,413				



**Figure 28.** Graphiques illustrant la relation entre le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\arcsin\sqrt{x}$ ) et dans l'ordre la densité ( $\text{ind.}200 \text{ m}^{-2}$ ) et la biomasse ( $\text{g.}200 \text{ m}^{-2}$ ) des *Chaetodon* corallivores (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\log[y+1]$ ) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

En termes de diversité, le déclin de la couverture corallienne s'accompagne à l'échelle de Moorea d'une baisse significative de la diversité des espèces de *Chaetodon* corallivores, aussi bien en richesse spécifique que selon l'indice  $H'$  de Shannon (**Figure 29**). Cette baisse de diversité corrélée à la chute du recouvrement corallien induit une forte variabilité spatio-temporelle de la diversité des espèces de *Chaetodon* corallivores (**Figure A2**) selon les deux indices richesse spécifique (**Tableau 9**) et  $H'$  de Shannon (**Tableau 10**). Le déclin en diversité de *Chaetodon* prédateur est également relié au déclin de la diversité en coraux, en terme de richesse spécifique mais pas d'indice  $H'$  de Shannon (**Figure 30**).



**Figure 29.** Graphiques illustrant la relation entre et le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus $\sqrt{x}$ ) et dans l'ordre la richesse spécifique et l'indice de diversité  $H'$  de Shannon des *Chaetodons* corallivores (axe Y, moyenne  $\pm$  SE) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

**Tableau 9.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la richesse spécifique des assemblages de *Chaetodon* corallivores à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period).

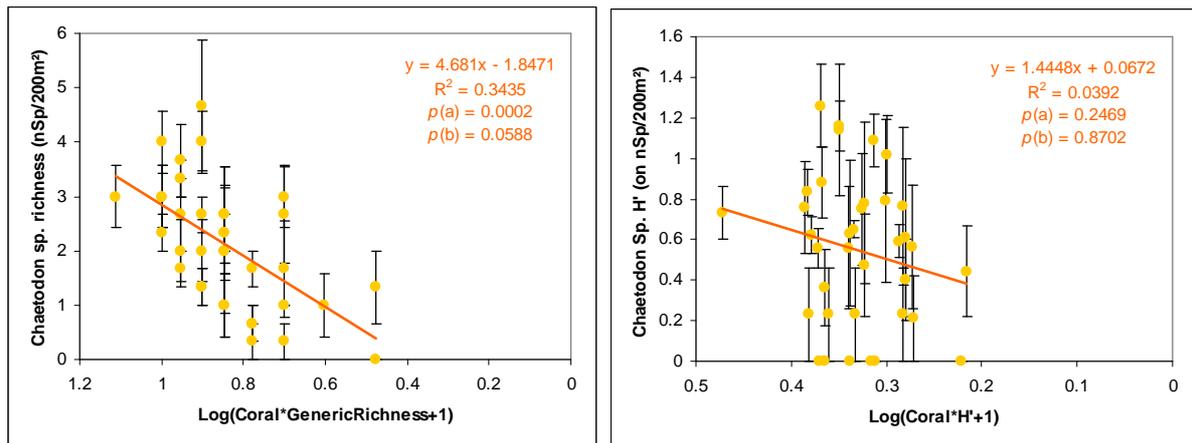
**Tableau ANOVA pour nGeneraChaet**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	4,519	2,259	2,359	,0987	4,718	,457
Depth	2	23,947	11,974	12,503	<,0001	25,006	,998
Period	6	100,571	16,762	17,503	<,0001	105,017	1,000
Site * Depth	4	12,815	3,204	3,345	,0122	13,381	,839
Site * Period	12	14,444	1,204	1,257	,2525	15,083	,681
Depth * Period	12	18,571	1,548	1,616	,0950	19,392	,817
Site * Depth * Period	24	33,556	1,398	1,460	,0936	35,039	,933
Résidu	126	120,667	,958				

**Tableau 10.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de l'indice de diversité  $H'$  de Shannon des *Chaetodon* corallivores à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period).

**Tableau ANOVA pour H'Chaet**

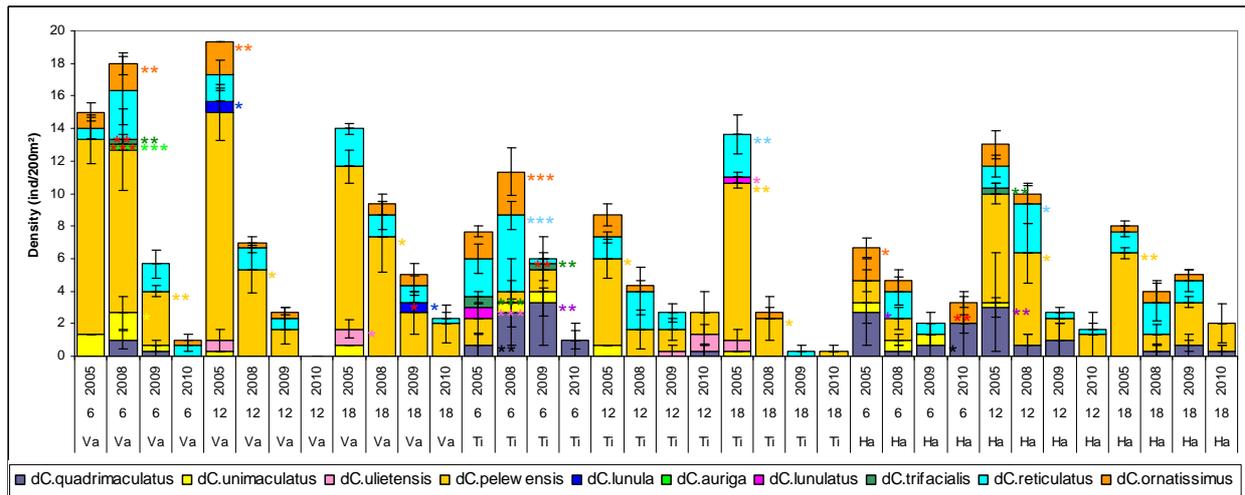
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	,304	,152	1,093	,3382	2,187	,230
Depth	2	3,407	1,703	12,254	<,0001	24,509	,998
Period	6	10,350	1,725	12,409	<,0001	74,456	1,000
Site * Depth	4	1,876	,469	3,374	,0117	13,497	,843
Site * Period	12	1,314	,109	,788	,6625	9,450	,435
Depth * Period	12	1,855	,155	1,112	,3560	13,347	,612
Site * Depth * Period	24	4,695	,196	1,407	,1164	33,775	,921
Résidu	126	17,515	,139				



**Figure 30.** Graphiques illustrant la relation entre les indices de diversité des *Chaetodon* (axe Y, moyenne  $\pm$  SE) et des coraux (axe X, moyenne, données transformées en  $\log[\sqrt{x}]$ ), dans l'ordre richesses spécifiques et  $H'$  de Shannon, aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la diversité corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

Durant leur déclin, les assemblages de *Chaetodon* corallivores ne montrent pas de changement distinct en termes de dominance, avec, sur l'ensemble de la période d'observation et dans l'ordre hiérarchique, les espèces *C. pelewensis* (densité maximale observée  $d_{\max} = 14 \pm 1,7$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. reticulatus* ( $d_{\max} = 6,0 \pm 3,2$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. quadrimaculatus* ( $d_{\max} = 4,3 \pm 2,0$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. ornatissimus* ( $d_{\max} = 2,7 \pm 1,5$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>) et *C. unimaculatus* ( $d_{\max} = 4,0 \pm 4,0$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>) ; les espèces *C. ulietensis* ( $d_{\max} = 1,3 \pm 0,7$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. lunula* ( $d_{\max} = 1,7 \pm 1,2$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. lunulatus* ( $d_{\max} = 0,7 \pm 0,7$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>), *C. trifacialis* ( $d_{\max} = 0,7 \pm 0,3$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>) et *C. auriga* ( $d_{\max} = 0,3 \pm 0,3$  SE ind.200 m<sup>-2</sup>) étant les moins représentées (**Figure 31**).

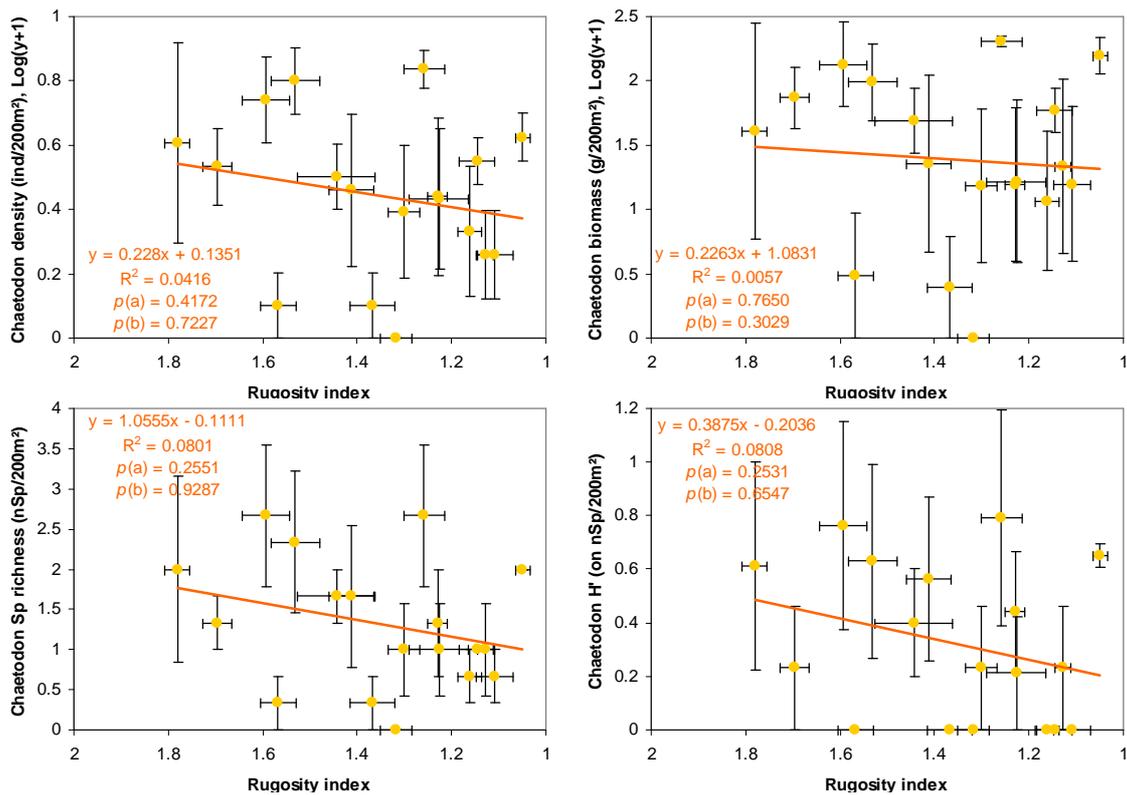
Parmi les espèces les plus représentées sur la pente externe des récifs de Moorea, *C. ornatissimus*, *C. reticulatus*, *C. pelewensis* et *C. unimaculatus* montrent une chute significative en densité (**Figure A3**) et en biomasse (**Figure A4**) corrélées au déclin corallien, tandis que pour les populations de *C. quadrimaculatus* cette relation n'est pas significative. Parmi les espèces plus rarement observées, seule *C. trifacialis* montre une diminution significative avec la mortalité des coraux.



**Figure 31.** Graphique illustrant les densités des différentes espèces de *Chaetodons* corallivores aux 9 stations de Moorea (combinaison des sites Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha], et des profondeurs 6, 12 et 18 m) sur la période 2005-2010. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque espèce pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Les astérisques de couleur rouge indiquent les espèces qui sont observées sur des stations où elles n'étaient pas présentes à l'échantillonnage précédent.

Le déclin des *Chaetodon* corallivores à Moorea ne montre pas de corrélation significative avec la variation de l'indice de rugosité du substrat, ni en termes de taille des populations avec les mesures de densité et de biomasse, ni en terme de diversité avec les indices de richesse spécifique et  $H'$  de Shannon (**Figure 32**).

Sur l'île de Raiatea, une tendance similaire à celle de Moorea est observée à 6 et 12 m sur le site de Miri Miri avec une chute des densités de *Chaetodon* corallivores suite au passage des *Acanthaster* (**Figure A5**). A l'inverse, à Miri Miri 18 m ainsi qu'à 12 m sur le site Uturoa préalablement affecté par des perturbations passées, les densités de poissons corallivores, bien que faibles, présentent une augmentation significative sur la durée des observations. En termes de diversité, les assemblages de *Chaetodon* corallivores ne montrent pas de tendance distincte sur l'île de Raiatea (**Figure A6**).

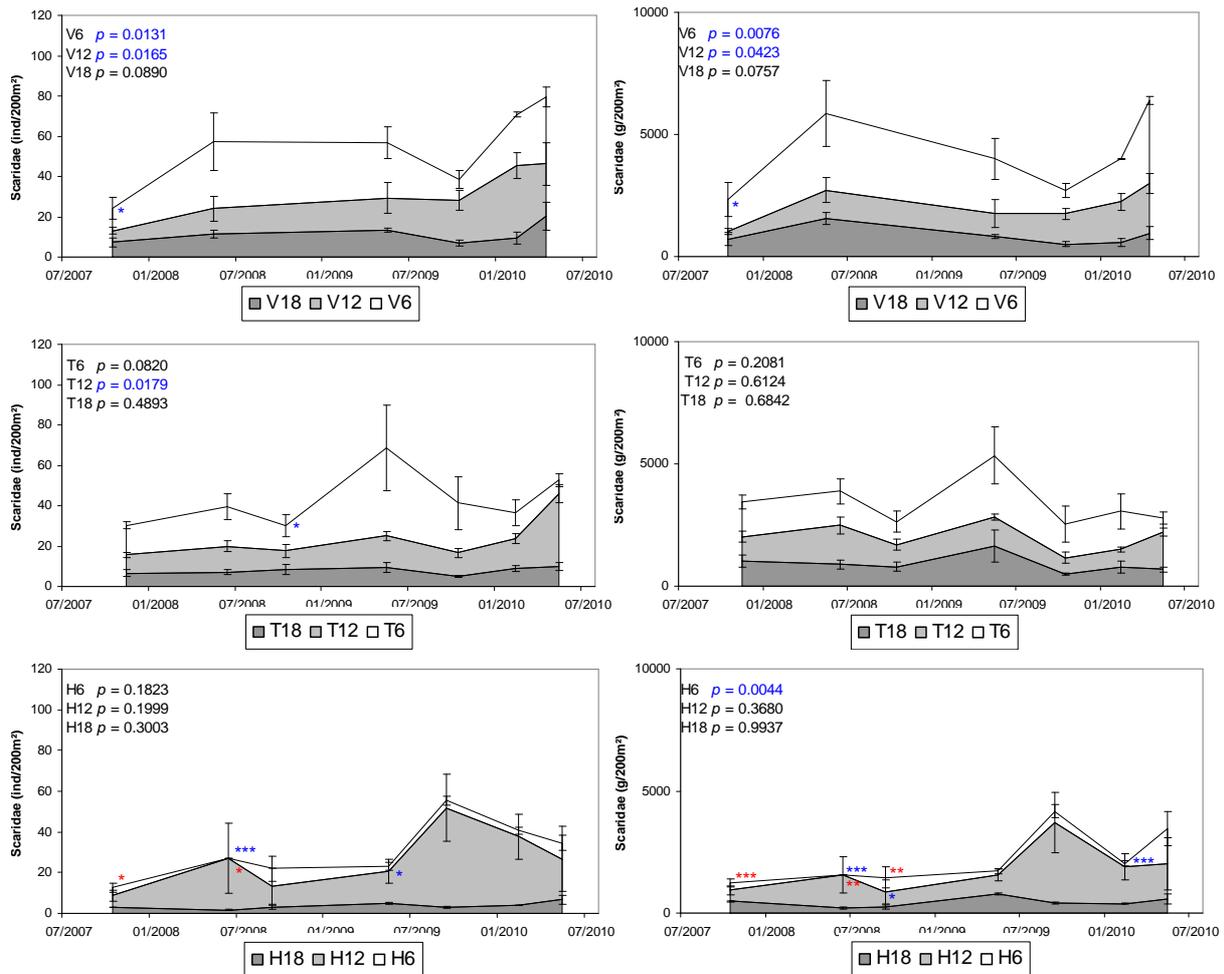


**Figure 32.** Graphiques illustrant la relation entre l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE) et dans l'ordre la densité (ind./200 m<sup>-2</sup>, données transformées en  $\log[y+1]$ ), la biomasse (g./200 m<sup>-2</sup>, données transformées en  $\log[y+1]$ ), et les indices de diversité richesse spécifique ( $n$  sp./200 m<sup>-2</sup>) et  $H'$  de Shannon (calculé à partir de  $n$  sp./200 m<sup>-2</sup>) des *Chaetodon* corallivores (axe Y, moyenne  $\pm$  SE) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 18$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (avant ou après le passage du cyclone) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *Dynamique des populations de Scaridae*

Les assemblages de poissons herbivores de la famille des Scaridae montrent de grandes variabilités dans l'espace et dans le temps sur la période d'observation, et ce aussi bien en termes de densité que de biomasse (se reporter à l'effet des facteurs *Site*, *Profondeur*, *Date* et à leurs interactions aux **Tableaux 11** et **12** respectivement). A Moorea, les sites de Vaipahu et Tiahura présentent des densités et des biomasses plus importantes (LSD de Fisher,  $p < 0,0001$ ) et plus équitablement réparties sur les différentes profondeurs qu'à Haapiti où la majeure partie de la densité se concentre dans la zone des 12 m (**Figure 33**). Les sites de Raiatea présentent quant à eux des densités et des biomasses de Scaridae plus importantes, notamment au site de Miri Miri (densités de l'ordre de 2 fois plus importantes qu'à Utuora, 4 fois plus qu'à Vaipahu et Tiahura, et 6 fois plus importantes qu'à Haapiti ; **Figure A7**).

Au cours du temps, les assemblages de Scaridae montrent une augmentation en densité et/ou en biomasse sur l'ensemble des sites suivis, à l'exception de Miri Miri où l'on n'observe pas de variation significative (**Figures 33 et A7**). Les densités (**Figure 34**) et les biomasses (**Figure 35**) de Scaridae ne montrent pas de corrélations significatives avec le recouvrement benthique, ni avec l'indice de rugosité du substrat à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea (**Figure 36**).



**Figure 33.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) en densité (graphes de gauche, ind.200 m<sup>-2</sup>, moyenne ± SE) et en biomasse (graphes de droite, g./200 m<sup>-2</sup>, moyenne ± SE) des poissons herbivores de la famille des Scaridae sur les stations de Moorea (dans l'ordre Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]). Les courbes sont cumulées sur les trois profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité et la biomasse totale observée sur chaque site à chaque comptage (somme des valeurs issues des comptages aux 3 profondeurs). Les astérisques indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Afin d'illustrer les tendances sur l'ensemble de la période d'observation, la significativité  $p$  de la comparaison des valeurs entre la première et la dernière observation est indiquée pour chaque station. Les transitions significatives positives (augmentations) sont indiquées en bleu et les transitions significatives négatives (diminutions) en rouge. Se reporter à la **Figure A7** pour les graphes des stations de l'île de Raiatea.

**Tableau 11.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des poissons de la famille des Scaridae à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

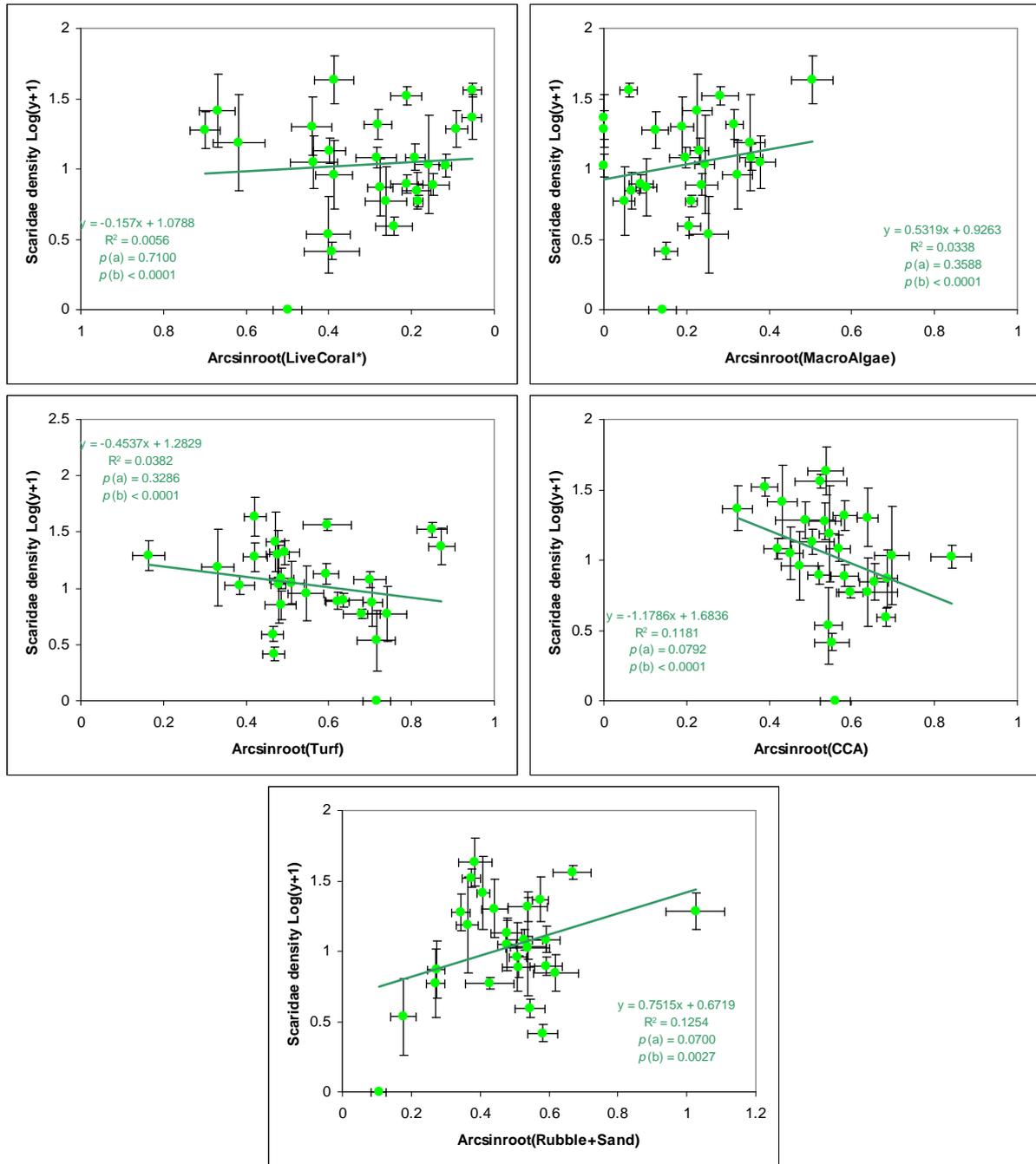
**Tableau ANOVA pour Log(dScaridae+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	4,846	2,423	27,810	<,0001	55,620	1,000
Depth	2	3,001	1,500	17,221	<,0001	34,442	1,000
Period	5	1,704	,341	3,911	,0027	19,554	,943
Site * Depth	4	3,467	,867	9,948	<,0001	39,792	1,000
Site * Period	10	1,411	,141	1,620	,1104	16,200	,757
Depth * Period	10	1,224	,122	1,405	,1877	14,051	,679
Site * Depth * Period	20	2,979	,149	1,710	,0424	34,198	,945
Résidu	108	9,409	,087				

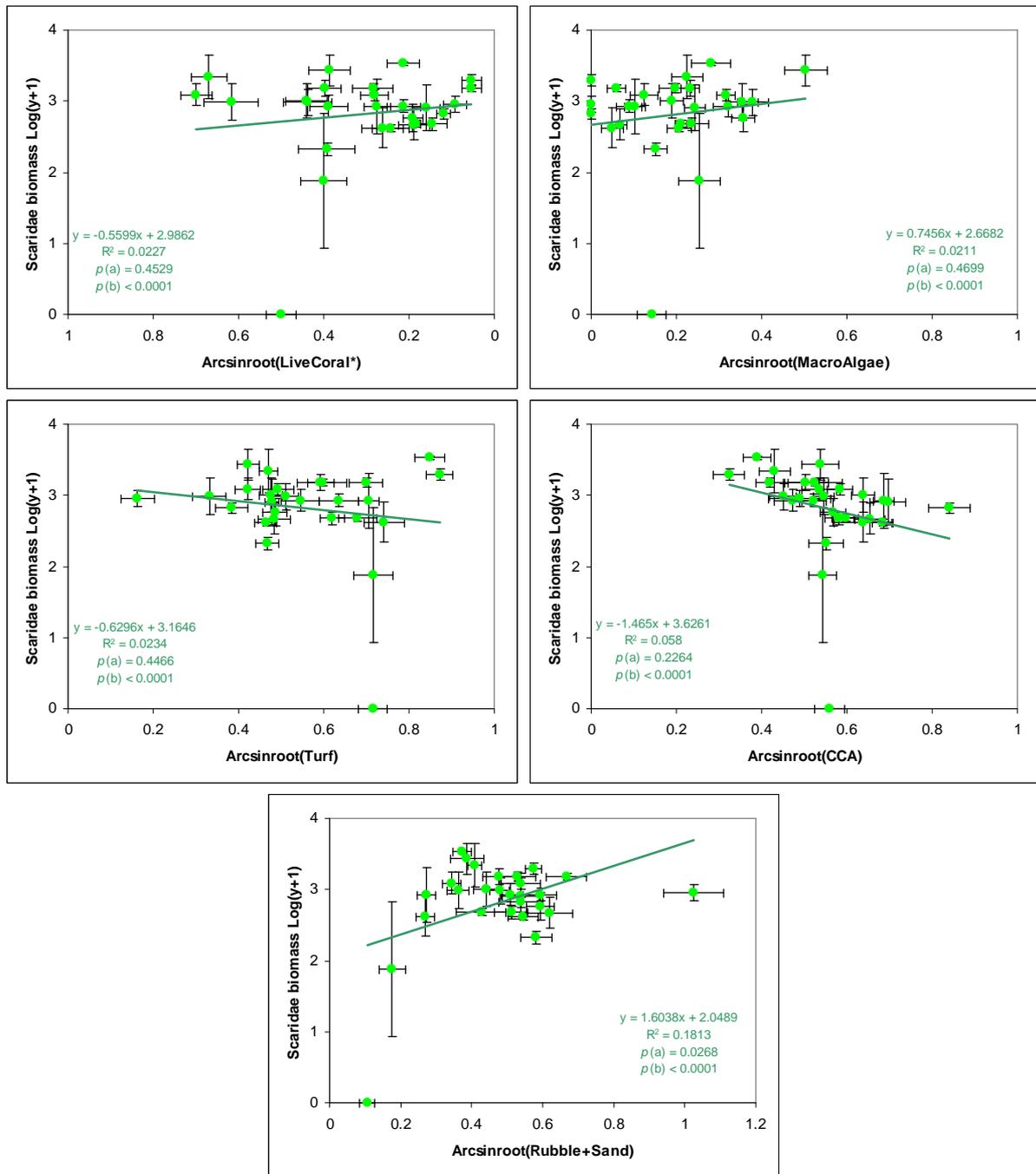
**Tableau 12.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la biomasse des poissons de la famille des Scaridae à Moorea, selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Date* (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(BMScaridae)**

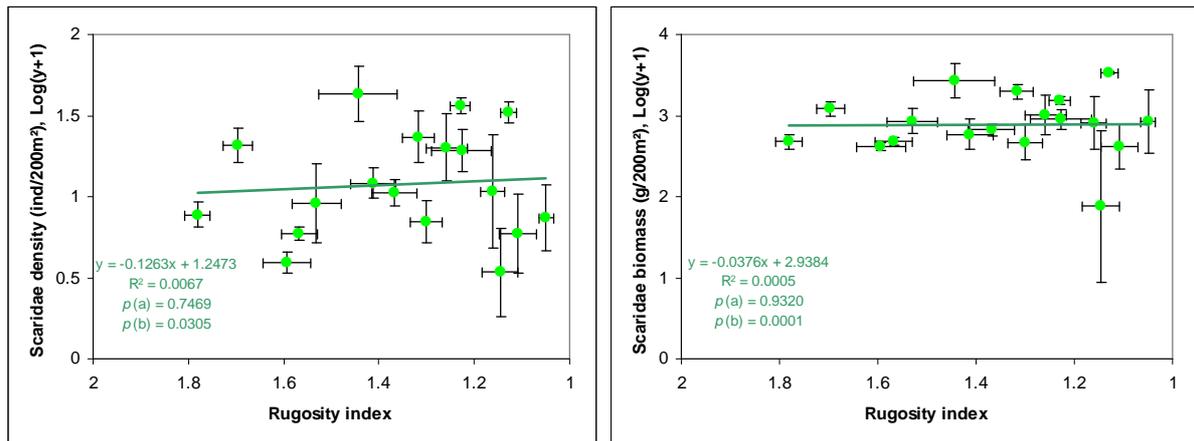
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	12,602	6,301	23,043	<,0001	46,086	1,000
Depth	2	4,383	2,191	8,014	,0006	16,028	,964
Period	5	2,173	,435	1,589	,1693	7,945	,530
Site * Depth	4	15,098	3,774	13,803	<,0001	55,214	1,000
Site * Period	10	7,163	,716	2,619	,0068	26,195	,952
Depth * Period	10	3,522	,352	1,288	,2463	12,879	,630
Site * Depth * Period	20	8,099	,405	1,481	,1030	29,618	,898
Résidu	108	29,532	,273				



**Figure 34.** Graphiques illustrant la relation entre la densité (ind.200 m<sup>-2</sup>) des poissons de la famille des Scaridae (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en log[y+1]) et le recouvrement en corail vivant, macro-algue, turf algal, algue calcaire encroûtante et sable et débris (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en arcsinus( $\sqrt{x}$ )) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation R<sup>2</sup> et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



**Figure 35.** Graphiques illustrant la relation entre la biomasse ( $\text{g} \cdot 200 \text{ m}^{-2}$ ) des poissons de la famille des Scaridae (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\log[y+1]$ ) et le recouvrement en corail vivant, macro-algue, turf algal, algue calcaire encroûtante et sable et débris (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\arcsin\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



**Figure 36.** Graphiques illustrant la relation entre l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE) et la densité (ind./200 m<sup>-2</sup>) et la biomasse (g./200 m<sup>-2</sup>) des poissons herbivores de la famille des Scaridae (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en log[y+1]) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation R<sup>2</sup> et les significativités *p* (*a* coefficient directeur, *b* ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *Dynamique des populations d'échinides*

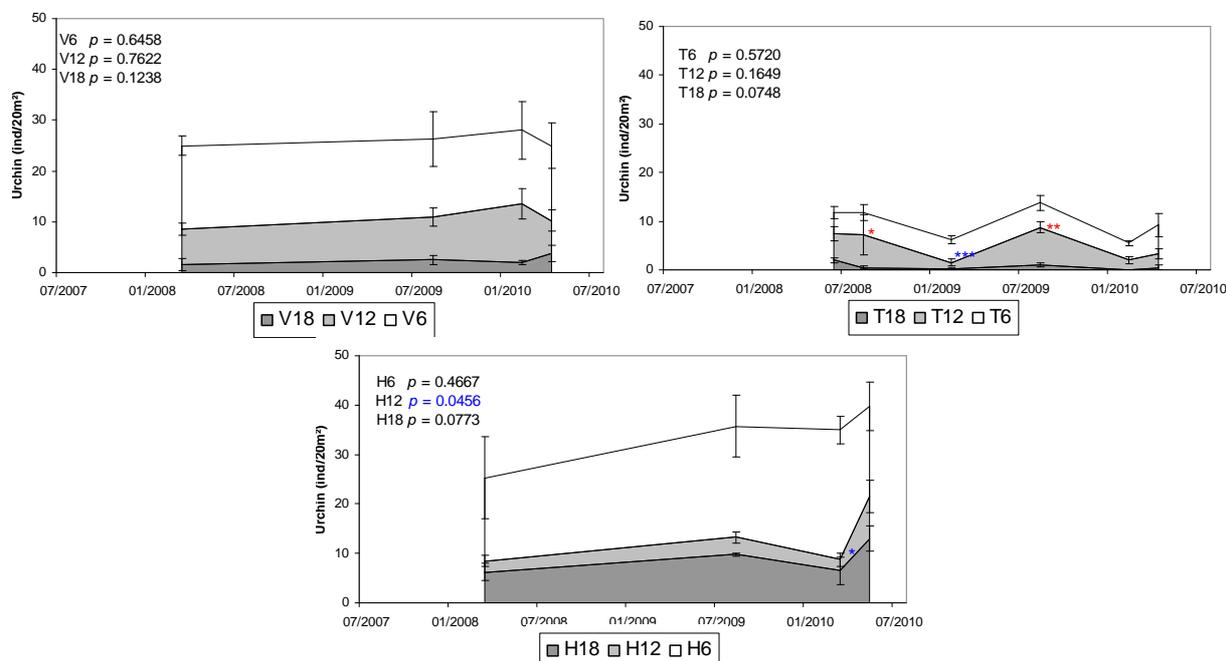
Les assemblages d'oursins montrent une forte structuration spatiale des densités selon les sites et les profondeurs, et une relative stabilité dans le temps (se reporter à l'effet des facteurs *Site*, *Profondeur*, *Date* et à leurs interactions au **Tableau 13**). Sur l'ensemble de la période de suivi, le site de Tiahura présente les densités les plus faibles avec un minimum de 0 ind./20 m<sup>-2</sup> à Tiahura 18 m en février 2010, tandis que le site de Haapiti présente les plus fortes densités avec un maximum de 26,3 ( $\pm$  2,8 SE) ind./20 m<sup>-2</sup> à Haapiti 6 m en mars 2010. La distribution des densités d'oursins selon le gradient de profondeur est variable selon le site considéré (**Figure 37**).

A l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, les densités d'oursins ne montrent pas de corrélation significative avec le recouvrement en corail vivant, macro-algue, turf algal, algue calcaire encroûtante, sables et débris, ou encore avec l'indice de rugosité du substrat (**Figures 38 et 39**).

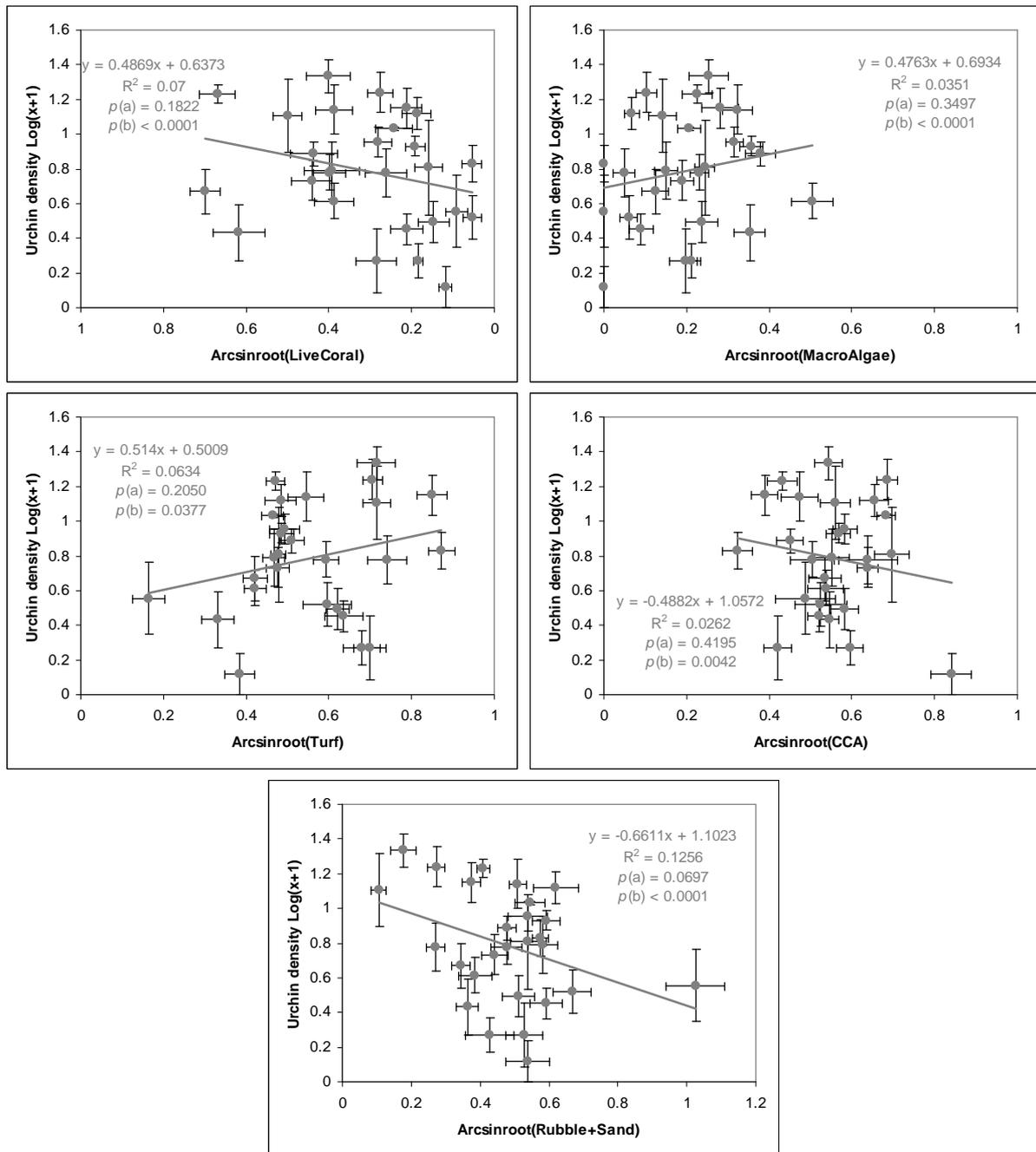
**Tableau 13.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des oursins à Moorea, selon trois facteurs fixes : Site, Profondeur (Depth), et Date (Period). Données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(dUrchin+1)**

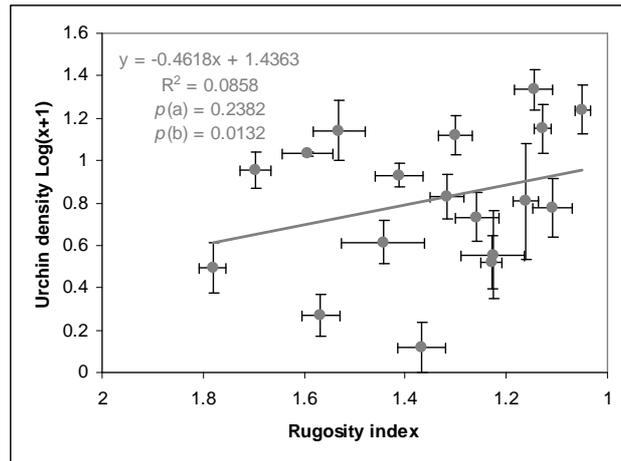
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	2	4,191	2,096	31,709	<,0001	63,418	1,000
Depth	2	6,619	3,309	50,077	<,0001	100,153	1,000
Period	3	,370	,123	1,867	,1396	5,600	,462
Site * Depth	4	4,105	1,026	15,530	<,0001	62,119	1,000
Site * Period	6	,902	,150	2,275	,0416	13,653	,775
Depth * Period	6	,203	,034	,511	,7987	3,067	,197
Site * Depth * Period	12	,989	,082	1,247	,2615	14,959	,669
Résidu	108	7,138	,066				



**Figure 37.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) des densités ( $\text{ind.}20 \text{ m}^{-2}$ , moyenne  $\pm$  SE) des oursins aux stations de Moorea (dans l'ordre Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]). Les courbes sont cumulées sur les trois profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité totale observée sur chaque site à chaque comptage (somme des valeurs issues des comptages aux 3 profondeurs). Les astérisques indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Afin d'illustrer les tendances sur la globalité de la période d'observation, la significativité  $p$  de la comparaison des valeurs entre la première et la dernière observation est indiquée pour chaque station. Les transitions significatives positives (augmentations) sont indiquées en bleu et les transitions significatives négatives (diminutions) en rouge.



**Figure 38.** Graphiques illustrant la relation entre la densité des oursins (axe Y, ind.20 m<sup>2</sup>, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\log[y+1]$ ) et le recouvrement en corail vivant, macro-algue, turf algal, algue calcaire encroûtante et sable et débris (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\arcsin\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 27$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



**Figure 39.** Graphique illustrant la relation entre l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE) et la densité des oursins (axe Y, ind.20 m<sup>-2</sup>, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\log[y+1]$ ) aux stations de Moorea. La formule de la droite de régression linéaire, le coefficient de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur le graphe. Chaque point sur le graphe ( $n = 18$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (avant ou après le passage du cyclone) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

## II.4. Discussion et perspectives

### II.4.a. Modalités d'action des perturbations naturelles

#### *Explosion démographique d'*Acanthaster planci**

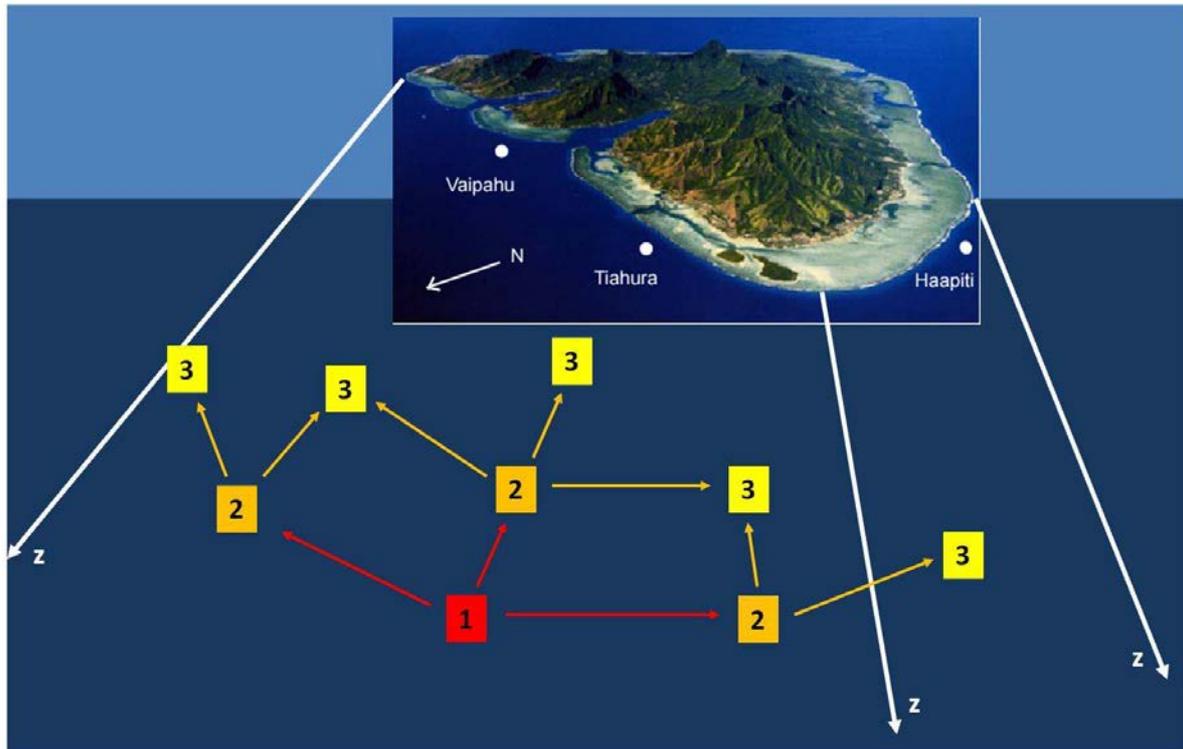
Pour de nombreux récifs, les explosions démographiques d'*Acanthaster planci* sont parmi les perturbations les plus dévastatrices pour les communautés coralliennes (Nyström *et al.* 2000). Bien qu'observées sur une grande échelle géographique à travers l'Indo-Pacifique, les mécanismes responsables de leur occurrence sont à ce jour encore mal connus (Birkeland 1982 ; Dulvy *et al.* 2004 ; Brodie *et al.* 2005 ; Houk *et al.* 2007 ; Fabricius *et al.* 2010). De même, peu d'études ont jusqu'alors examiné les facteurs qui influencent leur développement ou qui régulent leur impact sur les populations coralliennes en milieu naturel (Kayal *et al.* sous presse).

La prolifération d'*Acanthaster* observée lors de la présente étude a montré une dynamique similaire sur les deux îles étudiées, Moorea et Raiatea. Sur chacune de ces îles, la prolifération a démarré à partir d'une zone bien distincte, d'où les densités d'étoiles de mer se sont propagées vers le reste du récif par migration des individus (**Figure 40**). Localisés sur le site de Tiahura à Moorea et aux alentours du site Uturoa à Raiatea, ces « points d'origine » se trouvent sur les deux îles au pied de la pente externe récifale, dans la zone des 20-35 m de profondeur (*i.e.*, entre la profondeur maximale considérée dans la présente étude et la limite supérieure de la plaine sableuse qui s'étend au pied du récif). Cette observation coïncide avec l'hypothèse proposée par Johnson *et al.* (1991) selon laquelle les explosions démographiques d'*Acanthaster* prennent origine dans les zones profondes à la base des récifs, où les recouvrements en débris coralliens et en algues calcaires encroûtantes sont élevés. Ces travaux suggèrent que l'algue calcaire *Lithothamnium pseudosorum* produirait des signaux chimiques qui favoriseraient l'installation des larves planctoniques d'*Acanthaster*.

A l'image de ses proies, l'*Acanthaster planci* présente un cycle de vie benthopélagique, avec une phase de dispersion larvaire dans la colonne d'eau et une phase benthique prédominante sur le récif. Après installation sur le substrat, les larves d'*Acanthaster* jusqu'alors planctoniphages se métamorphosent pour former des étoiles de mer (Moran 1990). Suite à un phénomène de recrutement localisé et massif, tel que ceux supposés responsables des proliférations observées sur les récifs, les *Acanthaster* demeurent probablement sur le même site durant plusieurs années, période pendant laquelle les juvéniles se nourrissent tout d'abord d'algues calcaires encroûtantes et restent hautement cryptiques (Yamaguchi 1974 ; Kettle & Lucas 1987 ; Zann *et al.* 1987). Après environ un an, les juvéniles de 1-3 cm montrent un changement dans leur régime alimentaire en devenant corallivore, et c'est qu'après 2 ans et une taille d'environ 15-20 cm que ces individus sont aptes à la reproduction et présentent un comportement moins cryptique (Kettle & Lucas 1987 ; Zann *et al.* 1987).

La migration des *Acanthaster* adultes sur le récif semble motivée par la recherche de nourriture qui pousse les individus à se déplacer à la recherche de nouvelles proies. En effet, durant les épisodes de prolifération, les densités élevées de ce prédateur conduisent dans un premier temps à un déclin massif et localisé des populations coralliennes sur le site de recrutement (ici Tiahura 18 m sur l'île de Moorea, **Figure 17**). L'instinct de prédation force probablement alors les étoiles de mer à quitter leur habitat initial vers des zones à recouvrement corallien élevé (Keesing & Halford 1992 ; Keesing & Lucas 1992), propageant successivement la prolifération aux sites et profondeurs adjacents (**Figure 40**).

Cette migration a lieu de façon grégaire avec des densités variables dans l'espace et dans le temps. Le déplacement de ces groupes d'individus se fait, selon les sites, au cours d'une ou de plusieurs vagues ascendantes le long de la pente récifale (**Figure 13**). Les densités ici observées sont parmi les plus importantes reportées dans la littérature (maxima de  $30.3 \pm 6.1$  SE ind.200 m<sup>-2</sup> à Moorea, soit 151 650 ind.km<sup>-2</sup> ; et  $38.0 \pm 3.0$  SE ind.200 m<sup>-2</sup> à Raiatea, soit 190 000 ind.km<sup>-2</sup>), bien au delà du seuil maximal de coexistence durable avec les coraux estimé à environ 1 000 ind.km<sup>-2</sup> (Keesing & Lucas 1992). Face à ces hordes de prédateurs, les populations de coraux des pentes externes de Moorea ont montré un déclin drastique, avec une chute du recouvrement corallien de 40 à 60 % en 2005 à < 5 % en 2009, et à < 1 % en 2010 avec l'impact complémentaire du cyclone *Oli*. Cette chute du recouvrement corallien s'est accompagnée d'une réduction de la diversité des communautés coralliennes.



**Figure 40.** Schéma conceptuel décrivant la propagation des densités d'*Acanthaster planci* telle qu'observée sur les récifs de Moorea. Les axes Z schématisent le gradient de profondeur le long de la pente externe récifale de l'île. Les chiffres indiquent les localisations successives où les *Acanthaster* sont observés dans le temps. **1)** les *Acanthaster* sont initialement observés au pied de la pente externe sur le site de Tiahura (20-35 m de profondeur), **2)** les étoiles de mer migrent vers les sites et profondeurs sous-jacents suite au déclin du recouvrement local, **3)** les *Acanthaster* continuent leur migration vers les zones non-affectées et prolifèrent dans ces autres zones récifales. La localisation des sites d'étude autour de Moorea est également indiquée.

Plusieurs hypothèses ont été avancées pour expliquer les proliférations d'*Acanthaster* sur les récifs. Certains travaux ont identifié les blooms phytoplanctoniques comme favorisant une survie importante et un recrutement massif des larves zooplanctoniques des *Acanthaster*. Ces blooms résulteraient d'une augmentation de la concentration en nutriments dans les eaux océaniques suite au lessivage des sols (Brodie *et al.* 2005 ; Fabricius *et al.* 2010) ou encore à la variation cyclique des climats océaniques (Houk *et al.* 2007). La prolifération observée sur les îles de la Polynésie française pourrait concorder avec cette hypothèse, étant donné que dans un premier temps, seules les îles hautes<sup>19</sup> où des lessivages de sols sont fréquents ont été touchées par ces explosions démographiques. Cependant aucune information sur d'éventuelles augmentations en nutriments et sur des blooms phytoplanctoniques n'est disponible pour étayer cette hypothèse. Dans diverses régions du globe, la prolifération initiale d'*Acanthaster* se propage progressivement à différents récifs par une succession d'explosions

<sup>19</sup> Les îles hautes sont des îles relativement jeunes caractérisées par la présence de montagnes volcaniques, et qui contrastent avec les atolls qui se caractérisent par la présence d'un lagon et ne présentent que très peu de terres émergées

démographiques dites secondaires et présumées résultant de la reproduction des populations issus de la prolifération initiale (Brodie *et al.* 2005 ; Houk *et al.* 2007 ; Fabricius *et al.* 2010). Dans ces conditions, une propagation dans les prochaines années de la prolifération des *Acanthaster* aux autres îles et atolls de Polynésie est envisageable.

#### *Passage du cyclone tropical Oli*

Le passage du cyclone *Oli* en février 2010 n'a pas montré d'impact significatif sur un recouvrement corallien déjà fortement affecté par la prolifération des *Acanthaster* (**Figure 17**). Le cyclone a cependant engendré une chute significative de la rugosité du substrat sur la majorité des stations (**Figure 16**) en brisant et arrachant un nombre important de colonies coralliennes (**Figure 11**). Cette perte de la complexité de l'habitat par destruction des squelettes de colonies mortes et vivantes peut cependant avoir d'importantes conséquences sur la résilience et la diversité corallienne (Stimson 1985 ; Connell *et al.* 2004 ; Norström *et al.* 2007), ainsi que sur diverses communautés récifales (Öhman & Rajasuriya 1998 ; Spalding & Jarvis 2002 ; Grabowski *et al.* 2008 ; Graham *et al.* 2008). Dans le prochain chapitre de ce manuscrit, nous verrons en détails dans quelle mesure le passage du cyclone *Oli* a affecté la dynamique des populations de coraux sur la pente externe des récifs de Moorea, et les conséquences que cela peut avoir sur la capacité de résilience de ces récifs.

### **II.4.b.** Impacts des perturbations sur la dynamique des communautés récifales

#### *Communautés benthiques*

La prédation exercée par les *Acanthaster* engendre un changement progressif au sein des communautés benthiques, avec la transition d'un paysage dominé par les coraux à un paysage dominé par les algues. Cet essor des communautés algales suite au déclin de leurs principaux compétiteurs (les coraux) se traduit par une augmentation du recouvrement en turf algal, tandis que le recouvrement en macro-algue et en algue calcaire encroûtante reste inchangé. Cette observation va à l'encontre de ce qui a été observé dans différentes régions du globe où la mortalité massive des coraux a laissé place à un paysage récifal dominé par les macro-algues qui ont rapidement proliféré, inhibant par compétition un éventuel retour vers une dominance corallienne (Nyström *et al.* 2000 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Rousseau *et al.*

2010). Sur les pentes externes des récifs de Polynésie française, les eaux tropicales océaniques pauvres en nutriments (régulation *bottom-up*) et la relative forte pression de prédation par les herbivores (régulation *top-down*) semblent restreindre la biomasse algale à une croissance sous forme de turf (Lewis *et al.* 1987 ; Smith *et al.* 2010).

Cette régulation des communautés algales à une forme de croissance restreinte au turf avait déjà été observée sur les récifs des pentes externes de Moorea lors des précédents évènements de mortalité massive des coraux, et pourrait en partie expliquer la forte résilience corallienne observée dans cette région (Adjeroud *et al.* 2009). En effet depuis les années 1980, il s'agit du troisième épisode intense de mortalité corallienne enregistré à Moorea, avec une vague de prolifération d'*Acanthaster* observée de 1979 à 1984 et le passage d'un cyclone et d'un blanchissement en 1991 (**Tableau 1**). Ces perturbations passées ont fait chuter le recouvrement corallien de  $\approx 45$  à  $10$  %, et  $\approx 50$  à  $20$  % respectivement, mais suite à chacune de ces perturbations les assemblages de coraux ont pu « récupérer » et la couverture corallienne est revenue à des valeurs équivalente au seuil pré-perturbation en moins de 10 ans (Bouchon 1985 ; Adjeroud *et al.* 2009). Bien que les dernières perturbations aient affecté les récifs avec bien plus de sévérité que par le passé, l'historique de résilience et la capacité de recrutement post-perturbation observée dans cette région (*cf.*, **Chapitre III**) laissent penser que ces récifs pourraient récupérer, au moins à un certain point, dans les décennies à venir.

Parallèlement à l'augmentation des recouvrements en turf algal faisant suite à la mortalité des coraux, nos travaux montrent également une hausse du recouvrement en sables et débris, probablement issus d'une érosion progressive des squelettes de coraux morts (Spalding & Jarvis 2002).

Face à la prédation des *Acanthaster*, les différents taxa de coraux n'ont pas montré une susceptibilité analogue. Le genre *Acropora* a été le plus affecté et ses populations ont été rapidement extirpées des assemblages de coraux. Les plus affectées sont ensuite les espèces du genre *Montipora* (également de la famille des Acroporidae), des autres genres confondus et de *Pocillopora*, avant que les *Acanthaster* ne s'attaquent à défaut au genre *Porites*. Cette extirpation séquentielle des proies est communément observée dans les relations proie-prédateur (Kvitek *et al.* 1992) et la hiérarchie observée coïncide avec les préférences alimentaires reportées pour l'*Acanthaster planci* (De'ath & Moran 1998 ; Pratchett 2007b ; Kayal *et al.* sous presse). Au sein des communautés coralliennes, la prédation préférentielle

des *Acanthaster* selon les différents genres a engendré un *shift* des assemblages de survivants, avec l'émergence de *Porites* comme nouveau genre prédominant. Cette relation avait déjà été observée de par le passé sur les récifs de Moorea (Bouchon 1985 ; Faure 1989), ainsi que dans d'autres régions (Rotjan & Lewis 2008 ; Pratchett *et al.* 2009).

#### *Effet en cascade des perturbations sur la faune associée*

Nos résultats montrent clairement que la prolifération des *Acanthaster* a un impact indirect très marqué sur les assemblages de *Chaetodon* corallivores de la pente externe de Moorea, dont la densité, la biomasse et la diversité sont fortement corrélées au recouvrement corallien. De même, la diversité de ces corallivores est sensiblement liée à la diversité corallienne. Par le passé, ces assemblages de *Chaetodon* avaient déjà montré des fluctuations en lien avec la variation du recouvrement corallien (Adjerdou *et al.* 2002 ; Berumen & Pratchett 2006). Cette association sensible entre les populations de *Chaetodon* et le recouvrement corallien a été soulignée dans diverses régions du globe, ce qui fait de ces poissons de bons indicateurs de l'état de santé récifal (Cadoret *et al.* 1995 ; Berumen & Pratchett 2006 ; Pratchett *et al.* 2006 ; Graham *et al.* 2008 ; Valavi *et al.* 2010).

Même en dehors des assemblages de corallivores, de nombreuses espèces de poissons montrent un lien fort avec le recouvrement corallien (Öhman & Rajasuriya 1998 ; Spalding & Jarvis 2002 ; Graham *et al.* 2008 ; Feary *et al.* 2009 ; Halford & Caley 2009) et la diversité des *Chaetodon* tend généralement à refléter la diversité totale en poissons récifaux (Kulbicki & Bozec 2005). Sur l'île de Raiatea, les populations de *Chaetodon* de faibles profondeurs sur le site Miri Miri montrent une dynamique de déclin similaire à celle observée à Moorea, tandis qu'à 18 m sur ce site ainsi qu'à Uturoa, ces assemblages semblent être plutôt en début de phase de résilience.

A l'inverse des corallivores, les assemblages herbivores de Scaridae montrent une hausse en densité et/ou en biomasse durant la période d'étude, et ce pour l'ensemble des sites de Moorea. Une telle hausse de l'herbivorie en réponse à l'essor de la biomasse algale consécutive à la mortalité massive des coraux est communément observée en milieu corallien (Spalding & Jarvis 2002 ; Rousseau *et al.* 2010), notamment suite à des phénomènes de prolifération d'*Acanthaster planci* (Moran 1990). Il est intéressant de noter que dans notre

étude, cette hausse de l'herbivorie concerne les poissons (Scaridae), alors que les assemblages d'échinides ne montrent pas de variations significatives durant la période d'étude.

La dynamique des assemblages de *Chaetodon* corallivores et de Scaridae dénote une forte régulation *bottom-up* de ces espèces sur les récifs de pente externe de Polynésie française, où l'abondance des proies semble déterminer à court terme la biomasse des consommateurs au sein de ces différents groupes trophiques.

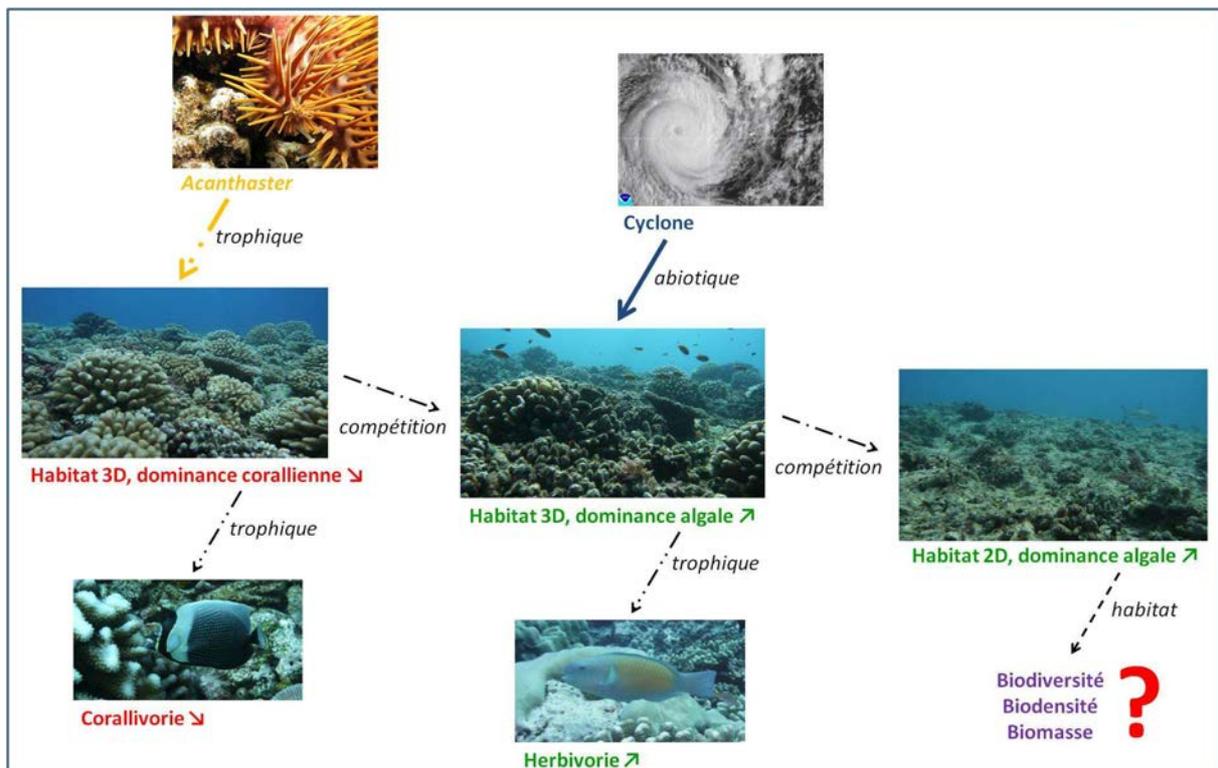
### *Structure et dynamique des communautés récifales*

Les récifs de Polynésie française sont soumis à des perturbations naturelles récurrentes qui influencent fortement la dynamique des communautés coralliennes. Les coraux jouent un rôle central dans ces écosystèmes, et cette dynamique corallienne entraîne directement ou indirectement une modification d'autres communautés récifales dont la composition, la structure et la dynamique sont sensiblement associées au recouvrement corallien. Ainsi, suite à une perturbation de grande ampleur, du type *Acanthaster* ou cyclone tels qu'observés au cours de la présente étude, la mortalité massive des coraux engendre une réaction en chaîne qui se propage dans diverses communautés récifales via des voies d'interaction trophiques ou compétitives entre les espèces, et résulte en l'effondrement ou l'essor des différentes populations. Sur les récifs de Moorea et de Raiatea, à l'image de différentes îles en Polynésie française, le déclin corallien suite à la prolifération d'*Acanthaster* a engendré un déclin de leurs prédateurs, les poissons de la famille des Chaetodontidae, et un essor de leurs compétiteurs directs, les algues, par libération du substrat occupé par les coraux. Ce développement algal semble avoir à son tour généré une augmentation des populations de poissons herbivores de la famille des Scaridae (**Figure 41**). Cette réponse de l'écosystème récifal, en termes de capacité d'ajustement de la biomasse des consommateurs à différents niveaux du réseau trophique, contribue probablement à l'élasticité<sup>20</sup> et à la forte résilience des récifs de cette région (Adjerdoud *et al.* 2009), notamment via une variation des pressions de régulation des communautés benthiques, avec une diminution de la corallivorie en faveur de l'herbivorie, ce qui peut favoriser un retour vers un système à dominance corallienne (Mumby *et al.* 2007b ; Mumby & Harborne 2010).

---

<sup>20</sup> L'élasticité décrit la vitesse d'un écosystème à retourner à son état initial suite à une perturbation.

Cependant, malgré la forte résilience des récifs de Polynésie française en termes de couverture corallienne totale, la récurrence chronique des perturbations tend à générer un *shift* progressif dans la composition relative des différents genres coralliens au sein de ces communautés, et notamment à favoriser l'essor graduel des coraux massifs du genre *Porites* au détriment des autres taxa (Adjeroūd *et al.* 2009, la présente étude). Cette dérive de la composition corallienne pourrait avoir des implications à long terme sur la structure des communautés et les fonctions écologiques des récifs de cette région (Öhman & Rajasuriya 1998 ; Norström *et al.* 2007 ; Pratchett 2007a).



**Figure 41.** Représentation schématique des principaux forçages et interactions entre les communautés récifales de pente externe à Moorea suite au passage de perturbations de grande ampleur. La perturbation *Acanthaster* induit une mortalité massive des coraux par prédation (interaction trophique) mais n'affecte pas la structure tri-dimensionnelle (3D) des récifs. La mortalité des coraux favorise l'essor de la couverture algale par libération du substrat occupé (interaction compétitive). Le déclin corallien engendre l'effondrement des assemblages de poissons corallivores, tandis que l'essor algal favorise les communautés herbivores (interactions trophiques). Le passage du cyclone tropical engendre, par destruction des colonies coralliennes (perturbation abiotique), une chute de la complexité structurale de l'habitat récifal vers une bi-dimensionnalité (2D), et encore une fois une occupation du substrat par les algues (interaction compétitive). Cette perte de la qualité de l'habitat en termes de complexité structurale, et de disponibilité et diversité des refuges a probablement de fortes implications sur le fonctionnement, la régulation et la résilience de nombreuses communautés au sein de ces récifs coralliens.

© Photos Mohsen Kayal, Marc Jouve-Villard.

#### II.4.c. Perspectives

Cette première partie du programme de recherche doctoral a permis de quantifier, avec une résolution spatio-temporelle inégalée, la dynamique de déclin des communautés coralliennes face à deux perturbations de grande ampleur, une explosion démographique d'*Acanthaster planci* et un cyclone. Elle a permis non seulement d'identifier les taxa de coraux les plus susceptibles face à ces perturbations, mais également d'évaluer le lien entre la dynamique de ces espèces « fondatrices » et divers assemblages jouant un rôle clef dans le fonctionnement des communautés récifales.

Ces premiers résultats soulèvent cependant diverses questions, notamment sur la dynamique de résilience des communautés coralliennes et des différents assemblages. Une question cruciale est, par exemple, de déterminer dans quelle mesure les relations inter-communautés observées au cours de la dynamique de perturbation (*i.e.*, en phase de déclin corallienne) sont similaires à celles d'une dynamique de résilience (*i.e.*, en phase d'essor corallienne) ? La résilience des communautés étant fondée sur des processus de recolonisation des habitats, les différentes espèces vont probablement montrer des dynamiques de résilience fortement dissociées dans l'espace et dans le temps, selon leurs traits d'histoire de vie respectifs (*e.g.*, en fonction des stratégies reproductives, des capacités de dispersion larvaire et de la connectivité entre les populations, des processus de recrutement, des taux de croissance ou des susceptibilités à la mortalité).

Les chapitres suivants de ce manuscrit tenteront de répondre au moins en partie à ces questions, notamment en ce qui concerne la trajectoire des populations pour les principaux taxa sclérectiniaires. En revanche, la dynamique de résilience des divers assemblages associés ne pourra être examinée qu'à travers la continuité des suivis *in situ* de ces récifs durant la phase de recolonisation. La connaissance de cette dynamique de résilience des communautés récifales, bien qu'elle soit difficile à appréhender, constituerait une avancée majeure dans la compréhension des processus de maintien de la biodiversité au sein des habitats naturels.

## Chapitre III. Dynamique des populations de coraux

### III.1. Contexte scientifique et objectifs

La dynamique des populations de coraux est principalement gouvernée par les processus de recrutement, de croissance et de mortalité, qui reposent sur les performances individuelles des membres constitutifs des populations (*i.e.*, chaque individu présente une certaine aptitude au recrutement, à la croissance et à la survie). Ces performances individuelles sont fortement variables, d'une part selon des facteurs intrinsèques propres aux espèces considérées, ce que l'on définit par les traits d'histoire de vie des taxa, et d'autre part selon des facteurs extrinsèques caractéristiques de leur environnement. L'agencement des traits d'histoire de vie des espèces, en termes d'investissement *versus* compromis dans le recrutement, la croissance ou la survie des individus, peut être résumé sous l'appellation « stratégie de vie », ce qui va nous permettre de distinguer les espèces à stratégies colonisatrices, des espèces compétitrices ou encore résistantes aux perturbations. Le succès de ces différentes stratégies dans la nature repose fortement sur les conditions environnementales, selon la position relative des habitats le long de gradients de stress biotiques (*e.g.*, prédation et compétition) et abiotiques (*e.g.*, luminosité, hydrodynamisme, sédimentation, température), position que l'on peut caractériser en termes de qualité de l'habitat. La trajectoire des populations de coraux est ainsi orientée par une interaction complexe entre de nombreux facteurs dont, faute de temps, un nombre restreint seront étudiés au cours de ce programme doctoral.

Le chapitre précédent de ce manuscrit a porté sur la caractérisation des perturbations naturelles qui ont affectées les récifs des îles de la Société (Polynésie française) sur la période d'étude. Cette première partie a permis de définir le contexte environnemental dans lequel se sont déroulées les investigations de la dynamique des populations de coraux sur les pentes externes de Moorea et de Raiatea, et l'impact de ces évènements à l'échelle des principales communautés récifales. Le présent chapitre porte plus précisément sur la quantification des paramètres vitaux des coraux (*i.e.*, taux de recrutement, de croissance et de mortalité), grâce à des suivis saisonniers et interannuels des performances individuelles des colonies sur le récif. Bien entendu, ces performances sont fortement influencées, d'une part par les conditions

environnementales décrites dans le **Chapitre II** de ce manuscrit, et d'autre part par l'identité taxinomique et les traits d'histoire de vie des espèces considérées. Afin de tenir compte de ces variabilités intrin- et extrinsèques, la dynamique des populations coralliennes a été suivie sur différents taxa représentant les genres dominants dans cette région, et à diverses échelles spatiales et temporelles.

Durant la période de ce programme doctoral, les communautés coralliennes de la pente externe récifale de Moorea et de Raiatea ont été fortement touchées par deux perturbations consécutives, une prolifération du prédateur *Acanthaster planci* (octobre 2003 à février 2010) et un cyclone tropical (février 2010). Ces deux perturbations ont différé dans la nature, l'intensité et l'échelle spatio-temporelle de leurs impacts sur les récifs, et les différents taxa coralliens ont montré des susceptibilités contrastées à ces deux perturbations (*cf.*, **Chapitre II**). Le présent chapitre examine de plus près la dynamique des populations des principaux taxa coralliens de cette région afin (1) d'explorer plus spécifiquement l'importance des traits d'histoire de vie et la susceptibilité des taxa face à ces perturbations, et (2) de quantifier la réponse des populations en termes de recrutement, de croissance et de mortalité sous divers gradients environnementaux. Ce chapitre central constitue ainsi le cœur de ce programme de recherche doctoral en quantifiant les taux des principaux paramètres vitaux des coraux, et représente un lien entre le **Chapitre II** de ce manuscrit portant sur le forçage externe exercée par les perturbations sur les communautés coralliennes, et le **Chapitre IV** sur la prédiction de la trajectoire des populations de coraux sous divers scénarios environnementaux.

## III.2. Méthodologie

### III.2.a. Modèles d'étude

La dynamique des populations de coraux a été étudiée sur une période de 2 ans (mars 2008 - mars 2010) par un suivi du recrutement, de la croissance et de la mortalité des coraux appartenant aux trois principaux taxa de scléactiniaires rencontrés en Polynésie française. Dans l'archipel de la Société, les communautés coralliennes sont dominées par les familles Acroporidae, Pocilloporidae et Poritidae qui représentent à elles trois environ 70% des colonies et la majeure partie du recouvrement corallien (Penin 2007 ; Penin *et al.* 2007a ; Adjeroud *et al.* 2009, la présente étude). Les genres *Pocillopora* et *Porites* y sont les seuls représentants des familles Pocilloporidae et Poritidae, respectivement. La famille des Acroporidae est majoritairement représentée par le genre *Acropora*, tandis que les genres *Montipora* et *Astreopora* sont également rencontrés dans cette région (Penin *et al.* 2007a).

La dynamique des populations de coraux a été suivie sur les principales espèces au sein de ces trois genres dominants. Le genre *Pocillopora* a été représenté par les espèces *P. verrucosa* et *P. meandrina*, aux colonies sub-branchues (**Figure 42**). Ces deux espèces difficilement distinguables entre elles lors d'observations *in situ* sont sensiblement proches en ce qui concerne leur morpho-anatomie, écologie et biologie, et sont même assimilées à une même espèce par certains auteurs. Pour ces raisons, ces deux espèces ont été confondues dans le cadre de cette étude. Le genre *Acropora* a été représenté par *A. globiceps*, aux colonies branchues (**Figure 42**). Le genre *Porites* a été représenté par les espèces massives *P. australiensis*, *P. lobata*, et *P. lutea*, qui ont une morphologie, une biologie et une écologie très similaires.



**Figure 42.** Photographies illustrant une colonie de *Pocillopora meandrina* (a), d'*Acropora globiceps* (b) et de *Porites* sp. (c). © Photos Mohsen Kayal.

### III.2.b. Stratégie d'échantillonnage

En raison d'un certain nombre de contraintes logistiques (*e.g.*, coûts économique, temporelle et humain) et d'intempéries naturelles (*e.g.*, destruction de transects permanents lors du passage du cyclone), les stations étudiées ont été échantillonnées à différentes fréquences et durées (**Tableau 14**). Les stations du site Tiahura (6, 12 et 18 m), ainsi que les stations à 12 m de profondeur sur les sites Vaipahu et Haapiti ont été échantillonnées sur les 2 années de cette étude (mars 2008 - mars 2010) avec une périodicité de 6 mois. Afin d'alléger l'effort d'échantillonnage, le suivi des stations à 6 et 18 m sur les sites Vaipahu et Haapiti a été restreint à deux visites, en juin 2008 et juin 2009 respectivement. Le suivi sur l'île de Raiatea a été restreint à 12 m de profondeur sur les sites Uturoa et Miri Miri, avec une périodicité de 6 mois entre mars 2008 et septembre 2009.

Le passage du cyclone *Oli* (février 2010) ayant arraché les piquets marquant les emplacements des transects permanents à Tiahura 6 m, les données de dynamique des populations (*i.e.*, taux de recrutement, de croissance et de mortalité) n'ont pu être obtenues sur ce site pour la dernière période de suivi (septembre 2009 - mars 2010) (**Tableau 14**). La taille, ainsi que la structure de taille des populations ont cependant pu être échantillonnées sur cette station en mars 2010 par l'installation de nouveaux piquets sur la zone d'étude.

**Tableau 14.** Table récapitulative des dates d'échantillonnage de la structure et de la dynamique des populations de coraux sur les stations de Moorea et de Raiatea. Les chiffres romains (I-V) indiquent les dates d'échantillonnage telles que référées dans le manuscrit, *Prof* profondeur en m. \*Pour la station Tiahura 6 m, la destruction des transects permanents par le passage du cyclone *Oli* en février 2010 restreint l'acquisition des données à la structure de taille des populations sur la période septembre 2009 - mars 2010.

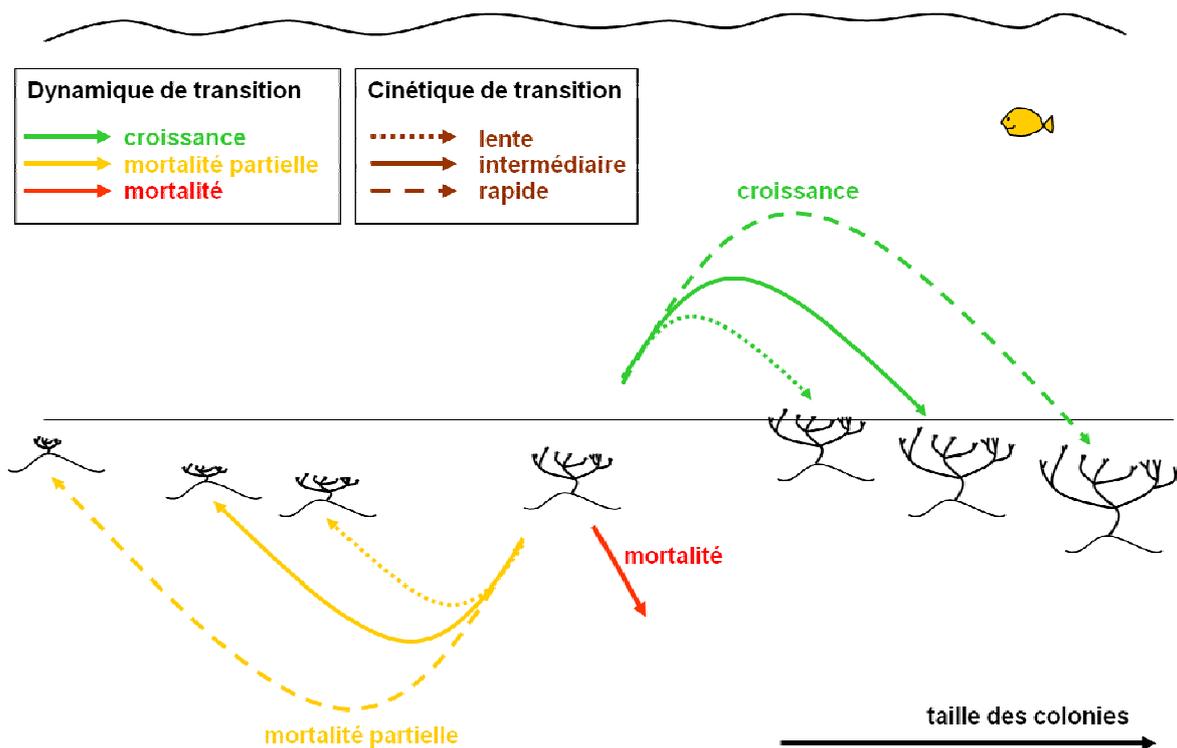
<i>Site</i>	<i>Prof</i>	I	II	III	IV	V
Vaipahu	6		juin 2008		juin 2009	
	12	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	mars 2010
	18		juin 2008		juin 2009	
Tiahura	6	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	mars 2010*
	12	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	mars 2010
	18	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	mars 2010
Haapiti	6		juin 2008		juin 2009	
	12	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	mars 2010
	18		juin 2008		juin 2009	
Uturoa	12	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	
Miri Miri	12	mars 2008	septembre 2008	mars 2009	septembre 2009	

### III.2.c. Suivi de la dynamique des populations de coraux

#### *L'engrenage de la dynamique des populations*

La structure de taille, ainsi que la dynamique des populations de coraux ont été suivies avec une périodicité de 6 à 12 mois (**Tableau 14**). Ce suivi a eu lieu par cartographie et mesure de la taille de toutes les colonies vivantes et visibles à l'œil nu présentes dans trois transects-couloirs permanents de 10 m<sup>2</sup> (10 × 1 m) parallèles à la côte et séparés d'au moins 2 m (Penin *et al.* 2007a). Pour *Acropora* dont les densités se sont avérées plus faibles sur la période de cette étude, notamment en raison de sa sensibilité à la prédation des *Acanthaster* (*cf.*, **Chapitre II**), un quatrième transect permanent a été ajouté sur les stations de Moorea. A l'inverse, par souci de coût temporel, un seul transect a été échantillonné pour les genres bien représentés *Pocillopora* et *Porites* aux stations 6 et 18 m sur les sites Vaipahu et Haapiti.

L'échantillonnage de la dynamique des populations de coraux a permis d'une part de quantifier la taille (*i.e.*, densité et surface totale des colonies) et la structure de taille (*i.e.*, distribution en taille des colonies) des populations considérées à chaque date d'échantillonnage, et d'autre part de mesurer les taux de recrutement, de croissance et de mortalité des colonies entre les échantillonnages consécutifs. L'analyse de la taille et de la structure de taille des populations permet d'évaluer la dynamique en densité et en composition en taille des colonies dans le temps. Le taux de recrutement évalue l'arrivée de nouvelles cohortes dans une population. Il a été mesuré à chaque pas de temps par recensement de tous les nouveaux individus non-présents lors de l'échantillonnage précédent, et ne résultant visiblement pas d'une reproduction asexuée (*e.g.*, fragmentation, fission) ou d'une migration (*i.e.*, arrivée d'une colonie adjacente dans la zone d'étude). Les nouvelles recrues ont typiquement une taille de l'ordre du centimètre, ce qui correspond à un peuplement juvénile de colonies âgées d'environ un an. Le taux de croissance mesure la variation de la taille des colonies. Chez les coraux, il peut être positif par développement des colonies (*i.e.*, croissance) ou négatif par mortalité partielle des colonies (*i.e.*, décroissance ; Hughes *et al.* 1992). Ces deux types de transitions ont été quantifiés de façon distincte sur les colonies survivantes entre deux échantillonnages successifs (**Figure 43**). Le taux de mortalité évalue le nombre de colonies affectées par une mortalité totale. Celui-ci a été mesuré par le nombre de colonies vivantes non-recensées lors d'un échantillonnage consécutif.



**Figure 43.** Schéma conceptuel des différents types de transition qu’une colonie corallienne peut présenter à chaque pas de temps sur le récif. La dynamique de transition<sup>21</sup> définit le type de transition (*i.e.*, croissance, mortalité partielle ou mortalité). La cinétique de transition<sup>22</sup> définit la vitesse ou l’intensité de la transition sur le laps de temps considéré (*e.g.*, la croissance peut être lente, intermédiaire ou rapide).

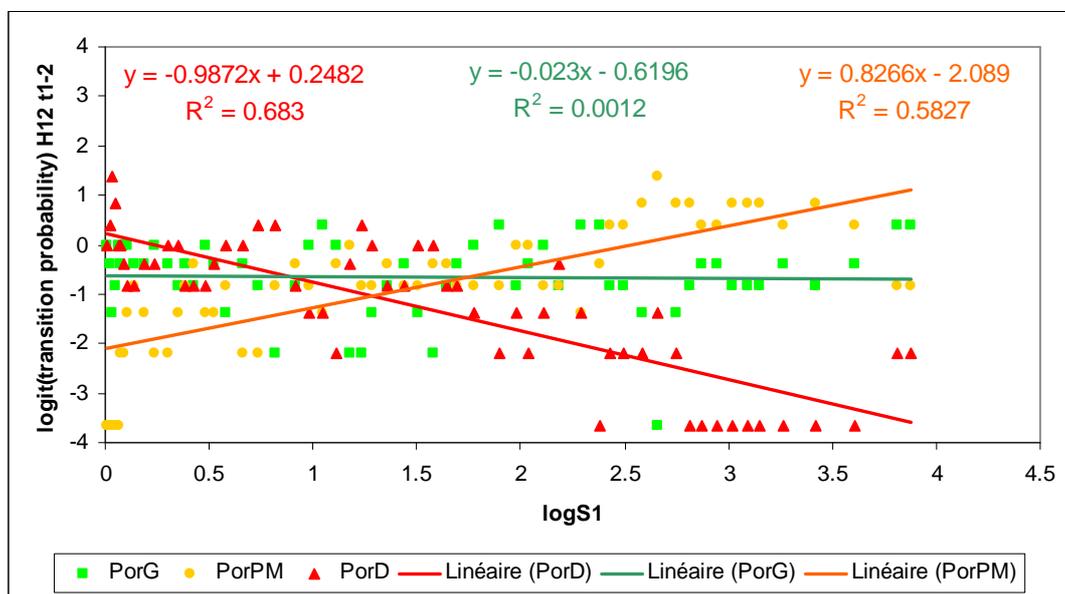
### *Estimation de la dynamique de transition*

A chaque pas de temps, chaque colonie sur le récif a une probabilité de croître, de décroître ou de mourir (**Figure 43**). Ces probabilités sont variables selon un grand nombre de facteurs intrin- et extrinsèques, cependant elles demeurent quantifiables à l’échelle d’un taxon sur un site et dans un laps de temps déterminé. La dynamique de transition permet de quantifier la probabilité de chacun de ces évènements en calculant la relation entre la taille d’une colonie et sa probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité (**Figure 44**). Cette relation a été calculée pour chaque population et à chaque pas de temps considéré en traçant la courbe de probabilité de chacune de ces transitions *versus* la taille des colonies.

<sup>21</sup> La dynamique de transition quantifie la probabilité d’une transition sur un laps de temps déterminé (*e.g.*, croissance, mortalité partielle ou mortalité).

<sup>22</sup> La cinétique de transition quantifie la vitesse (ou l’intensité) d’une transition sur un laps de temps déterminé (*e.g.*, croissance ou mortalité partielle).

Pour ce faire, la gamme de taille des colonies a été balayée avec une fréquence mobile<sup>23</sup> sur une fenêtre mobile de 10 colonies avec un chevauchement de 5, où la fréquence de croissance, de mortalité partielle et de mortalité a été quantifiée (*i.e.*, dénombrement du nombre de colonies présentant chaque type de transition). La relation entre la taille des colonies et chaque probabilité de transition a ensuite été obtenue en traçant les courbes de probabilité *versus* la taille des colonies à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés. Lorsque le nombre de colonies au sein d'une population était trop faible pour calculer cette relation (*e.g.*, cas d'*Acropora* sur certains échantillonnages), une fenêtre mobile plus restreinte de 5 colonies avec un chevauchement de 2 a été utilisée.

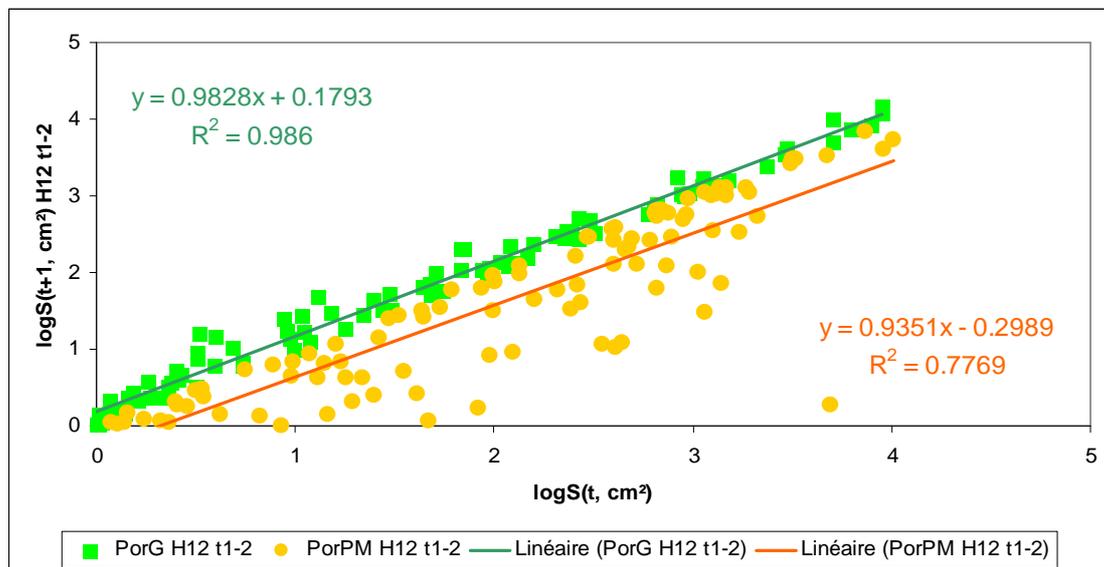


**Figure 44.** Graphique de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y,  $\logit[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge). Chaque point sur le graphe correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. L'exemple illustré ici correspond à la population de *Porites* (*Por*) échantillonnée entre mars et septembre 2008 ( $t1-2$ ) à Haapiti 12 m (H12),  $n = 58$  points calculés à l'aide de la fréquence mobile pour chaque courbe. Avec l'augmentation de la taille, les colonies montrent une chute de la probabilité de mortalité et une augmentation de la probabilité de mortalité partielle. La probabilité de croissance est ici quasi-constante sur l'ensemble de la gamme de taille.

<sup>23</sup> La fréquence mobile utilise le principe de la moyenne mobile appliquée au calcul d'une fréquence ou d'une probabilité. La moyenne mobile est une méthode statistique qui consiste à calculer la moyenne d'une variable sur des gammes discrètes de  $n$  valeurs définies par une fenêtre mobile qui balaye le jeu de données.

### Estimation de la cinétique de transition

La cinétique de transition permet de quantifier la vitesse (ou l'intensité) d'une transition en calculant la relation entre la taille initiale et la taille finale des colonies (**Figure 43**). Cette relation a été calculée pour chaque population et à chaque pas de temps considéré en traçant la courbe de taille finale *versus* la taille initiale des colonies pour chaque transition (*i.e.*, croissance, mortalité partielle et mortalité) à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés (**Figure 45**). La cinétique de mortalité étant invariable (la surface finale des colonies étant toujours égale à 0 cm<sup>2</sup>, quelle que soit la taille initiale des colonies), la courbe de cinétique de mortalité n'est pas illustrée sur les graphes dans ce manuscrit.



**Figure 45.** Graphique de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale (surface  $S[t]$  en cm<sup>2</sup>, axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale (surface  $S[t+1]$  en cm<sup>2</sup>, axe Y,  $\log[y+1]$ ) des colonies pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange). La taille finale des colonies étant toujours égale à zéro pour la mortalité ( $S[t+1] = 0$ ), cette relation n'est pas illustrée ici. Chaque point sur le graphe correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. L'exemple illustré ici correspond à la population de *Porites* (*Por*) échantillonnée entre mars et septembre 2008 ( $t1-2$ ) à Haapiti 12 m (H12),  $n = 104$  et  $103$  colonies pour la courbe de croissance et de mortalité partielle respectivement.

### Estimation de la taille des colonies

Comme pour la plupart des études de structure de tailles chez les coraux, la taille des colonies a été estimée par mesure du diamètre maximal ( $L$ ), du plus grand diamètre perpendiculaire au diamètre maximal ( $l$ ) et de la hauteur maximale ( $h$ ). La surface ( $S$ ) a

ensuite été calculée à l'aide de formules géométriques correspondant à la morphologie générale des colonies (Meesters *et al.* 2001 ; Lins de Barros & Pires 2006a ; Adjeroud *et al.* 2007b). Les colonies de *Pocillopora verrucosa* et *P. meandrina* (**Figure 42**) ont été assimilées à une forme sphérique (Adjeroud *et al.* 2007b), et la surface de ces colonies a été calculée selon la formule géométrique :

$$S = 4 \times \pi \times \left( \frac{L - l + h}{6} \right)^2$$

Les colonies d'*Acropora globiceps*, *Porites australiensis*, *P. lobata*, et *P. lutea* (**Figure 42**) ont été assimilées à une forme cylindrique à base ellipsoïdale (Adjeroud *et al.* 2007b), et la surface de ces colonies a été calculée selon la formule géométrique :

$$S = \frac{\pi}{4} \times L \times l \times h$$

Afin de conserver une vision concrète de la taille des colonies à partir de mesures en cm<sup>2</sup> telles que reportées dans ce manuscrit, le **Tableau 15** donne en exemple les ordres de grandeur de la taille d'éléments « communément rencontrés dans la vie de tous les jours ».

**Tableau 15.** Taille de divers objets et organismes en comparaison de la taille des colonies coralliennes reportée dans ce manuscrit. Sont indiqués le diamètre maximal (Ø), la surface calculée sur la base d'une morphologie sphérique, la même surface après transformation log(x+1), et les caractéristiques des colonies de corail d'une taille équivalente. La désignation *diamètre hypothétique* au travers de ce manuscrit fait référence au diamètre (Ø) d'une sphère de taille équivalente à la colonie considérée.

Objet	Ø (cm)	Surface (S, cm <sup>2</sup> )	log(S+1)	Caractéristique du corail de taille équivalente
Fourmi	0,3	0,28	0,11	minuscule juvénile, ≤ 6 mois
Pépin d'orange	0,5	0,79	0,25	très petit juvénile, ≈ 6 mois
Cacahuète	0,8	2,01	0,48	petit juvénile, ≤ 1 an
Olive	2	12,57	1,13	juvénile
Balle de golf	4,3	58,09	1,77	juvénile
Balle de tennis	6,5	132,73	2,13	jeune adulte, ≈ 3-5 ans ?
Pamplemousse	10	314,16	2,50	adulte
Ballon de football	22	1 520,53	3,18	grand adulte
Chat	50	7 853,98	3,90	grand adulte
Chien	100	31 415,93	4,50	très grand adulte, 50-100 ans ?
Humain	175	96 211,28	4,98	très grand adulte, centenaire ?
Eléphant d'Afrique	700	1 539 380,40	6,18	gigantesque adulte, millénaire ?

### III.2.d. Analyses statistiques

La taille et la structure de taille des populations ont été examinées à l'aide des principaux descripteurs statistiques d'une distribution en fréquence : valeurs minimale, maximale et moyenne, déviation standard, erreur standard, coefficient de variation, asymétrie et aplatissement de la distribution en taille des colonies, ainsi que surface totale des colonies échantillonnées (Bak & Meesters 1998 ; Meesters *et al.* 2001 ; Lins de Barros & Pires 2006b ; Adjeroud *et al.* 2007b). La comparaison de la taille totale des populations étant déjà explorée dans le **Chapitre II** de ce manuscrit en termes de recouvrement total, ces analyses ne seront pas présentées dans le présent chapitre. La corrélation entre les valeurs des descripteurs de la structure de taille des populations et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit (*e.g.*, densité de prédateurs, recouvrement corallien, taille moyenne des colonies au sein des populations) a été testée à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés. Afin de ne considérer que les tendances majeures à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, ces régressions ont été tracées sur les valeurs moyennes calculées par site et par date d'échantillonnage.

Etant donné le nombre inégal des observations sur les différentes stations suivies (**Tableau 14**), les données de recrutement ont été comparées à l'aide de plusieurs ANOVAs distinctes sur des sous-ensembles de données, permettant notamment des analyses multifactorielles conduites dans des plans équilibrés. La variabilité du taux, ainsi que la composition relative du recrutement a été testée entre les stations, périodes et taxa à l'aide d'ANOVAs selon une combinaison des facteurs fixes : *Site*, *Profondeur*, *Station*, *Période* et *Taxa* (se référer directement aux tables d'ANOVA dans la section **Résultats** de ce chapitre). Suite à la détection d'une différence significative par ANOVA, les différentes combinaisons de groupes sous-jacents ont été comparées *à posteriori* par un test de comparaison appariée Least Significant Differences (LSD) de Fisher. La corrélation entre le taux et la composition relative du recrutement et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit a été testée à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés. Afin de ne considérer que les tendances majeures à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, ces régressions ont été tracées sur les valeurs moyennes calculées par site et par date d'échantillonnage. La taille des nouvelles recrues observées a été comparée entre les trois taxa considérés à l'aide d'une ANOVA à un facteur.

Etant donné le nombre inégal des observations sur les différentes stations suivies (**Tableau 14**), les données de dynamique et de cinétique de transition ont été comparées à l'aide de plusieurs ANCOVAs sur des sous-ensembles de données, permettant notamment des analyses multifactorielles conduites avec des plans équilibrés. La variabilité de la distribution des courbes de probabilité (*e.g.*, **Figure 44**), ainsi que de cinétique (*e.g.*, **Figure 45**) de transition *versus* la taille des colonies a été testée entre les stations, les périodes échantillonnées et les taxa à l'aide d'ANCOVAs selon une combinaison des facteurs fixes : *Site*, *Profondeur*, *Station*, *Période* et *Taxa*, et la covariable *Si* surface initiale des colonies (se référer directement aux tables d'ANCOVA dans la section **Résultats** de ce chapitre). Ces ANCOVAs ont permis de tester des différences dans la position (décrite par l'ordonnée à l'origine) et dans l'inclinaison (décrite par le coefficient directeur) de ces courbes. Suite à la détection d'une différence significative par ANCOVA, les différentes combinaisons de groupes sous-jacents ont éventuellement été testées *à posteriori* pour la détection des régions de significativité (*i.e.*, régions de la covariable *Si* [surface initiale des colonies] où les courbes de probabilité ou de cinétique de transition diffèrent). Ce test apparié a consisté à transformer la covariable (*Si*) par une variable dynamique ( $Si - z$ ), avec  $z \in [Si_{\min}; Si_{\max}]$  avec un incrément de 0,1 ; et à tester pour chaque valeur de ( $z$ ) la significativité de la différence de l'ordonnée à l'origine des deux distributions à l'aide d'une ANCOVA. La corrélation entre les descripteurs des courbes de probabilité et de cinétique de transition (*i.e.*, coefficient directeur et ordonnée à l'origine) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit a été testée à l'aide de régressions linéaires selon la méthode des moindres carrés. Afin de ne considérer que les tendances majeures à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea, ces régressions ont été tracées sur les valeurs moyennes calculées par site et par date d'échantillonnage.

Afin de vérifier les critères de normalité et d'homoscédasticité requis pour les analyses en modèle linéaire généralisé, les données de pourcentage de recouvrement benthique et de composition relative du recrutement corallien ont été transformées selon la fonction  $\arcsin(\sqrt{x})$ . De même, les données de densités d'*Acanthaster*, de poissons (Scaridae et *Chaetodon*) et de recrues coralliennes, ainsi que les données de biomasse de poissons et de taille de colonies ont été transformées selon la fonction  $\log(x+1)$ . La forme des distributions de la dynamique de transition (*i.e.*, probabilités de croissance, de mortalité partielle et de mortalité) a été examinée à l'aide du logiciel CurveExpert, et une transformation  $\text{logit}(x)$  a été

appliquée à ces données étant donnée la forme sigmoïdale de ces distributions. Cette transformation suit l'équation :

$$\text{logit}(x) = \ln \left( \frac{x}{1-x} \right)$$

Etant donné que la fonction logit n'est pas définie pour les valeurs de  $x = 0$  et  $x = 1$ , ces valeurs ont été remplacées dans les jeux de données par (0,025) et (1 - 0,025) respectivement avant d'appliquer la transformation logit( $x$ ). L'ensemble des tests statistiques a été conduit à un seuil de significativité  $\alpha = 0,05$ . Les tests reportés dans ce chapitre ont été effectués à l'aide des logiciels StatView pour Windows version 5.0 (1992-1998) ©SAS Institut Inc., CurveExpert version 1.40 (1995-2009) ©Daniel Hyams, et R version 2.12.0 (15.10.2010), ©The R Foundation for Statistical Computing.

### III.3. Résultats

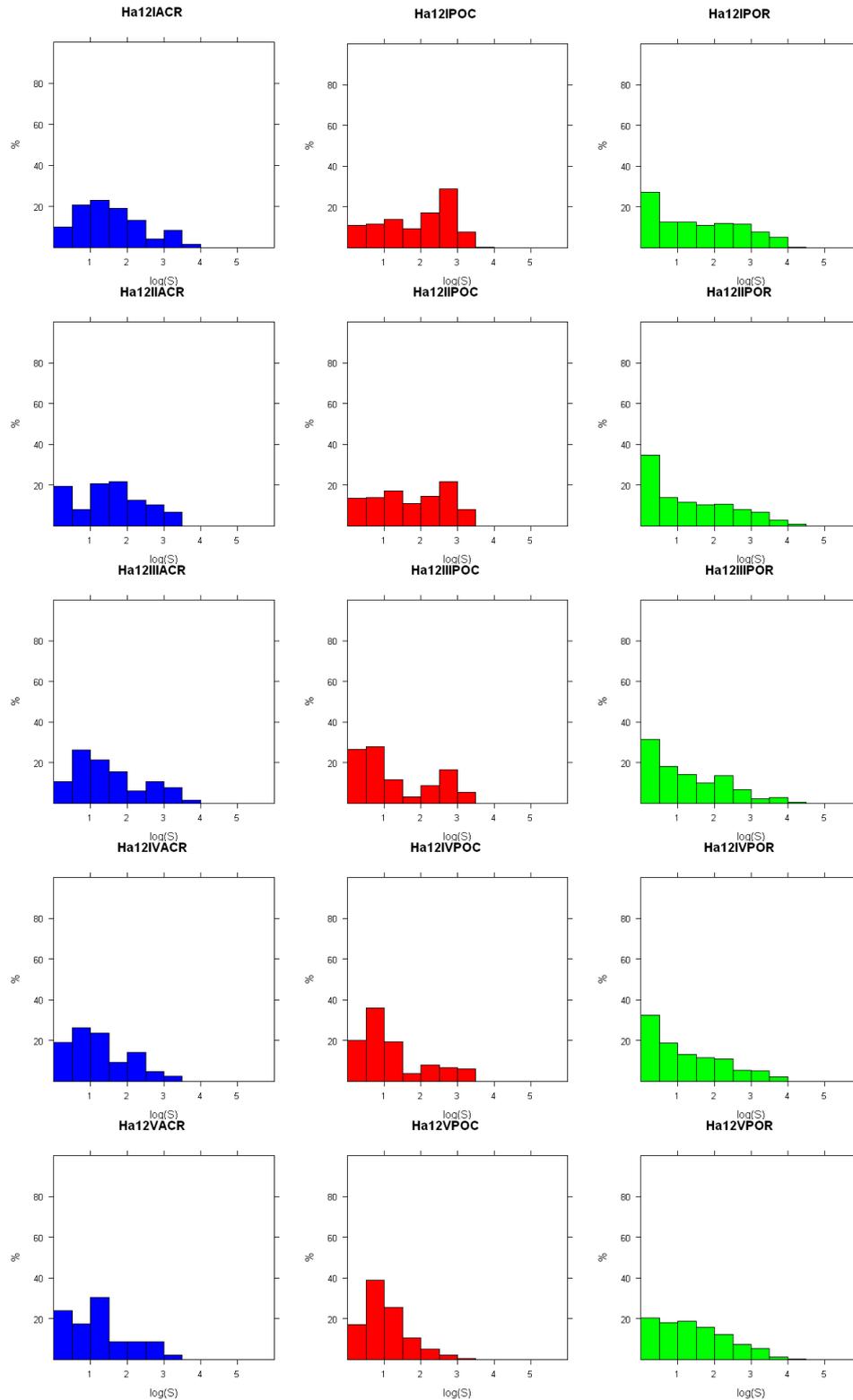
Au cours de ce suivi de la dynamique des populations de coraux à Moorea, et dans une moindre mesure à Raiatea, un total de 16 910 colonies ont été cartographiées et mesurées dont 1 460 *Acropora*, 8 380 *Pocillopora* et 7 070 *Porites*. Ces échantillonnages ont été effectués au cours de  $\approx 550$  plongées en scaphandre autonome d'une durée moyenne de 100 min, représentant une immersion individuelle d'environ 915 h.

#### III.3.a. Structure de taille des populations

Sur les stations suivies, les populations de coraux montrent une dérive progressive au cours du temps vers de plus petites tailles de colonies (**Tableau 16, Figure 46**). Cette tendance est d'autant plus importante lorsque l'on considère une espèce plus susceptible à la prédation des *Acanthaster* (*i.e.*, dans l'ordre hiérarchique *Acropora*, *Pocillopora* puis *Porites*, *cf.*, **Chapitre II**). Les paragraphes qui suivent décrivent dans quelle mesure la structure de taille des populations est affectée par divers paramètres intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit.

**Tableau 16.** Statistiques descriptives de la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m sur l'île de Moorea. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur en m, *n* nombre de colonies, *lS*  $\log(x+1)$  de la surface  $S$ , *lSmin* et *lSmax* valeurs minimale et maximale, *lSmoy* moyenne, *SD* déviation standard, *SE* erreur standard, *CV* coefficient de variation, *Asym* asymétrie, *Appl* aplatissement, *lStotal* somme de la surface des colonies échantillonnées. Se reporter au **Tableau A1** pour les statistiques descriptives de la structure de taille de l'ensemble des stations suivies.

<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Date</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	<i>lSmin</i>	<i>lSmax</i>	<i>lSmoy</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>CV</i>	<i>Asym</i>	<i>Appl</i>	<i>lStotal</i>
Ha	12	I	<i>Acr</i>	121	0.00	3.77	1.55	0.88	0.08	0.57	0.57	2.77	187.26
Ha	12	I	<i>Poc</i>	329	0.05	3.67	1.90	0.94	0.05	0.49	-0.37	1.87	625.07
Ha	12	I	<i>Por</i>	301	0.00	4.01	1.53	1.16	0.07	0.76	0.32	1.90	459.72
Ha	12	II	<i>Acr</i>	87	0.02	3.42	1.55	0.93	0.10	0.60	0.16	2.13	134.59
Ha	12	II	<i>Poc</i>	235	0.13	3.29	1.74	0.95	0.06	0.55	-0.09	1.67	409.55
Ha	12	II	<i>Por</i>	319	0.00	4.17	1.31	1.13	0.06	0.86	0.58	2.15	419.27
Ha	12	III	<i>Acr</i>	65	0.01	3.57	1.50	0.93	0.11	0.62	0.60	2.30	97.35
Ha	12	III	<i>Poc</i>	162	0.11	3.19	1.30	1.00	0.08	0.77	0.61	1.81	210.32
Ha	12	III	<i>Por</i>	321	0.01	4.04	1.22	1.01	0.06	0.83	0.72	2.66	393.22
Ha	12	IV	<i>Acr</i>	42	0.24	3.09	1.22	0.77	0.12	0.63	0.66	2.45	51.37
Ha	12	IV	<i>Poc</i>	150	0.15	3.19	1.19	0.86	0.07	0.73	1.05	2.82	177.82
Ha	12	IV	<i>Por</i>	280	0.01	3.99	1.21	1.01	0.06	0.83	0.75	2.61	339.71
Ha	12	V	<i>Acr</i>	46	0.06	3.01	1.19	0.82	0.12	0.69	0.57	2.36	54.59
Ha	12	V	<i>Poc</i>	216	0.11	3.04	1.03	0.61	0.04	0.59	1.11	4.21	222.84
Ha	12	V	<i>Por</i>	244	0.02	4.07	1.42	0.93	0.06	0.66	0.49	2.50	345.52

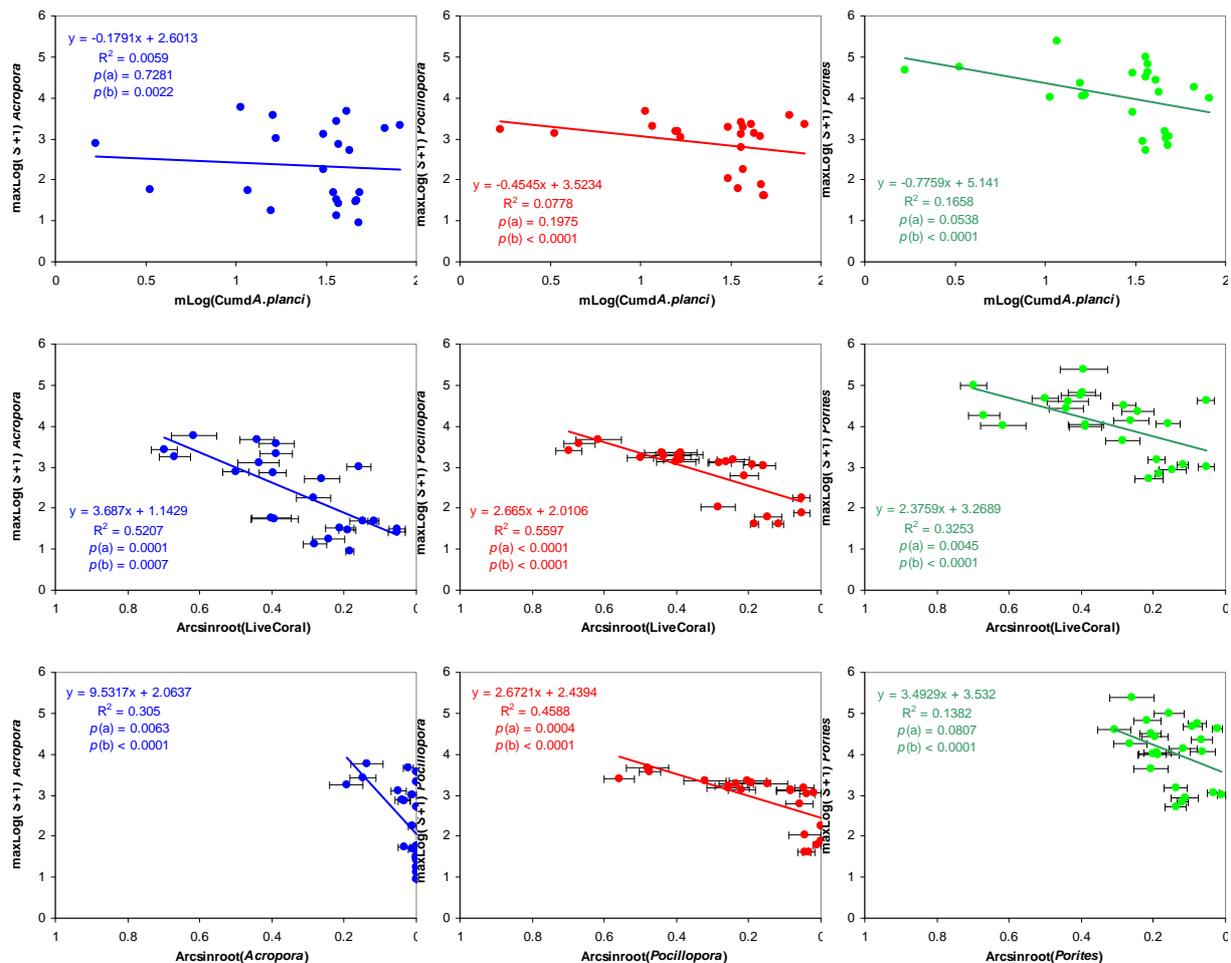


**Figure 46.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [ACR], *Pocillopora* [POC] et *Porites* [POR]) de la station Haapiti (Ha) 12 m sur l'île de Moorea. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées dans le **Tableau 16**. Se reporter au **Tableau A1** et à la **Figure A8** pour les statistiques descriptives et les graphiques de la structure de taille de l'ensemble des stations suivies.

### *Gamme de taille des colonies*

La gamme de taille des colonies indique l'étendue de la fenêtre de taille [ $S_{\min}$  ;  $S_{\max}$ ] observée au sein d'une population, avec  $S$  la surface des colonies en  $\text{cm}^2$ . Sur l'ensemble des échantillonnages, la taille des colonies varie dans l'intervalle  $\log(S+1) \in [0,004 ; 3,77]$  pour *Acropora* ( $S \in [0,009 ; 5\,899,03]$   $\text{cm}^2$ , Haapiti 12 m mars 2008 pour les deux observations),  $\log(S+1) \in [0,036 ; 3,67]$  pour *Pocillopora* ( $S \in [0,087 ; 4\,656,63]$   $\text{cm}^2$ , Vaipahu 12 m mars 2009 et Tiahura 18 m mars et septembre 2008, et Haapiti 12 m mars 2008 respectivement) ; et  $\log(S+1) \in [0,002 ; 5,40]$  pour *Porites* ( $S \in [0,005 ; 248\,734,35]$   $\text{cm}^2$ , Vaipahu 12 m mars 2009, Tiahura 18 m mars 2008 et Haapiti 12 m septembre 2008, et Haapiti 18 m juin 2008 respectivement) (**Tableau 16, Figure 46**). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

Pour les trois taxa considérés, la taille maximale des colonies au sein des populations chute avec le déclin du recouvrement en corail vivant (**Figure 47**). Une relation positive entre la taille maximale des colonies et le recouvrement du même genre est observée avec *Acropora* et *Pocillopora*, mais pas avec *Porites* ( $p > 0,05$ ). La taille maximale des colonies ne montre pas de corrélation avec le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), pour aucun des trois taxa (**Figure 47**).



**Figure 47.** Graphiques illustrant pour les stations de Moorea la relation entre la taille maximale des colonies au sein des populations ( $\max S$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) et la densité moyenne cumulée en *Acanthaster* observée depuis le début de la prolifération ( $\text{CumdA.planci}$ , axe X,  $\log[x+1]$ ), le recouvrement en corail vivant (LiveCoral, axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ) et le recouvrement respectif en *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites* (axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ). La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 23$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (mars 2008, mars 2009 ou mars 2010, ou alors juin 2008 ou juin 2009 selon les stations, cf., **Tableau 14**) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### Taille moyenne des colonies

Sur l'ensemble de ce suivi, la taille moyenne des colonies montre une grande variabilité selon les populations et les pas de temps échantillonnés (**Tableau 17**). Sur l'ensemble des échantillonnages, les colonies d'*Acropora* ont une taille moyenne de  $\log(S+1) = 1,00 (\pm 0,02 \text{ SE})$  ( $S = 104,72 \pm 10,67 \text{ SE cm}^2$ ) et sont significativement plus petites que les colonies de *Pocillopora* (LSD de Fisher,  $p < 0,0001$ ) avec une taille intermédiaire de  $\log(S+1) = 1,15 (\pm 0,01 \text{ SE})$  ( $S = 142,39 \pm 3,81 \text{ SE cm}^2$ ), et que les colonies de *Porites* ( $p < 0,0001$ )

avec une plus grande taille de  $\log(S+1) = 1,30 (\pm 0,01 \text{ SE})$  ( $S = 576,91 \pm 49,45 \text{ cm}^2$ ), les colonies de *Pocillopora* et de *Porites* se distinguant également entre elles ( $p < 0,0001$ ). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

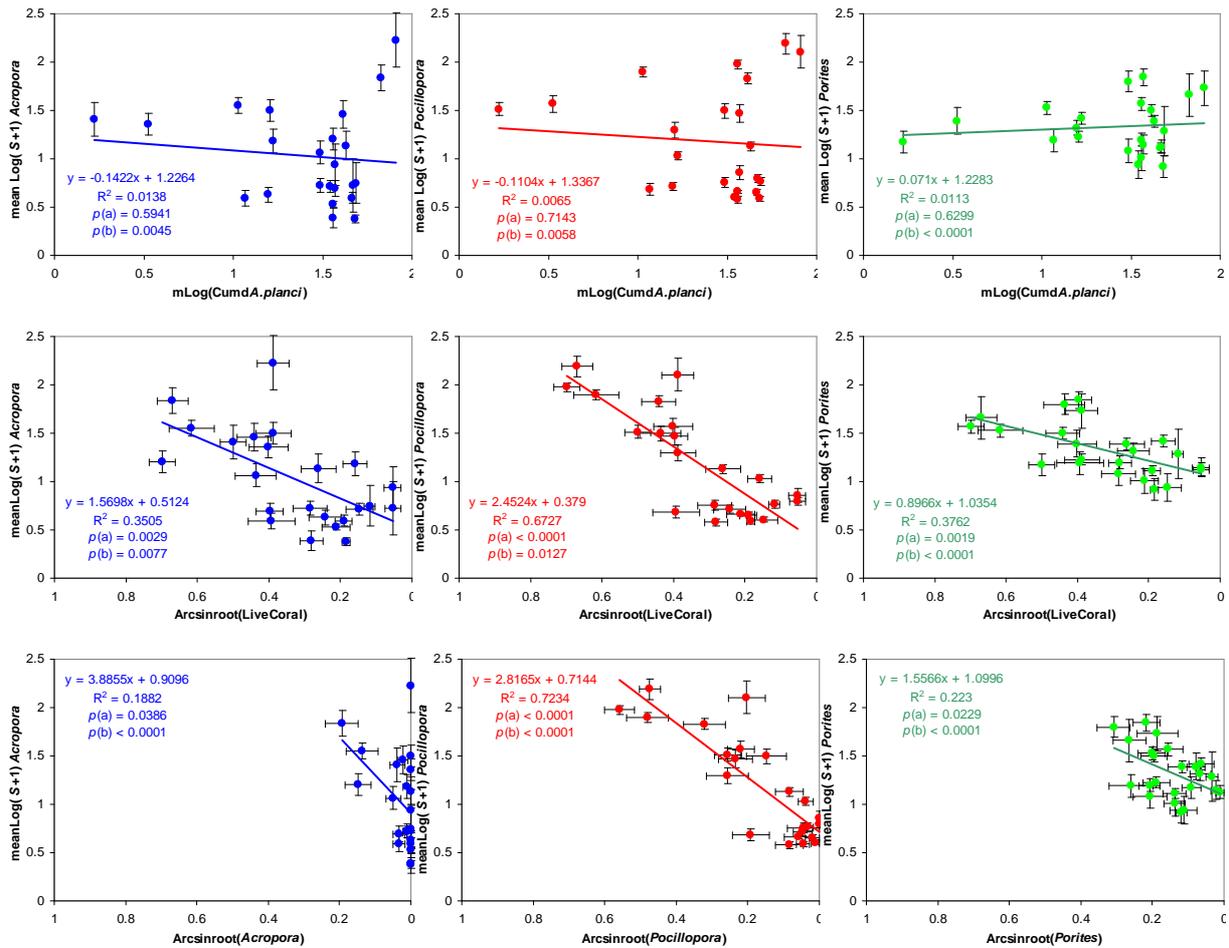
**Tableau 17.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la taille moyenne des colonies sur l'ensemble des stations et pas de temps considérés selon deux facteurs fixes : *Echantillonnage* (SiDeSa) et *Taxa*.

**Tableau ANOVA pour Log(S+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeSa	40	1028.600	25.715	35.910	<.0001	1436.407	1.000
Taxa	2	71.586	35.793	49.984	<.0001	99.967	1.000
SiDeSa * Taxa	80	538.177	6.727	9.394	<.0001	751.547	1.000
Résidu	16787	12021.045	.716				

Au sein des différentes populations échantillonnées, la taille moyenne des colonies varie dans l'intervalle  $\log(S+1) \in [0,38 ; 2,23]$  pour *Acropora* ( $S \in [1,95 ; 479,89] \text{ cm}^2$ , Tiahura 18 m mars 2009 et Vaipahu 6 m juin 2009, respectivement),  $\log(S+1) \in [0,58 ; 2,19]$  pour *Pocillopora* ( $S \in [16,90 ; 584,20] \text{ cm}^2$ , Vaipahu 12 m mars 2009 et Vaipahu 6 m juin 2008, respectivement), et  $\log(S+1) \in [0,77 ; 1,84]$  pour *Porites* ( $S \in [19,80 ; 1\ 864,69] \text{ cm}^2$ , Miri Miri 12 m septembre 2008 et Tiahura 12 m mars 2008, respectivement) (**Tableau 16**, **Figure 46**). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

Les trois taxa considérés montrent une corrélation positive entre la taille moyenne des colonies et le recouvrement en corail vivant total, ainsi qu'avec le recouvrement de leur genre respectif (**Figure 48**). Aucun taxon ne montre de corrélation entre la taille moyenne des colonies et le cumul des densités moyennes en *Acanthaster* (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*).

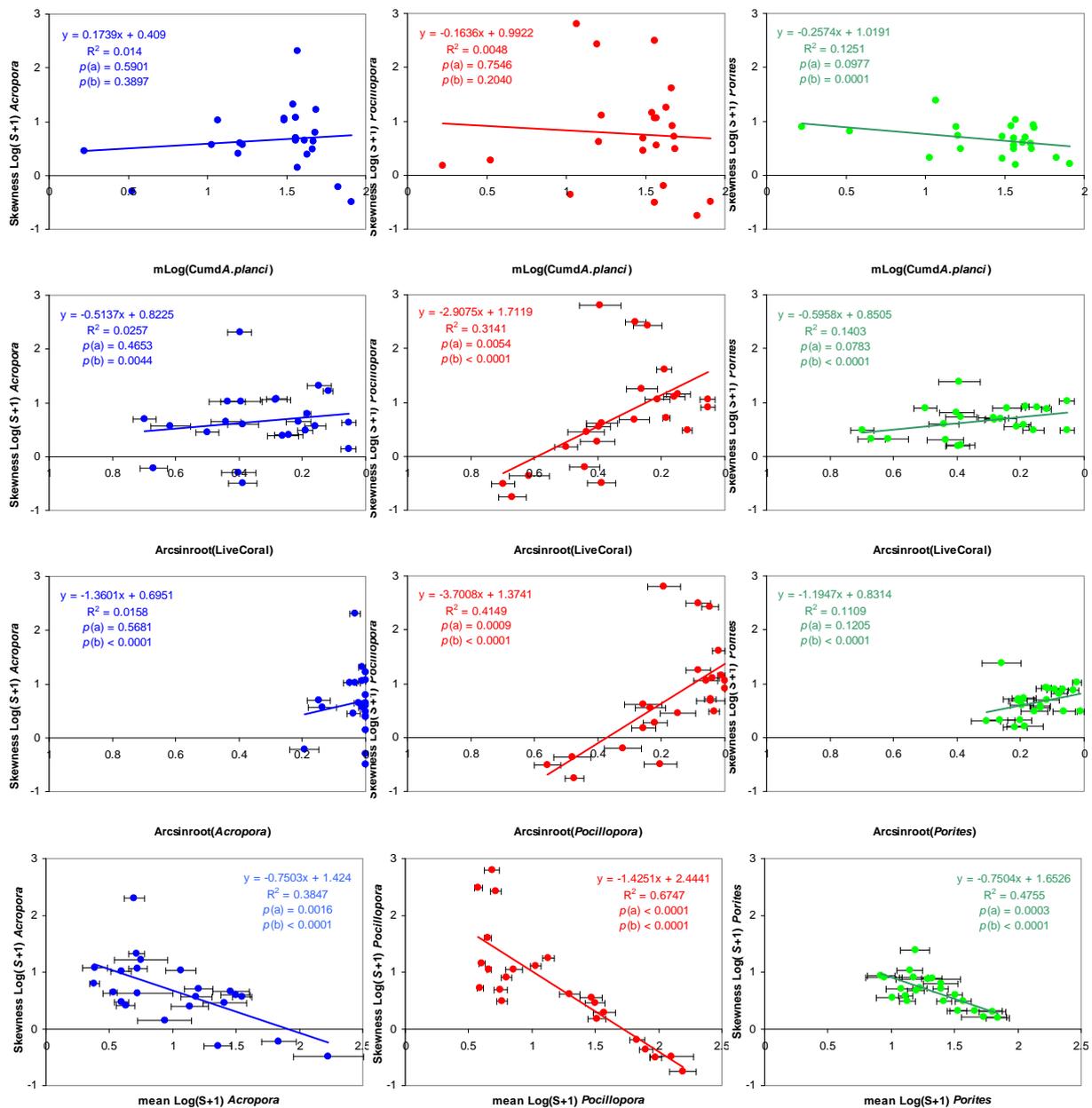


**Figure 48.** Graphiques illustrant pour les stations de Moorea la relation entre la taille moyenne des colonies au sein des populations (meanS, axe Y,  $\log[y+1]$ ) et la densité moyenne cumulée en *Acanthaster* observée depuis le début de la prolifération (Cum dA.planci, axe X,  $\log[x+1]$ ), le recouvrement en corail vivant (LiveCoral, axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ) et le recouvrement respectif en *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites* (axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ). La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 23$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (mars 2008, mars 2009 ou mars 2010, ou alors juin 2008 ou juin 2009 selon les stations, cf., **Tableau 14**) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *Asymétrie de la distribution en taille des colonies*

Le coefficient d'asymétrie de la structure de taille mesure la fréquence des petites *versus* grandes colonies relativement à la taille moyenne au sein des populations. Le coefficient d'asymétrie peut être négatif ou positif, et plus ce coefficient est faible, plus les populations sont dominées par de grandes colonies. Sur l'ensemble des échantillonnages, ce coefficient varie dans l'intervalle [-0,488 ; 2,307] pour *Acropora* (Vaipahu 6 m juin 2009 et Tiahura 12 m mars 2008, respectivement), [-0,758 ; 2,801] pour *Pocillopora* (Vaipahu 6 m juin 2008 et Haapiti 18 m juin 2008, respectivement), et [0,195 ; 1,729] pour *Porites* (Tiahura 12 m mars 2008 et Uturoa 12 m septembre 2008, respectivement) (**Tableau 16, Figure 46**).

Le coefficient d'asymétrie de la structure de taille des populations montre une corrélation négative avec le recouvrement en corail vivant total et avec le recouvrement du genre respectif seulement pour *Pocillopora* (**Figure 49**). Ce coefficient est corrélée négativement avec la taille moyenne des colonies pour les trois taxa, ce qui signifie que plus la taille moyenne des colonies est grande, plus le nombre relatif de grandes colonies est importante au sein des populations.

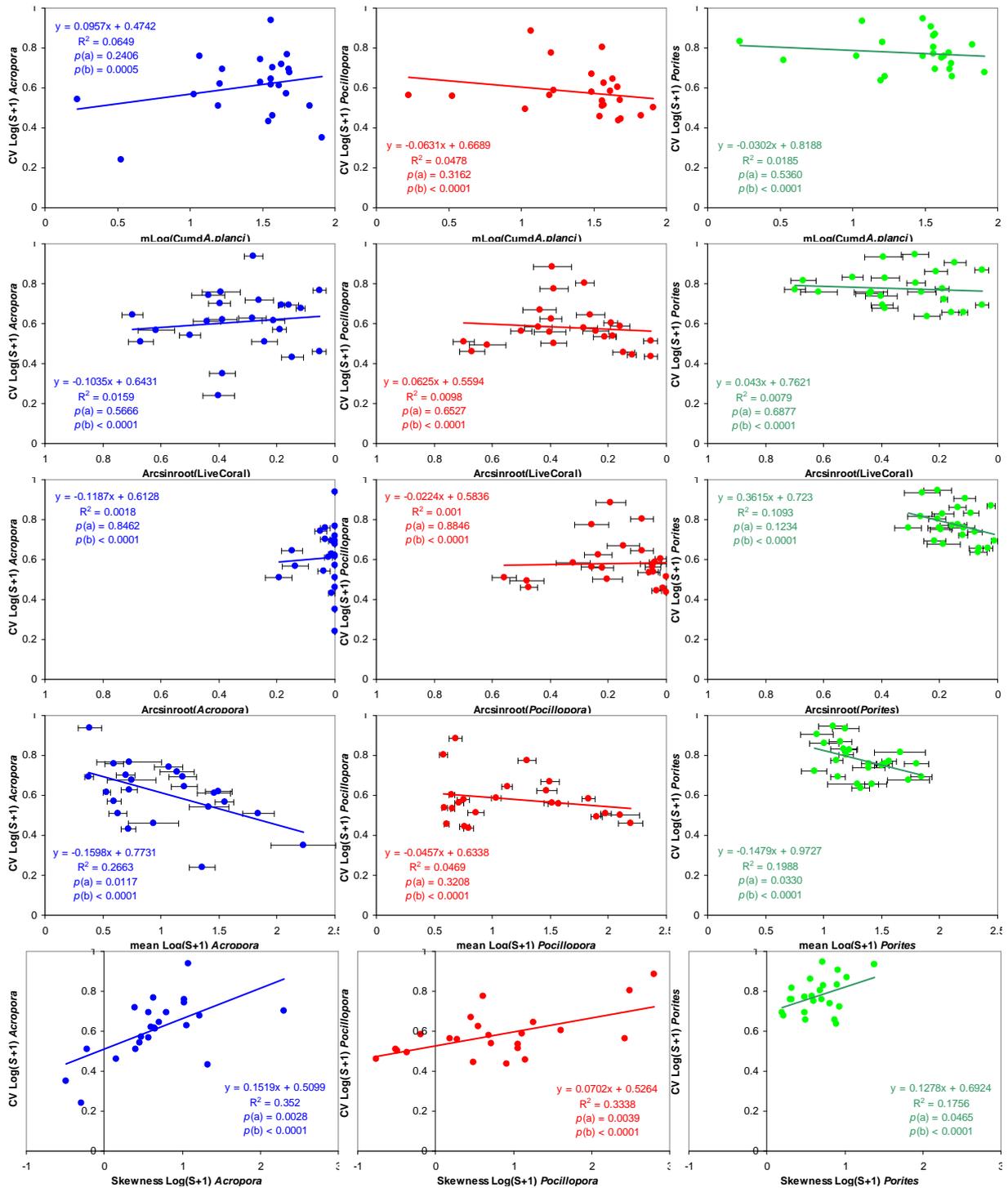


**Figure 49.** Graphiques illustrant pour les stations de Moorea la relation entre le coefficient d'asymétrie de la structure de taille des populations (skewness, axe Y) et la densité moyenne cumulée en *Acanthaster* observée aux différentes stations (CumdA.planci, axe X,  $\log[x+1]$ ), le recouvrement en corail vivant (LiveCoral, axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), le recouvrement respectif en *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites* (axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), et la taille moyenne des colonies au sein des populations (meanS, axe X,  $\log[x+1]$ ). La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation R<sup>2</sup> et les significativités p (a coefficient directeur, b ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes (n = 23) représente la valeur issue d'un échantillonnage (mars 2008, mars 2009 ou mars 2010, ou alors juin 2008 ou juin 2009 selon les stations, cf., **Tableau 14**) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *Coefficient de variation de la distribution en taille des colonies*

Le coefficient de variation de la structure de taille mesure la dispersion de la taille des colonies autour de la taille moyenne au sein des populations. Sur l'ensemble du suivi, ce coefficient varie dans l'intervalle [0,242 ; 1,141] pour *Acropora* (Haapiti 6 m juin 2009 et Miri Miri 12 m septembre 2008 respectivement), [0,409 ; 0,886] pour *Pocillopora* (Miri Miri 12 m septembre 2009 et Haapiti 18 m juin 2008 respectivement), et [0,625 ; 1,059] pour *Porites* (Tiahura 18 m juin 2008 et Uturoa 12 m septembre 2008 respectivement) (**Tableau 16, Figure 46**).

Pour les trois taxa étudiés, le coefficient de variation de la taille des colonies ne montre pas de corrélation avec le cumul des densités moyennes en *Acanthaster* (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), avec le recouvrement en corail vivant et avec le recouvrement du genre considéré. En revanche, ce coefficient montre pour *Acropora* et *Porites* une corrélation négative avec la taille moyenne des colonies, et pour les trois taxa une corrélation positive avec l'indice d'asymétrie (**Figure 50**). Cela signifie que plus les populations sont dominées par de grandes colonies (*i.e.*, taille moyenne élevée et asymétrie négative), plus la taille des colonies est homogène avec une faible part relative des plus petites colonies (*i.e.*, coefficient de variation faible).



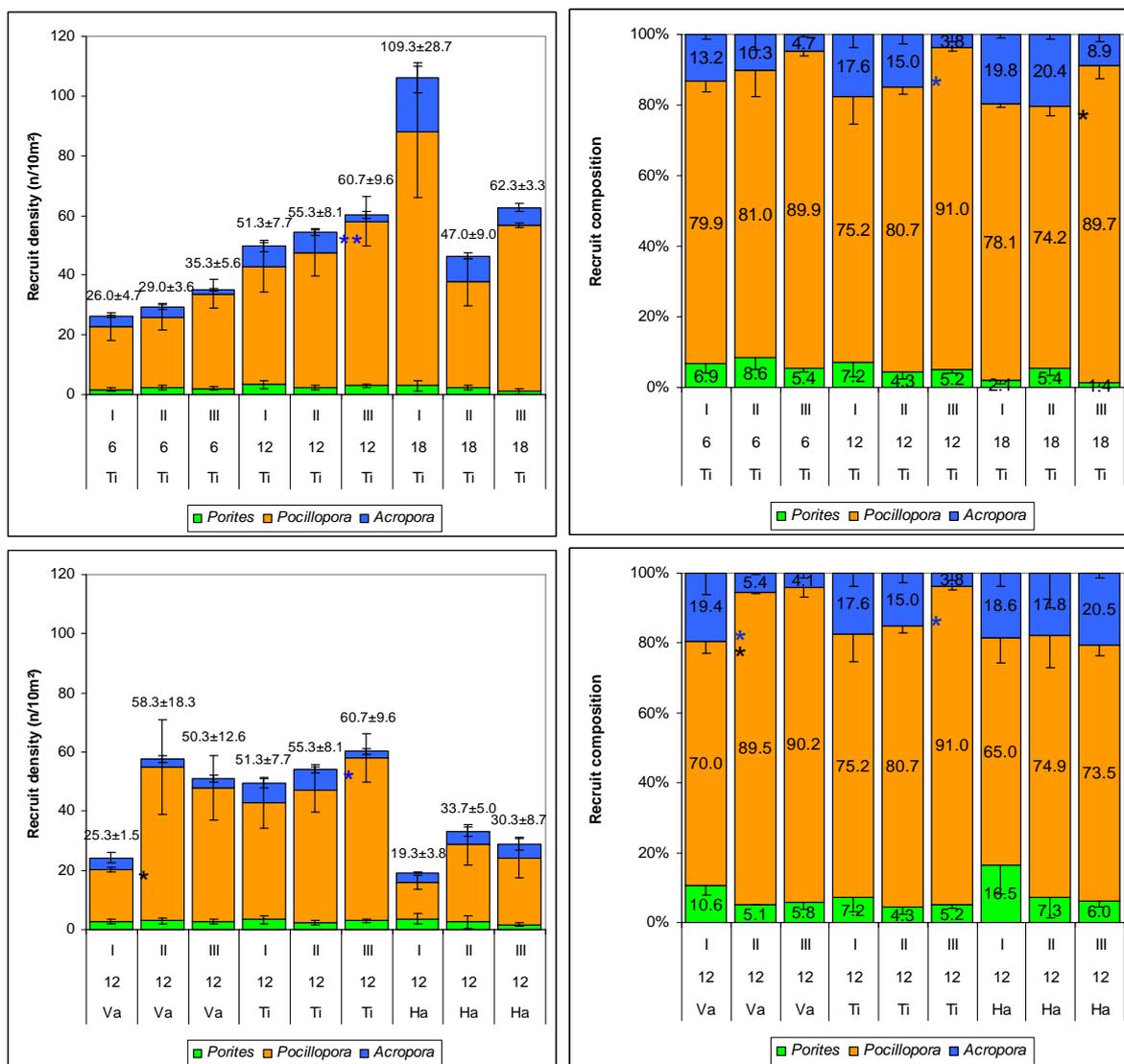
**Figure 50.** Graphiques illustrant la relation entre le coefficient de variation de la structure de taille des populations (CV, axe Y) et la densité moyenne cumulée en *Acanthaster* (*Cumda.planci*, axe X,  $\log[x+1]$ ), le recouvrement en corail vivant (LiveCoral, axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), le recouvrement respectif en *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites* (axe X,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), la taille moyenne des colonies (meanS, axe X,  $\log[x+1]$ ), et le coefficient d'asymétrie de la structure de taille (skewness, axe Y) aux stations de Moorea. La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 23$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage sur un site en une profondeur (cf., **Tableau 14**). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### III.3.b. Taux de recrutement

Le recrutement corallien montre une grande variabilité spatio-temporelle et taxinomique durant la période d'étude (se reporter respectivement à l'effet des facteurs *Station*, *Période* et *Taxa*, ainsi que leurs interactions aux **Tableaux 18** et **22**). Etant donné le nombre inégal des observations sur les différentes stations suivies (*cf.*, **Tableau 14**) et afin de faciliter l'étude de la réponse du recrutement corallien face aux deux perturbations qui ont affecté les récifs, les données de recrutement sont explorées en deux temps, avec d'une part la variabilité du recrutement uniquement durant la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009 sur l'ensemble des stations suivies semestriellement, et échantillonnage de juin 2008 à juin 2009 sur les stations suivies sur une année), et d'autre part en tenant compte du passage du cyclone tropical *Oli* (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010 sur les stations suivies sur 2 années complètes).

#### *Le recrutement en période de prolifération d'Acanthaster*

Sur la période de prolifération des *Acanthaster* (mars 2008 - septembre 2009), le taux de recrutement des coraux montre une grande variabilité dans l'espace et selon les taxa considérés (voir respectivement l'effet des facteurs *Station* et *Taxa*, ainsi que leur interaction dans le **Tableau 18**). Dès la première période d'observation (mars-septembre 2008), le taux de recrutement des trois taxa confondus (*Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*) varie spatialement des minima de 19,3 ( $\pm 3,8$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> à Haapiti 12 m, 25,3 ( $\pm 1,5$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> à Vaipahu 12 m et 26,0 ( $\pm 4,7$  SE) col.10m<sup>-2</sup> à Tiahura 6 m, aux maxima de 51,3 ( $\pm 7,7$  col.10 m<sup>-2</sup> à Tiahura 12 m, 55,0 ( $\pm 12,1$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> à Miri Miri 12 m, et un maximum de 109,3 ( $\pm 28,7$  ES) col.10 m<sup>-2</sup> observé à Tiahura 18 m (**Figure 51**).



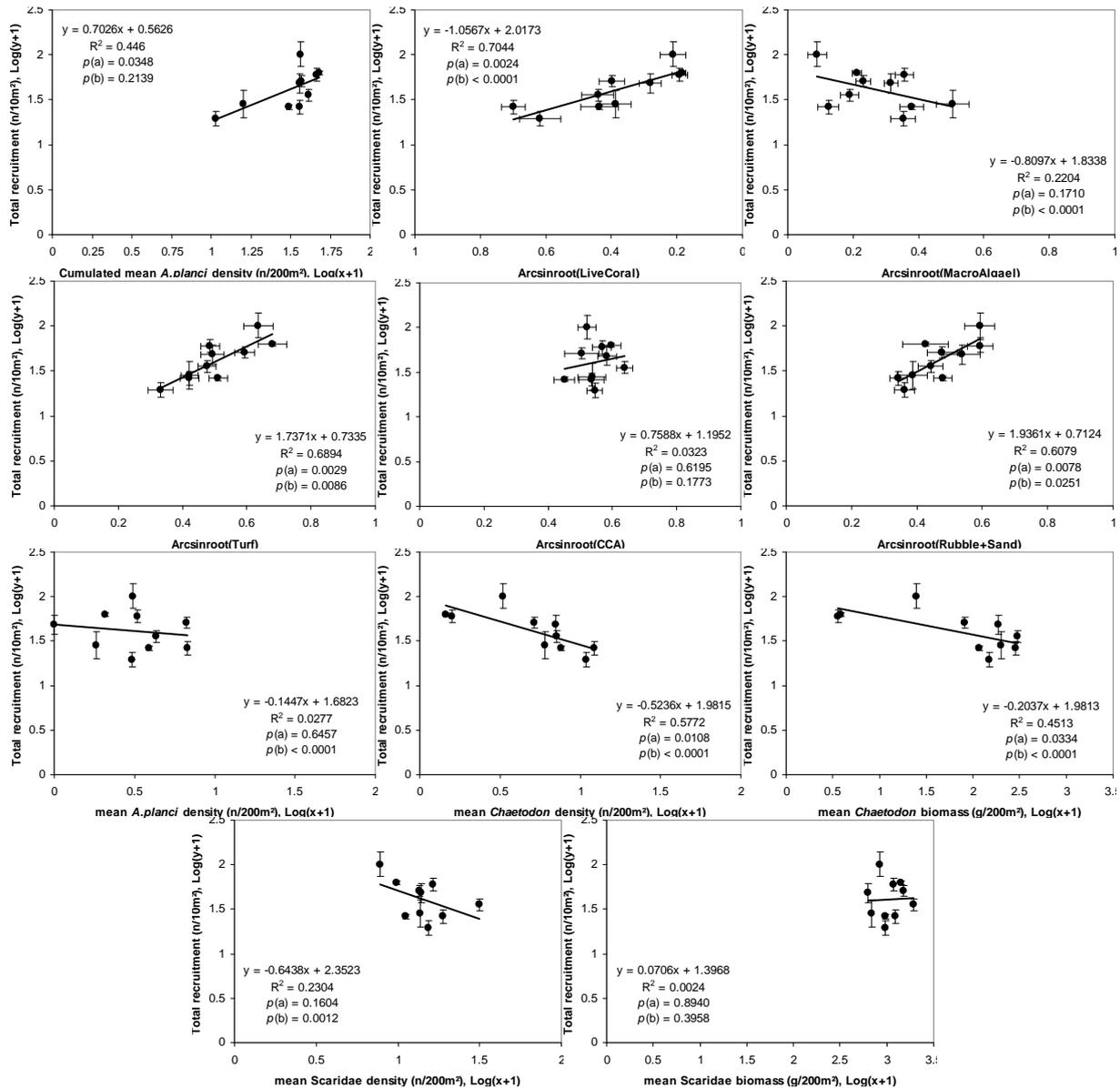
**Figure 51.** Graphiques illustrant la dynamique en densité (graphes de gauche, moyenne  $\pm$  SE) et en composition relative (graphes de droite, moyenne  $\pm$  SE) du recrutement corallien pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars-septembre 2008, II septembre 2008 - mars 2009, III mars-septembre 2009 (cf., **Tableau 14**). Les chiffres au-dessus des histogrammes (graphes de densité) indiquent les densités (moyennes  $\pm$  SE) sur l'ensemble des 3 taxa. Les chiffres sur les histogrammes (graphes de composition relative) indiquent la contribution relative des trois taxa étudiés au recrutement. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque taxon pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Se reporter à la **Figure A9** pour les graphes des stations de l'île de Raiatea.

**Tableau 18.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des recrues de coraux pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) selon trois facteurs fixes : *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	6	3,089	,515	9,836	<,0001	59,014	1,000
Period	2	,082	,041	,785	,4581	1,570	,176
Taxa	2	37,871	18,936	361,736	<,0001	723,473	1,000
Station * Period	12	,618	,052	,984	,4668	11,812	,550
Station * Taxa	12	4,998	,417	7,957	<,0001	95,487	1,000
Period * Taxa	4	,767	,192	3,662	,0072	14,646	,878
Station * Period * Taxa	24	1,050	,044	,836	,6865	20,059	,665
Résidu	141	7,381	,052				

Au fil du temps, le recrutement corallien montre sur l'ensemble des stations une tendance positive souvent non significative entre deux échantillonnages successifs, à l'exception de Tiahura 18 m où la tendance est à la baisse (**Figure 51**). A l'échelle des stations de Moorea, cet essor du recrutement corallien montre une corrélation positive avec la densité cumulée des *Acanthaster* observés depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), et une corrélation négative avec le recouvrement en corail vivant (**Figure 52**). De même, le recrutement est positivement corrélé à la couverture en turf algal et en sables et débris, corrélé négativement avec la densité et la biomasse en *Chaetodon* corallivore, et ne montre pas de corrélation significative avec le recouvrement en macro-algue et en algue calcaire encroûtante, ou encore avec la densité du corallivore *Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*), ni avec la densité et la biomasse en Scaridae herbivore.



**Figure 52.** Graphiques illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (mars 2008 à septembre 2009) sur Moorea, la relation entre la densité des nouvelles recrues coralliennes pour les 3 taxa confondus (*Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*; axe Y, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[y+1]$ ) et différents facteurs intrin- et extrinsèques (axe X): densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (Cumulated *A. planci* density, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail (LiveCoral, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ) et en sables et débris (Rubble+Sand, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que densité en *Acanthaster* (*A. planci* density, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*Chaetodon* density et biomass respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (Scaridae density et biomass respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  sont indiqués sur les graphes. Chaque point ( $n = 10$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

En termes de composition taxinomique, le recrutement corallien sur l'ensemble de la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) est relativement consistant dans l'espace et dans le temps, et est inégalement réparti selon les taxa (se reporter respectivement l'effet des facteurs *Station*, *Période* et *Taxa*, ainsi que leurs interactions dans le **Tableau 19**). Ce recrutement est largement dominé par le genre *Pocillopora* (LSD de Fisher,  $p < 0,0001$  contre *Acropora* et *Porites*) avec 79,9 ( $\pm 1,3$  SE) % des nouvelles recrues observées aux échantillonnages semestriels (**Figure 51**), contre 10,6 ( $\pm 1,0$  SE) % et 9,4 ( $\pm 1,1$  SE) % des nouvelles recrues respectivement pour les genres *Acropora* et *Porites* qui ne se distinguent pas significativement (LSD de Fisher,  $p = 0,1256$ ). Pour chacun de ces trois taxa, le taux de recrutement sur l'ensemble de cette période est variable selon les stations échantillonnées (**Tableau 20**), avec des gammes de densité allant de 2,0 ( $\pm 0,3$  SE) à 10,9 ( $\pm 2,2$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> pour *Acropora* (Uturoa 12 m et Tiahura 18 m respectivement), de 20,3 ( $\pm 3,5$  SE) à 65,4 ( $\pm 10,1$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> pour *Pocillopora* (Haapiti 12 m et Miri Miri 12 m respectivement), et de 2,0 ( $\pm 0,4$  SE) à 16,1 ( $\pm 2,1$  SE) col.10 m<sup>-2</sup> pour *Porites* (Tiahura 6 m et Miri Miri 12 m respectivement) (**Figure 51**).

**Tableau 19.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la contribution relative des taxa au recrutement corallien pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) selon trois facteurs fixes : *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, données transformées en arcsin(x).

**Tableau ANOVA pour AR(%TotalnR)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	6	,005	,001	,073	,9985	,436	,067
Period	2	,006	,003	,258	,7730	,516	,089
Taxa	2	28,679	14,339	1227,555	<,0001	2455,110	1,000
Station * Period	12	,014	,001	,101	>,9999	1,209	,082
Station * Taxa	12	1,227	,102	8,754	<,0001	105,052	1,000
Period * Taxa	4	,433	,108	9,259	<,0001	37,038	1,000
Station * Period * Taxa	24	,505	,021	1,803	,0198	43,266	,979
Résidu	126	1,472	,012				

**Tableau 20.** Résultats d'ANOVAs pour la variabilité spatiale de la densité des recrues de chaque taxon (dans l'ordre *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*) sur l'ensemble de la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009 poolés) pour les stations échantillonnées semestriellement selon le facteur fixe *Station* (SiDeTa), données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	2.329	.388	6.659	<.0001	39.955	.999
Résidu	71	4.139	.058				

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	1.702	.284	7.452	<.0001	44.711	1.000
Résidu	56	2.132	.038				

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	4.137	.690	10.368	<.0001	62.211	1.000
Résidu	56	3.724	.067				

Avec 71,1 ( $\pm$  3,8 SE) à 83,6 ( $\pm$  2,8 SE) % des nouvelles recrues recensées sur l'ensemble de cette période (Haapiti 12 m et Tiahura 6 m respectivement), *Pocillopora* ne montre pas de variabilité spatiale significative dans sa contribution relative au recrutement corallien entre les différentes stations (**Tableau 21**). A l'inverse, la contribution d'*Acropora* varie significativement entre 3,5 ( $\pm$  0,7 SE) et 19,0 ( $\pm$  3,1 SE) % des recrues échantillonnées (Miri Miri 12 m et Haapiti 12 m respectivement), et celle de *Porites* entre 3,0 ( $\pm$  1,0 SE) et 20,6 ( $\pm$  3,0 SE) % des recrues (Tiahura 18 m et Miri Miri 12 m respectivement) (**Figure 51**).

**Tableau 21.** Résultats d'ANOVAs pour la variabilité spatiale de la contribution relative de chaque taxon au recrutement corallien (dans l'ordre *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*) sur l'ensemble de la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009 poolés) pour les stations échantillonnées semestriellement selon le facteur fixe *Station* (SiDeTa), données transformées en arcsin(x).

**Tableau ANOVA pour AR(%TotalnR)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	.502	.084	7.134	<.0001	42.807	1.000
Résidu	56	.657	.012				

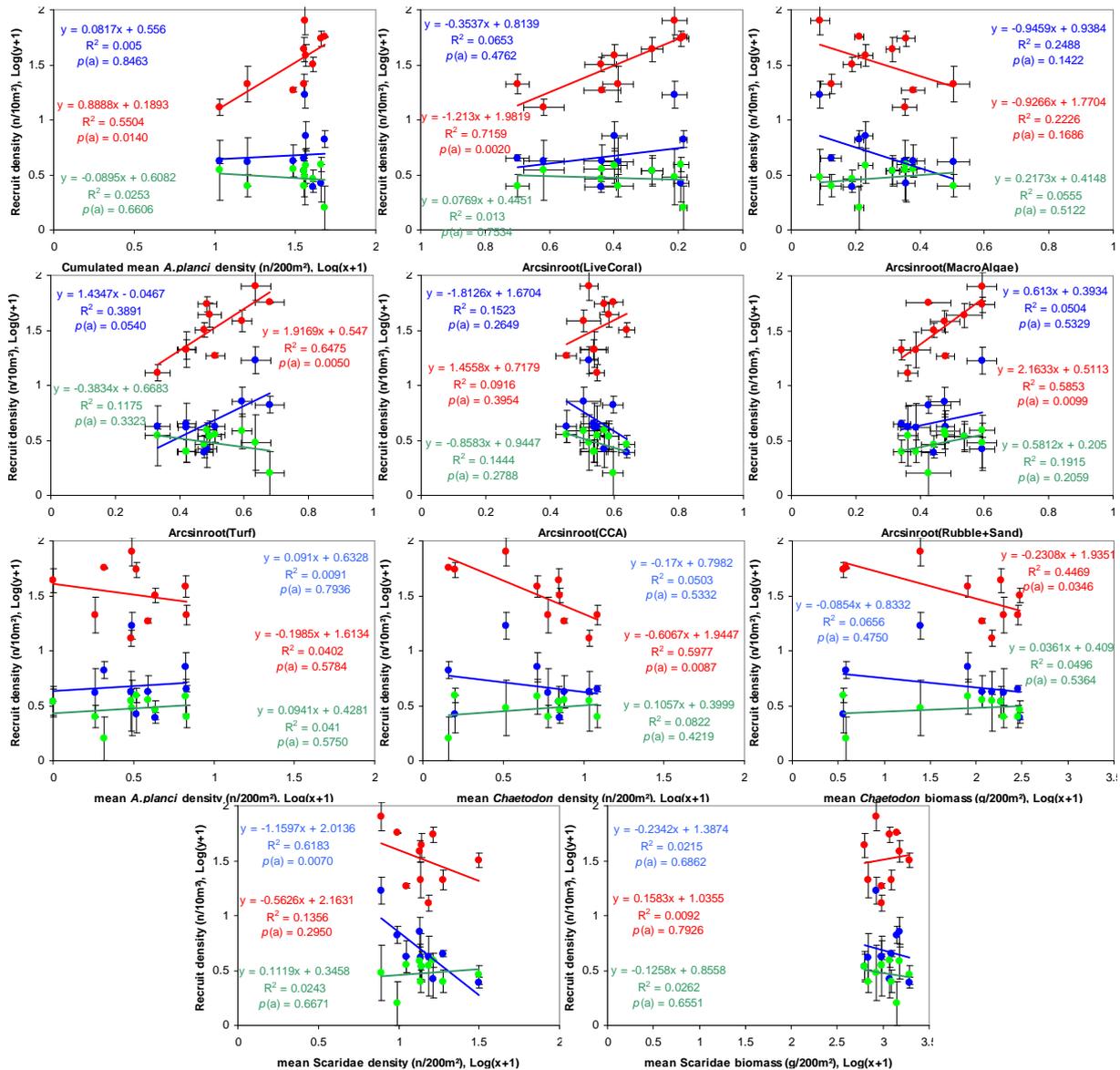
**Tableau ANOVA pour AR(%TotalnR)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	.185	.031	2.016	.0786	12.097	.684
Résidu	56	.858	.015				

**Tableau ANOVA pour AR(%TotalnR)**

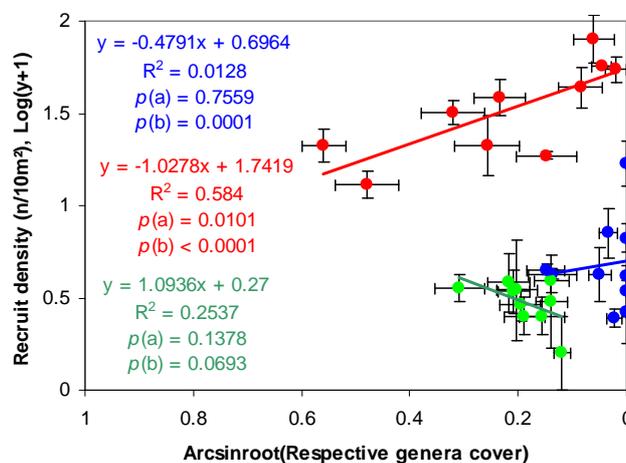
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDeTa	6	.545	.091	5.557	.0001	33.344	.996
Résidu	56	.915	.016				

Les différents taxa de coraux ne montrent pas des réponses analogues face à la prolifération des *Acanthaster* sur Moorea. Un essor du recrutement avec la densité cumulée des *Acanthaster* (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*) et avec le déclin du recouvrement corallien n'est observé que pour le taxon présentant le plus fort taux de recrutement, *Pocillopora* (**Figure 53**). De même, seul le recrutement en *Pocillopora* montre une corrélation positive avec la couverture en turf algal et en sable et débris, et une corrélation négative avec la densité et la biomasse en *Chaetodon* corallivore. En revanche, le recrutement du genre *Acropora* montre une corrélation négative avec la densité en Scaridae herbivore (**Figure 53**).



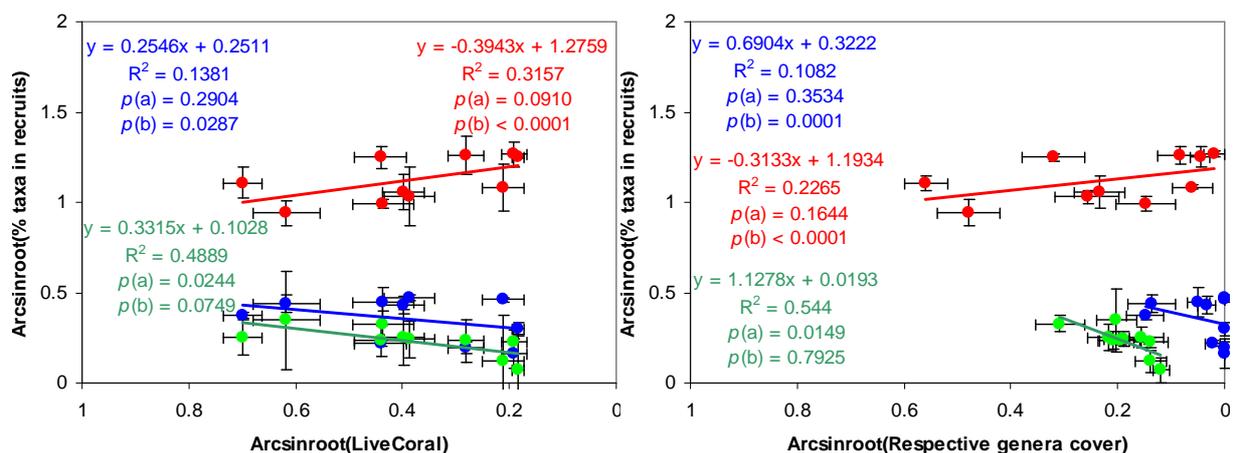
**Figure 53.** Graphiques illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (mars 2008 à septembre 2009) sur Moorea, la relation entre la densité des nouvelles recrues coralliennes par taxa (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert] ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[y+1]$ ) et différents facteurs intrin- et extrinsèques (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (Cumulated *A.planci* density, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail (LiveCoral, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ) et en sables et débris (Rubble+Sand, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que densité en *Acanthaster* (*A.planci* density, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*Chaetodon* density et biomass respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (Scaridae density et biomass respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  sont indiqués sur les graphes. Chaque point ( $n = 10$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

La **Figure 54** illustre la relation entre la densité des recrues des différents taxa coralliens et le recouvrement résident en genres respectifs. Cette représentation permet d'évaluer si l'abondance des recrues sur un site est liée à la taille des populations résidentes, et étant donnée la relative faible capacité natatoire des larves de coraux (Connolly & Baird 2010 ; Cetina-Heredia & Connolly sous presse), cette relation peut dans une certaine mesure refléter la part de l'auto- *versus* allo-recrutement. Les ordonnées à l'origine ( $b$ ) de ces régressions sont pour chaque taxon des estimateurs de l'apport externe de recrues en l'absence de recouvrement résident (recouvrement résident [axe X] = 0 %). Chez *Pocillopora*, le recrutement est inversement proportionnel au recouvrement résident et est maximal en l'absence de recouvrement par ce genre (ce qui suggère un allo-recrutement dominant) avec  $54,2 \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  ( $\log[y+1] = 1,742 \pm 0,087 \text{ SE}$ ,  $p[b] < 0,0001$ ) (**Figure 54**). *Acropora* montre une dissociation entre le recrutement et le recouvrement du même genre, avec un taux supposé d'allo-recrutement intermédiaire de  $4.0 \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  ( $\log[y+1] = 0,696 \pm 0,100 \text{ SE}$ ,  $p[b] < 0,0001$ ). Pour *Porites*, une relation positive non significative ( $p[a] = 0,1378$ ) est observée entre la densité des recrues et le recouvrement résident, et le taux supposé d'allo-recrutement est minimal avec  $0,9 \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  ( $\log[y+1] = 0,270 \pm 0,129 \text{ SE}$ ) et ne se distingue pas significativement d'une valeur de zéro ( $p[b] = 0,0693$ ).



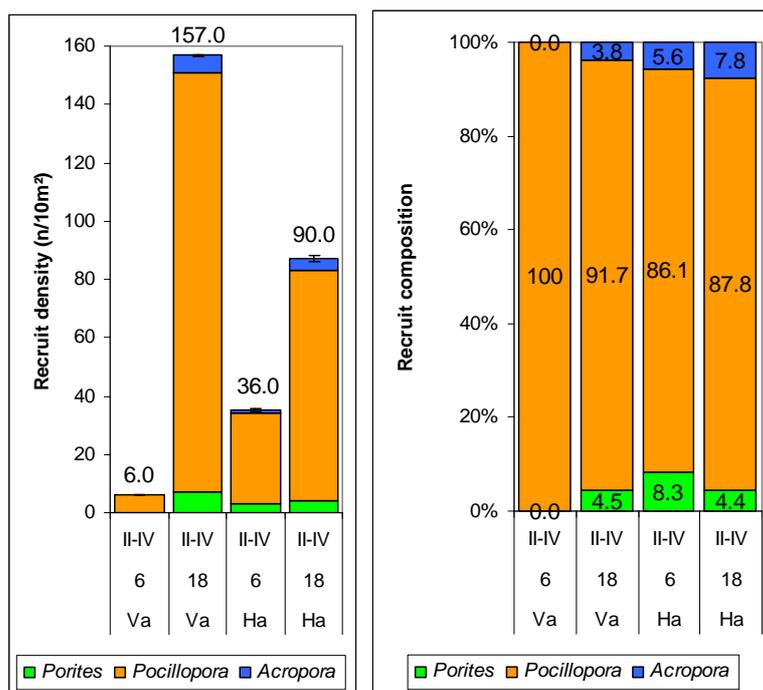
**Figure 54.** Graphique illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) sur l'île de Moorea, la corrélation entre la densité des recrues coralliennes par taxa (axe Y, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert] ; moyenne  $\pm$  SE,  $\log[y+1]$ ) et le recouvrement en genre respectif (moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ). La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur le graphe ( $n = 10$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m, ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

Les différences de susceptibilité des trois taxa considérés en termes de recrutement face aux conditions intrin- et extrinsèques (**Figures 53 et 54**) résultent en une chute de la contribution relative de *Porites* au recrutement avec le déclin du recouvrement corallien, tandis que la part du recrutement en *Acropora* et *Pocillopora* reste relativement stable (**Figure 55**). Encore une fois, l'investigation de la corrélation entre la contribution relative des taxa au recrutement et le recouvrement des genres respectifs permet de prédire la composition taxinomique du recrutement en fonction du recouvrement générique (**Figure 55**). D'après les ordonnées à l'origine ( $b$ ) de ces régressions, la contribution de *Porites* au recrutement corallien en l'absence de recouvrement résident par ce genre est de 0,04 % ( $\arcsin\sqrt{y} = 0,02$ ) et ne se distingue pas significativement de zéro ( $p[b] = 0,7925$ ), tandis qu'elle est de 10,03 % pour *Acropora* ( $\arcsin\sqrt{y} = 0,32$  ;  $p[b] < 0,0001$ ) et de 86,42 % pour *Pocillopora* ( $\arcsin\sqrt{y} = 1,19$  ;  $p[b] < 0,0001$ ).



**Figure 55.** Graphiques illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) sur l'île de Moorea, la corrélation entre la composition relative des recrues coralliennes par taxa (axe Y, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert] ; moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{y}$ ) et dans l'ordre le recouvrement corallien et en genre respectif (axe X, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ). La formule des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 10$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m, ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

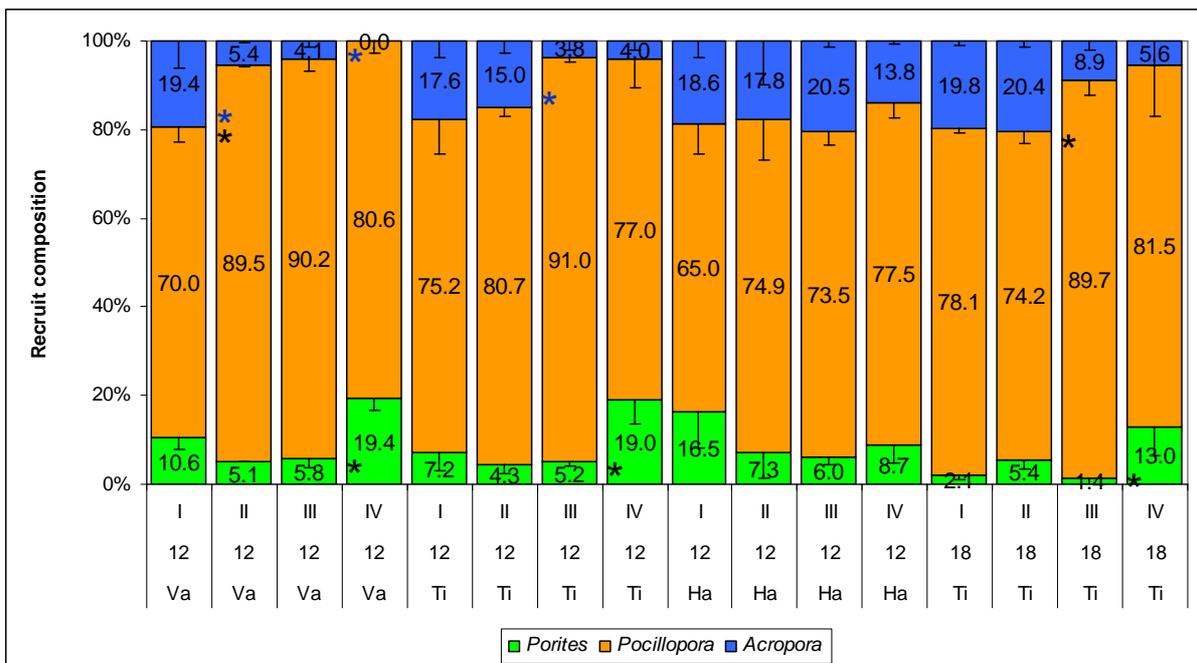
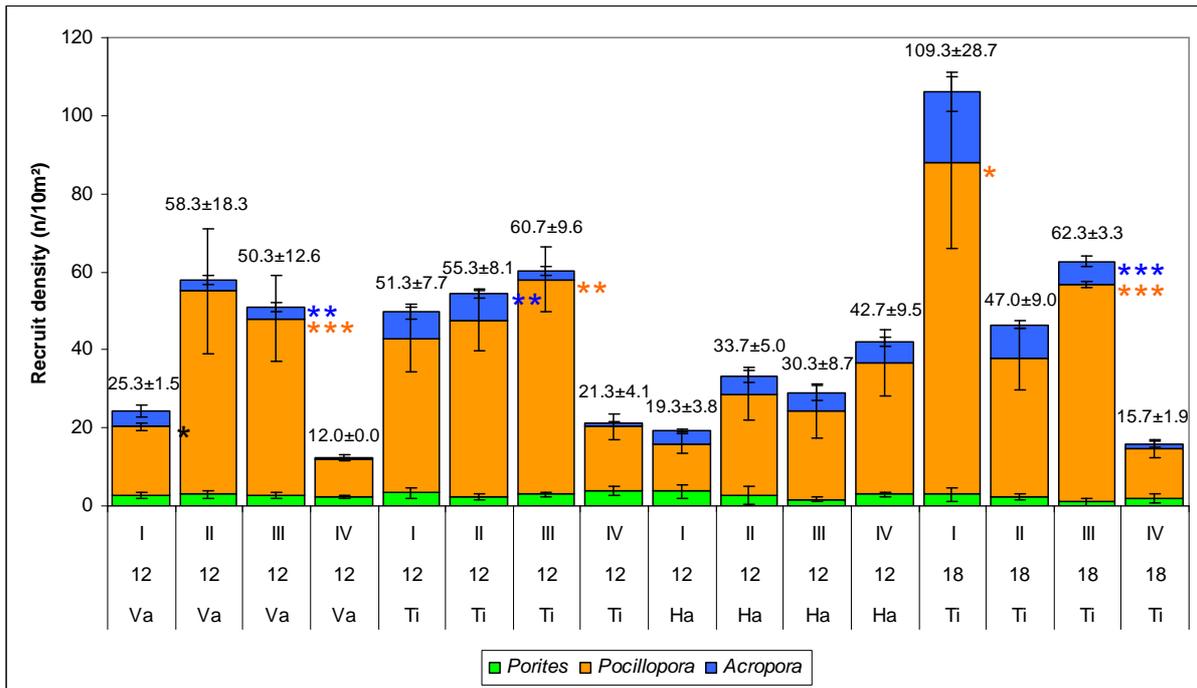
Sur les stations suivies sur une année entre juin 2008 et juin 2009, le recrutement suit une dynamique relativement analogue aux échantillonnages semestriels, avec une variabilité spatiale selon les sites et les profondeurs et un recrutement amplement dominé par le genre *Pocillopora* (**Figure 56**).



**Figure 56.** Graphiques illustrant la dynamique en densité et en composition relative du recrutement corallien (moyenne  $\pm$  SE) pour les stations suivies sur une année sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnage de juin 2008 à juin 2009) sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va] et Haapiti [Ha]). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, II-IV juin 2008 - juin 2009 (cf., **Tableau 14**). Les chiffres au-dessus des histogrammes (graphe de densité) indiquent les densités sur l'ensemble des 3 taxa. Les chiffres sur les histogrammes (graphe de composition relative) indiquent la contribution relative des trois taxa étudiés au recrutement.

### *Le recrutement en période cyclonique*

Le passage du cyclone *Oli* au large de Moorea en février 2010 induit une variabilité additionnelle à la dynamique du recrutement corallien (**Tableau 22**), avec un déclin significatif de la densité des recrues sur l'ensemble des stations échantillonnées sur la côte Nord de Moorea (LSD de Fisher entre les échantillonnages pré- et post-cyclone, Vaipahu 12 m  $p < 0,0001$ , Tiahura 12 m  $p = 0,0005$  et 18 m  $p < 0,0001$ ) mais pas sur la côte Ouest où la tendance reste positive (Haapiti 12 m  $p = 0,1709$ ) (**Figure 57**).



**Figure 57.** Graphiques illustrant la dynamique en densité et en composition relative du recrutement corallien (moyenne  $\pm$  SE) pour les stations échantillonnées semestriellement sur deux années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars-septembre 2008, II septembre 2008 - mars 2009, III mars-septembre 2009, IV septembre 2009 - mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Les chiffres au-dessus des histogrammes (graphe de densité) indiquent les densités (moyennes  $\pm$  SE) sur l'ensemble des 3 taxa. Les chiffres sur les histogrammes (graphe de composition relative) indiquent la contribution relative des trois taxa étudiés au recrutement. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque taxon pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire.

**Tableau 22.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des recrues de coraux pour les stations échantillonnées semestriellement sur 2 années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) selon trois facteurs fixes : *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

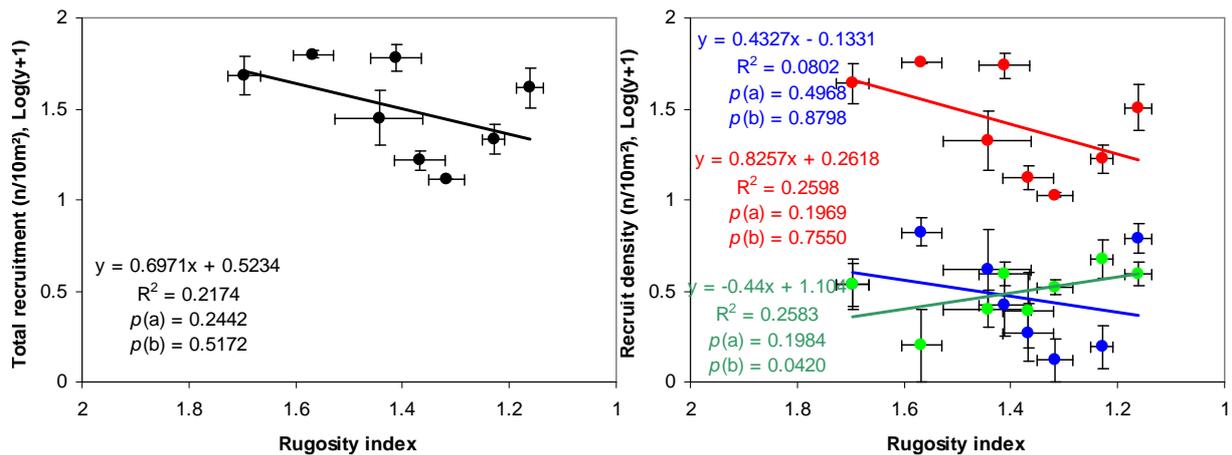
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	3	,448	,149	2,676	,0506	8,027	,634
Period	3	1,554	,518	9,278	<,0001	27,834	,998
Taxa	2	27,020	13,510	242,007	<,0001	484,015	1,000
Station * Period	9	2,079	,231	4,138	,0001	37,238	,997
Station * Taxa	6	1,362	,227	4,065	,0010	24,392	,975
Period * Taxa	6	1,646	,274	4,916	,0002	29,493	,993
Station * Period * Taxa	18	1,197	,066	1,191	,2808	21,434	,768
Résidu	112	6,252	,056				

De même, les différents taxa ne montrent pas une susceptibilité analogue à cette perturbation (**Tableau 23**) qui affecte le recrutement d'*Acropora* et de *Pocillopora* mais non de *Porites*, et résulte en une augmentation significative de la contribution des *Porites* au recrutement corallien sur la côte Nord de Moorea (**Figure 57**). La densité et la composition relative du recrutement corallien ne montrent pas de corrélation significative avec l'indice de rugosité du substrat (**Figures 58 et 59**).

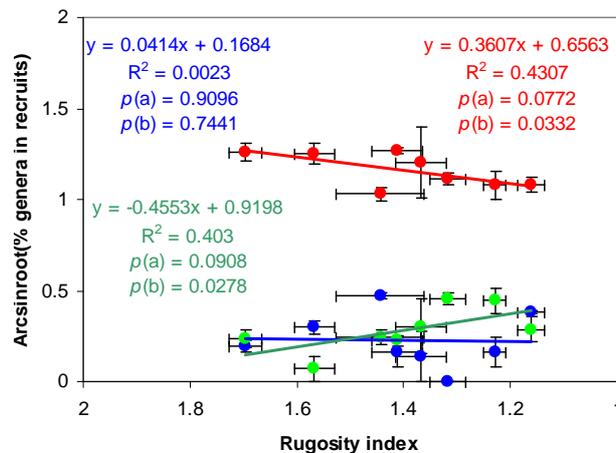
**Tableau 23.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la contribution relative des taxa au recrutement corallien pour les stations échantillonnées semestriellement sur 2 années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) selon trois facteurs fixes : *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, données transformées en  $\arcsin(x)$ .

**Tableau ANOVA pour AR(%TotalnR)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	3	,007	,002	,144	,9334	,432	,075
Period	3	,009	,003	,191	,9025	,572	,084
Taxa	2	21,849	10,925	677,624	<,0001	1355,247	1,000
Station * Period	9	,024	,003	,167	,9968	1,505	,099
Station * Taxa	6	,498	,083	5,147	,0001	30,882	,995
Period * Taxa	6	,930	,155	9,616	<,0001	57,696	1,000
Station * Period * Taxa	18	,445	,025	1,533	,0951	27,602	,883
Résidu	96	1,548	,016				



**Figure 58.** Graphiques illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur 2 années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) sur l'île de Moorea, la corrélation entre la densité du recrutement corallien des 3 taxa confondus (courbe noire) et par taxa (courbe de couleur, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) (axe Y, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[y+1]$ ) et l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 8$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



**Figure 59.** Graphique illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur 2 années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) sur l'île de Moorea, la corrélation entre la composition relative des recrues coralliennes par taxa (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) (axe Y, moyenne  $\pm$  SE, arcsin $\sqrt{y}$ ) et l'indice de rugosité du substrat (axe X, moyenne  $\pm$  SE). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur le graphe ( $n = 8$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour l'indice de rugosité, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### La taille des nouvelles recrues

Sur l'ensemble des nouvelles recrues recensées lors des échantillonnages semestriels au cours de cette étude de la dynamique des populations de coraux, les recrues *Acropora* présentent la plus petite taille moyenne (**Tableau 24**) avec  $\log(S+1) = 0,51 (\pm 0,02 \text{ SE})$  ( $S = 3,79 \pm 0,27 \text{ SE cm}^2$ ,  $n = 392$ ), significativement plus petites que les recrues *Pocillopora* de  $\log(S+1) = 0,58 (\pm 0,01 \text{ SE})$  ( $S = 3,92 \pm 0,08 \text{ SE cm}^2$ ,  $n = 2\ 834$ , LSD de Fisher  $p < 0,0001$ ) et *Porites* de  $\log(S+1) = 0,57 (\pm 0,02 \text{ SE})$  ( $S = 4,72 \pm 0,35 \text{ SE cm}^2$ ,  $n = 338$ ,  $p = 0,0149$ ) qui ne se distinguent pas significativement ( $p = 0,4086$ ). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

**Tableau 24.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la taille des recrues de coraux sur l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement à Moorea et à Raiatea selon le facteur fixe *Taxa*, données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(S+1)(recruits)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Taxa	2	1,695	,847	9,045	,0001	18,090	,985
Résidu	3561	333,634	,094				

### III.3.c. Dynamique de transition

Durant la période d'étude, les colonies coralliennes montrent des probabilités de croissance, de mortalité partielle et de mortalité variables dans l'espace, le temps et selon les différents taxa (se reporter respectivement à l'effet des facteurs *Station*, *Période* et *Taxa*, ainsi que leurs interactions aux **Tableaux 25, 26** et **27**, se reporter également aux **Tableaux 28, 29** et **30**, ainsi que **Figure 60**). Les paragraphes qui suivent décrivent dans quelle mesure cette dynamique de transition est affectée par différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit.

**Tableau 25.** Résultats d'ANCOVAs pour la variabilité de la dynamique de transition des colonies (dans l'ordre probabilités de croissance [G], de mortalité partielle [PM] et de mortalité [D]) pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) selon trois facteurs fixes : *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, ainsi que la covariable  $\log(S_{i+1})$  avec  $S_i$  surface initiale des colonies en  $\text{cm}^2$ , données transformées en  $\logit(x)$ .

**Tableau ANOVA pour Logit(m%G/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	6	3,732	,622	,812	,5601	4,875	,321
Period	2	22,907	11,453	14,960	<.0001	29,921	1,000
Taxa	2	19,955	9,977	13,033	<.0001	26,065	,999
m/10Log(Si+1)	1	8,431	8,431	11,013	,0009	11,013	,932
Station * Period	12	19,958	1,663	2,172	,0109	26,070	,955
Station * Taxa	12	63,581	5,298	6,921	<.0001	83,050	1,000
Station * m/10Log(Si+1)	6	50,325	8,387	10,956	<.0001	65,735	1,000
Period * Taxa	4	4,005	1,001	1,308	,2648	5,231	,403
Period * m/10Log(Si+1)	2	1,445	,723	,944	,3892	1,888	,207
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	18,331	9,166	11,972	<.0001	23,945	,998
Station * Period * Taxa	24	87,155	3,631	4,743	<.0001	113,843	1,000
Station * Period * m/10Log(Si+1)	12	14,534	1,211	1,582	,0900	18,985	,843
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	12	81,406	6,784	8,861	<.0001	106,334	1,000
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	4	6,683	1,671	2,182	,0687	8,729	,642
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	24	59,479	2,478	3,237	<.0001	77,692	1,000
Résidu	1890	1446,926	,766				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%PM/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	6	2,952	,492	,720	,6339	4,317	,285
Period	2	,537	,269	,393	,6752	,786	,112
Taxa	2	73,228	36,614	53,539	<.0001	107,079	1,000
m/10Log(Si+1)	1	145,628	145,628	212,946	<.0001	212,946	1,000
Station * Period	12	10,134	,844	1,235	,2526	14,818	,713
Station * Taxa	12	25,984	2,165	3,166	,0002	37,995	,997
Station * m/10Log(Si+1)	6	4,929	,822	1,201	,3026	7,208	,473
Period * Taxa	4	10,738	2,685	3,926	,0035	15,702	,915
Period * m/10Log(Si+1)	2	,312	,156	,228	,7962	,456	,085
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	,881	,441	,644	,5251	1,289	,154
Station * Period * Taxa	24	16,849	,702	1,027	,4266	24,638	,842
Station * Period * m/10Log(Si+1)	12	6,258	,521	,763	,6898	9,151	,455
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	12	28,028	2,336	3,415	<.0001	40,984	,999
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	4	5,364	1,341	1,961	,0980	7,843	,587
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	24	24,659	1,027	1,502	,0558	36,057	,971
Résidu	1890	1292,524	,684				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%D/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	6	11,728	1,955	2,445	,0233	14,673	,836
Period	2	18,951	9,475	11,854	<.0001	23,709	,998
Taxa	2	5,150	2,575	3,222	,0401	6,443	,609
m/10Log(Si+1)	1	33,512	33,512	41,925	<.0001	41,925	1,000
Station * Period	12	34,189	2,849	3,564	<.0001	42,773	,999
Station * Taxa	12	84,642	7,053	8,824	<.0001	105,891	1,000
Station * m/10Log(Si+1)	6	61,842	10,307	12,895	<.0001	77,368	1,000
Period * Taxa	4	2,263	,566	,708	,5866	2,831	,226
Period * m/10Log(Si+1)	2	2,965	1,483	1,855	,1568	3,710	,374
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	51,805	25,903	32,406	<.0001	64,811	1,000
Station * Period * Taxa	24	85,989	3,583	4,482	<.0001	107,577	1,000
Station * Period * m/10Log(Si+1)	12	16,678	1,390	1,739	,0533	20,865	,884
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	12	137,923	11,494	14,379	<.0001	172,550	1,000
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	4	5,615	1,404	1,756	,1351	7,024	,532
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	24	66,361	2,765	3,459	<.0001	83,021	1,000
Résidu	1890	1510,723	,799				

**Tableau 26.** Résultats d'ANCOVAs pour la variabilité de la dynamique de transition des colonies (probabilités de croissance [G], de mortalité partielle [PM] et de mortalité [D]) pour les stations suivies sur une année sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnage de juin 2008 à juin 2009) selon trois facteurs fixes : *Site*, *Profondeur* (Depth) et *Taxa*, ainsi que la covariable  $\log(S_{i+1})$  avec  $S_i$  surface initiale des colonies en  $\text{cm}^2$ , données transformées en  $\logit(x)$ .

**Tableau ANOVA pour Logit(m%G/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	1	1,388	1,388	1,651	,2010	1,651	,233
Depth	1	6,900E-5	6,900E-5	8,211E-5	,9928	8,211E-5	,050
Taxa	2	9,527	4,763	5,668	,0043	11,337	,867
m/10Log(Si+1)	1	4,314E-5	4,314E-5	5,134E-5	,9943	5,134E-5	,050
Site * Depth	1	3,093	3,093	3,681	,0572	3,681	,463
Site * Taxa	2	1,120	,560	,666	,5154	1,332	,155
Site * m/10Log(Si+1)	1	1,278	1,278	1,521	,2196	1,521	,218
Depth * Taxa	2	9,097	4,549	5,413	,0055	10,826	,848
Depth * m/10Log(Si+1)	1	4,444	4,444	5,288	,0230	5,288	,622
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	6,407	3,204	3,812	,0245	7,625	,683
Site * Depth * Taxa	2	1,132	,566	,674	,5115	1,348	,157
Site * Depth * m/10Log(Si+1)	1	3,731	3,731	4,440	,0370	4,440	,542
Site * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	,366	,183	,217	,8048	,435	,083
Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	7,944	3,972	4,726	,0104	9,453	,789
Site * Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	2,336	1,168	1,390	,2526	2,780	,283
Résidu	135	113,446	,840				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%PM/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	1	,123	,123	,201	,6547	,201	,072
Depth	1	1,278	1,278	2,094	,1502	2,094	,284
Taxa	2	2,962	1,481	2,427	,0921	4,854	,470
m/10Log(Si+1)	1	13,829	13,829	22,665	<.0001	22,665	,999
Site * Depth	1	,250	,250	,410	,5230	,410	,095
Site * Taxa	2	1,003	,502	,822	,4417	1,644	,182
Site * m/10Log(Si+1)	1	1,794	1,794	2,940	,0887	2,940	,381
Depth * Taxa	2	,907	,453	,743	,4775	1,486	,169
Depth * m/10Log(Si+1)	1	1,632	1,632	2,676	,1042	2,676	,351
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	1,235	,618	1,012	,3662	2,024	,215
Site * Depth * Taxa	2	3,328	1,664	2,727	,0690	5,454	,521
Site * Depth * m/10Log(Si+1)	1	,012	,012	,020	,8882	,020	,052
Site * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	,783	,391	,641	,5281	1,283	,151
Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	1,288	,644	1,055	,3509	2,111	,223
Site * Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	1,923	,962	1,576	,2106	3,152	,317
Résidu	135	82,366	,610				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%D/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Site	1	,257	,257	,233	,6301	,233	,076
Depth	1	,637	,637	,578	,4483	,578	,113
Taxa	2	12,046	6,023	5,471	,0052	10,941	,853
m/10Log(Si+1)	1	6,817	6,817	6,192	,0140	6,192	,698
Site * Depth	1	3,587	3,587	3,258	,0733	3,258	,417
Site * Taxa	2	1,376	,688	,625	,5369	1,250	,148
Site * m/10Log(Si+1)	1	4,724	4,724	4,291	,0402	4,291	,527
Depth * Taxa	2	7,961	3,980	3,615	,0295	7,231	,657
Depth * m/10Log(Si+1)	1	7,303	7,303	6,633	,0111	6,633	,730
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	10,169	5,084	4,618	,0115	9,237	,778
Site * Depth * Taxa	2	,121	,060	,055	,9467	,110	,058
Site * Depth * m/10Log(Si+1)	1	3,331	3,331	3,026	,0842	3,026	,391
Site * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	2,126	1,063	,965	,3835	1,931	,207
Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	6,157	3,079	2,796	,0646	5,593	,532
Site * Depth * Taxa * m/10Log(Si+1)	2	,505	,253	,230	,7952	,459	,085
Résidu	135	148,625	1,101				

**Tableau 27.** Résultats d'ANCOVAs pour la variabilité de la dynamique de transition des colonies (probabilités de croissance [G], de mortalité partielle [PM] et de mortalité [D]) pour les stations échantillonnées semestriellement sur 2 années complètes durant la période de prolifération des *Acanthaster* et sur la période cyclonique (échantillonnages de mars 2008 à mars 2010) selon les trois facteurs fixes *Station*, *Période* (Period) et *Taxa*, ainsi que la covariable  $\log(S_{i+1})$  avec  $S_i$  surface initiale des colonies en  $\text{cm}^2$ , données transformées en  $\text{logit}(x)$ .

**Tableau ANOVA pour Logit(m%G/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	3	7,129	2,376	2,906	,0336	8,719	,693
Period	3	40,040	13,347	16,324	<,0001	48,972	1,000
Taxa	2	11,003	5,502	6,729	,0012	13,458	,931
m/10Log(Si+1)	1	23,078	23,078	28,227	<,0001	28,227	1,000
Station * Period	9	50,595	5,622	6,876	<,0001	61,881	1,000
Station * Taxa	6	17,201	2,867	3,506	,0019	21,038	,958
Station * m/10Log(Si+1)	3	6,538	2,179	2,665	,0465	7,996	,648
Period * Taxa	6	10,042	1,674	2,047	,0567	12,282	,747
Period * m/10Log(Si+1)	3	6,940	2,313	2,830	,0373	8,489	,679
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	31,692	15,846	19,381	<,0001	38,762	1,000
Station * Period * Taxa	18	103,166	5,731	7,010	<,0001	126,180	1,000
Station * Period * m/10Log(Si+1)	9	11,083	1,231	1,506	,1404	13,555	,722
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	15,528	2,588	3,165	,0044	18,992	,933
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	12,434	2,072	2,535	,0192	15,208	,852
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	18	56,605	3,145	3,846	<,0001	69,232	1,000
Résidu	1348	1102,139	,818				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%PM/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	3	,354	,118	,182	,9089	,545	,084
Period	3	,653	,218	,335	,8001	1,005	,114
Taxa	2	29,810	14,905	22,944	<,0001	45,888	1,000
m/10Log(Si+1)	1	65,355	65,355	100,605	<,0001	100,605	1,000
Station * Period	9	5,758	,640	,985	,4505	8,864	,495
Station * Taxa	6	18,451	3,075	4,734	<,0001	28,403	,994
Station * m/10Log(Si+1)	3	5,204	1,735	2,670	,0462	8,011	,649
Period * Taxa	6	8,785	1,464	2,254	,0361	13,523	,797
Period * m/10Log(Si+1)	3	3,316	1,105	1,702	,1648	5,105	,437
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	3,872	1,936	2,980	,0511	5,961	,571
Station * Period * Taxa	18	8,864	,492	,758	,7512	13,645	,573
Station * Period * m/10Log(Si+1)	9	5,947	,661	1,017	,4238	9,155	,511
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	21,277	3,546	5,459	<,0001	32,753	,998
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	8,307	1,385	2,131	,0472	12,788	,768
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	18	9,682	,538	,828	,6681	14,905	,623
Résidu	1348	875,691	,650				

**Tableau ANOVA pour Logit(m%D/10)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Station	3	1,715	,572	,746	,5245	2,239	,205
Period	3	39,238	13,079	17,073	<,0001	51,218	1,000
Taxa	2	2,343	1,171	1,529	,2171	3,058	,314
m/10Log(Si+1)	1	2,077	2,077	2,711	,0999	2,711	,359
Station * Period	9	57,218	6,358	8,299	<,0001	74,688	1,000
Station * Taxa	6	26,215	4,369	5,703	<,0001	34,219	,999
Station * m/10Log(Si+1)	3	24,382	8,127	10,609	<,0001	31,826	1,000
Period * Taxa	6	12,441	2,074	2,707	,0129	16,240	,879
Period * m/10Log(Si+1)	3	9,551	3,184	4,156	,0061	12,467	,863
Taxa * m/10Log(Si+1)	2	66,576	33,288	43,451	<,0001	86,903	1,000
Station * Period * Taxa	18	105,919	5,884	7,681	<,0001	138,259	1,000
Station * Period * m/10Log(Si+1)	9	12,070	1,341	1,751	,0733	15,755	,802
Station * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	38,006	6,334	8,268	<,0001	49,610	1,000
Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	6	16,781	2,797	3,651	,0013	21,905	,966
Station * Period * Taxa * m/10Log(Si+1)	18	51,777	2,877	3,755	<,0001	67,586	1,000
Résidu	1348	1032,697	,766				

**Tableau 28.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de croissance ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression,  $IS^*$   $\log(x+1)$  de la surface moyenne  $S^*$  calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies,  $IS^*_{min}$ ,  $IS^*_{max}$  et  $IS^*_{moy}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Se reporter au **Tableau A2** pour les données de l'ensemble des stations suivies.

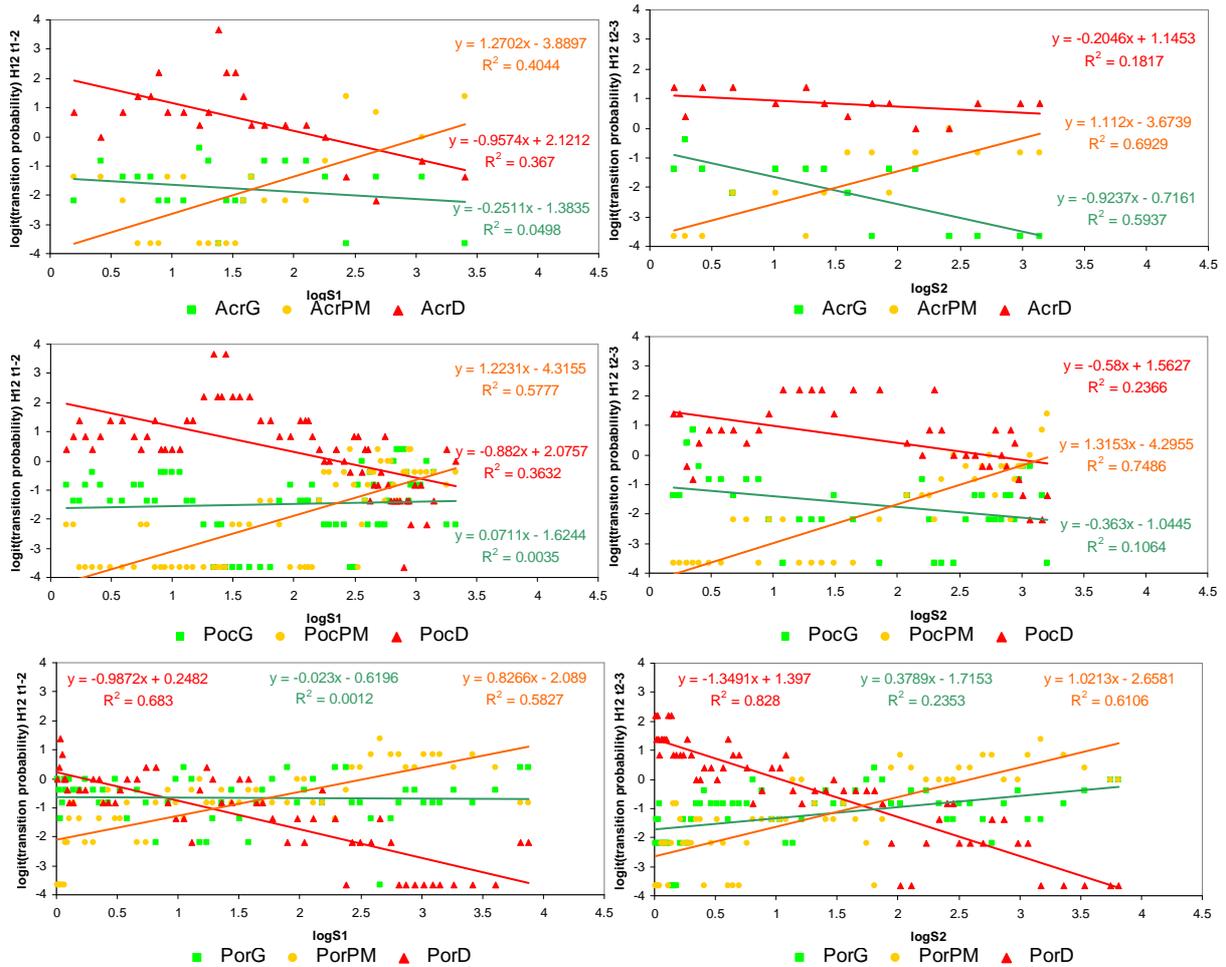
<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Périod</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	$IS^*_{min}$	$IS^*_{max}$	$IS^*_{moy}$	<i>a</i>	<i>SE(a)</i>	<i>p(a)</i>	<i>b</i>	<i>SE(b)</i>	<i>p(b)</i>	<i>resES</i>	$R^2$
Ha	12	I-II	<i>Acr</i>	23	0.1942	3.4016	1.5407	-0.2511	0.2393	0.3059	-1.3835	0.4167	0.0033	0.9317	0.0498
Ha	12	I-II	<i>Poc</i>	65	0.1325	3.3315	1.9114	0.0711	0.1519	0.6416	-1.6244	0.3227	0.0000	1.1348	0.0035
Ha	12	I-II	<i>Por</i>	58	0.0118	3.8770	1.5293	-0.0230	0.0890	0.7974	-0.6196	0.1706	0.0006	0.7826	0.0012
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.9237	0.2119	0.0008	-0.7161	0.3908	0.0899	0.7617	0.5937
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.3630	0.1753	0.0456	-1.0445	0.3671	0.0073	1.0818	0.1064
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	0.3789	0.0889	0.0001	-1.7153	0.1541	0.0000	0.7868	0.2353
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	-1.3121	0.1749	0.0000	-0.1267	0.2934	0.6759	0.4730	0.8621
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.0101	0.1271	0.9374	-0.8137	0.2121	0.0006	0.7149	0.0002
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.1688	0.1032	0.1072	-0.9870	0.1646	0.0000	0.8281	0.0420
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5348	0.2225	0.0530	-0.5583	0.3154	0.1271	0.4127	0.4905
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	-0.8541	0.1884	0.0001	0.5618	0.2655	0.0441	0.8159	0.4415
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	0.1077	0.1642	0.5145	-0.7413	0.2605	0.0063	1.2193	0.0081

**Tableau 29.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de mortalité partielle ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression,  $IS^*$   $\log(x+1)$  de la surface moyenne  $S^*$  calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies,  $IS^*_{min}$ ,  $IS^*_{max}$  et  $IS^*_{moy}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Se reporter au **Tableau A3** pour les données de l'ensemble des stations suivies.

<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Périod</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	$IS^*_{min}$	$IS^*_{max}$	$IS^*_{moy}$	<i>a</i>	<i>SE(a)</i>	<i>p(a)</i>	<i>b</i>	<i>SE(b)</i>	<i>p(b)</i>	<i>resSE</i>	$R^2$
Ha	12	I-II	<i>Acr</i>	23	0.1942	3.4016	1.5407	1.2702	0.3364	0.0011	-3.8897	0.5858	0.0000	1.3097	0.4044
Ha	12	I-II	<i>Poc</i>	65	0.1325	3.3315	1.9114	1.2231	0.1317	0.0000	-4.3155	0.2798	0.0000	0.9839	0.5777
Ha	12	I-II	<i>Por</i>	58	0.0118	3.8770	1.5293	0.8266	0.0935	0.0000	-2.0890	0.1791	0.0000	0.8218	0.5827
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	1.1120	0.2053	0.0001	-3.6739	0.3786	0.0000	0.7380	0.6929
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	1.3153	0.1270	0.0000	-4.2955	0.2660	0.0000	0.7838	0.7486
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	1.0213	0.1062	0.0000	-2.6581	0.1840	0.0000	0.9394	0.6106
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	1.7926	0.2773	0.0001	-4.5594	0.4652	0.0000	0.7501	0.8228
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	1.1617	0.1530	0.0000	-3.8069	0.2551	0.0000	0.8602	0.6654
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.8545	0.0999	0.0000	-2.4148	0.1593	0.0000	0.8010	0.5454
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	1.5469	0.5496	0.0306	-4.1923	0.7790	0.0017	1.0194	0.5690
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.9846	0.1913	0.0000	-3.9262	0.2697	0.0000	0.8286	0.5046
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	1.0745	0.1212	0.0000	-3.0142	0.1924	0.0000	0.9003	0.5971

**Tableau 30.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de mortalité ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression,  $IS^*$   $\log(x+1)$  de la surface moyenne  $S^*$  calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies,  $IS^*_{min}$ ,  $IS^*_{max}$  et  $IS^*_{moy}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Se reporter au **Tableau A4** pour les données de l'ensemble des stations suivies.

<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Périod</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	$IS^*_{min}$	$IS^*_{max}$	$IS^*_{moy}$	<i>a</i>	<i>SE(a)</i>	<i>p(a)</i>	<i>b</i>	<i>SE(b)</i>	<i>p(b)</i>	<i>resSE</i>	$R^2$
Ha	12	I-II	<i>Acr</i>	23	0.1942	3.4016	1.5407	-0.9574	0.2744	0.0022	2.1212	0.4778	0.0002	1.0684	0.3670
Ha	12	I-II	<i>Poc</i>	65	0.1325	3.3315	1.9114	-0.8820	0.1471	0.0000	2.0757	0.3125	0.0000	1.0989	0.3632
Ha	12	I-II	<i>Por</i>	58	0.0118	3.8770	1.5293	-0.9872	0.0899	0.0000	0.2482	0.1722	0.1550	0.7902	0.6830
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.2046	0.1204	0.1131	1.1453	0.2221	0.0002	0.4328	0.1817
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.5800	0.1736	0.0020	1.5627	0.3636	0.0001	1.0714	0.2366
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	-1.3491	0.0801	0.0000	1.3970	0.1388	0.0000	0.7084	0.8280
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	-0.5410	0.2245	0.0393	1.4077	0.3767	0.0046	0.6073	0.3921
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.7275	0.1437	0.0000	1.0725	0.2397	0.0001	0.8081	0.4691
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	-0.9666	0.1022	0.0000	0.6777	0.1630	0.0001	0.8197	0.5945
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5608	0.3320	0.1422	1.2079	0.4707	0.0425	0.6159	0.3222
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.1577	0.1734	0.3715	-0.2217	0.2444	0.3728	0.7510	0.0308
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	-1.1463	0.1313	0.0000	0.7959	0.2084	0.0004	0.9753	0.5897



**Figure 60.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S_i$  avec  $i$  la date d'échantillonnage, axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y, données transformées en  $\logit[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) sur les deux premières périodes d'échantillonnage,  $t1-2$  (graphes de gauche) mars-septembre 2008 et  $t2-3$  (graphes de droite) septembre 2008 - mars 2009 (cf., **Tableau 14**), à la station Haapiti (H) 12 m. Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 28, 29** et **30**. Se reporter aux **Tableaux A2, A3** et **A4**, et à la **Figure A10** pour les statistiques descriptives et les graphiques de la distribution des probabilités de l'ensemble des stations suivies.

### *Le coefficient directeur des régressions de probabilité de transition*

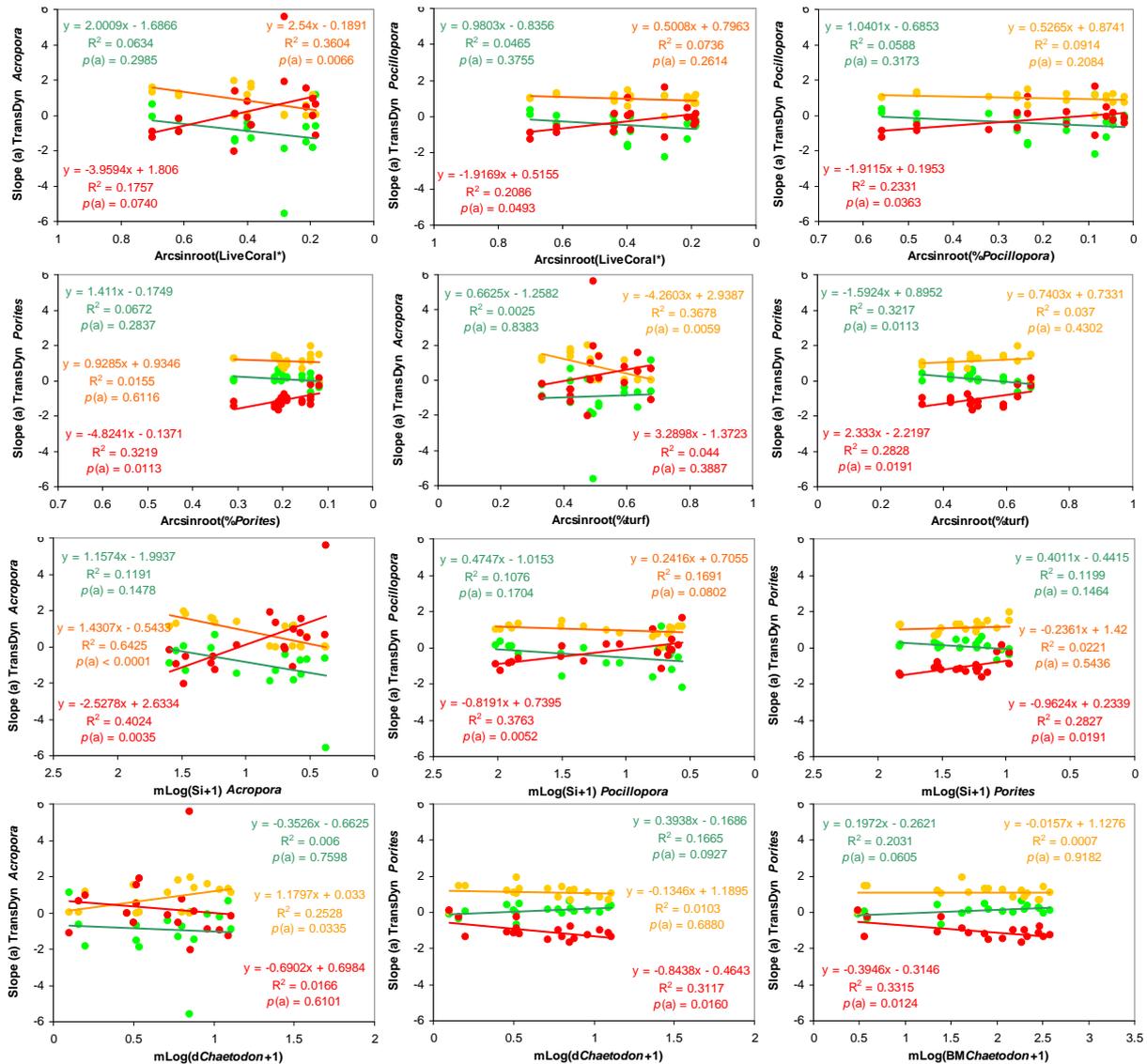
Le coefficient directeur des régressions de probabilité de transition sur la gamme de taille des coraux décrit la distribution des probabilités de croissance, de mortalité partielle et de mortalité selon la taille des colonies au sein d'une population. Ces coefficients ne montrent pas de corrélations significatives avec les densités d'*Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*) ou avec le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*). En

revanche, des réponses contrastées sont observées entre les taxa considérés avec la variation du recouvrement corallien total (scléactiniaires + *Millepora*) et du recouvrement respectif de chaque genre (**Figure 61**).

Pour le genre *Acropora*, le coefficient directeur de la régression de probabilité de mortalité partielle diminue avec le déclin du recouvrement total en corail vivant (*i.e.*, diminution de la probabilité de mortalité partielle pour les grandes tailles de colonie), tandis qu'aucune corrélation significative n'est observée avec le recouvrement du même genre. Pour *Pocillopora*, le coefficient directeur de la régression de probabilité de mortalité augmente avec le déclin du recouvrement corallien total et du recouvrement par le même genre. Pour *Porites*, les coefficients directeurs des régressions de probabilité ne montrent pas de corrélations avec le recouvrement en corail vivant total, tandis que celui de la régression de mortalité augmente avec le déclin du recouvrement du même genre.

La taille moyenne des colonies au sein des populations a une forte influence sur le coefficient directeur de la distribution des probabilités de transition sur la gamme de taille des colonies pour chacun des trois taxa (**Figure 61**). Face au déclin de la taille moyenne des colonies, le coefficient directeur de la régression de probabilité de mortalité augmente chez les trois taxa, tandis que pour *Acropora*, une baisse de ce coefficient est également observée pour la distribution de la mortalité partielle.

Parmi les communautés algales, seule la variation du recouvrement en turf algal montre une corrélation avec le coefficient directeur des régressions de probabilité de transition des taxa, avec une corrélation négative avec le coefficient directeur de la mortalité partielle des *Acropora* et de la croissance des *Porites*, et une corrélation positive avec celui de la mortalité des *Porites* (**Figure 61**). Le coefficient directeur de la distribution de probabilité de mortalité partielle des *Acropora* montre une corrélation positive avec la densité des *Chaetodon* corallivores, tandis que le coefficient directeur de la probabilité de mortalité des *Porites* est corrélé négativement avec la densité et la biomasse de ces corallivores (**Figure 61**). Aucune corrélation n'est observée avec la densité et la biomasse des herbivores Scaridae.



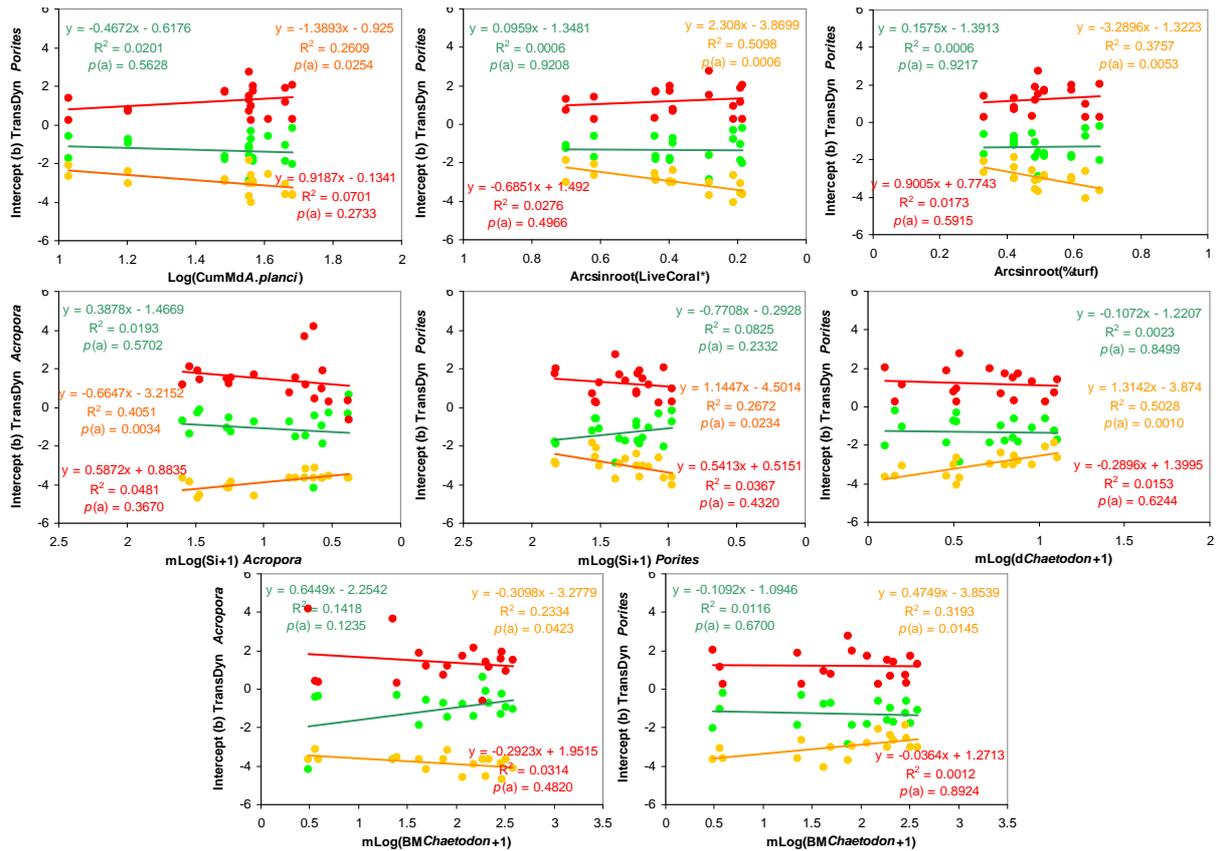
**Figure 61.** Graphiques illustrant pour chaque taxon la corrélation entre le coefficient directeur des courbes de dynamique de transition (probabilité de croissance [vert], de mortalité partielle [orange] et de mortalité [rouge]) *versus* la taille des colonies (axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* (*CumMda.planci* density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point ( $n = 19$ ) représente la valeur d'un échantillonnage semestriel sur une station (*cf.*, **Tableau 14**). Par souci de clarté, seuls les graphes comportant des corrélations significatives sont présentés ici, se reporter à la **Figure A11** pour l'ensemble des relations. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *L'ordonnée à l'origine des régressions de probabilité de transition*

L'ordonnée à l'origine des régressions de probabilité de transition sur la gamme de taille des coraux mesure la probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité sur les plus petites tailles de colonies au sein d'une population, et est une indication de la position de ces courbes sur la gamme de probabilité. Les ordonnées à l'origine de ces régressions ne montrent pas de corrélations significatives avec les densités d'*Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*), le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), le recouvrement en corail vivant total (scléactiniaires + *Millepora*) ou le recouvrement en genre respectif pour *Acropora* et *Pocillopora*, tandis que pour *Porites*, l'ordonnée à l'origine de la probabilité de mortalité partielle diminue avec le cumul des densités d'*Acanthaster* et avec le déclin du recouvrement corallien (**Figure 62**).

L'ordonnée à l'origine de la probabilité de mortalité partielle est négativement corrélée avec la taille moyenne des colonies pour *Acropora*, positivement corrélée avec la taille des colonies de *Porites*, et ne montre pas de corrélation avec la taille pour *Pocillopora* (**Figure 62**).

Seule l'ordonnée à l'origine de la probabilité de mortalité partielle des *Porites* montre une corrélation avec la couverture algale, avec une corrélation négative avec le recouvrement en turf. L'ordonnée à l'origine de la probabilité de mortalité partielle des *Acropora* montre une corrélation négative avec la biomasse en *Chaetodon* corallivore, tandis que cette relation est positive pour *Porites* avec la densité et avec la biomasse de ces corallivores (**Figure 62**). La variabilité de la densité et de la biomasse en poissons herbivores de la famille des Scaridae ne montre pas d'incidence sur l'ordonnée à l'origine des distributions de probabilités de transition.



**Figure 62.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre l'ordonnée à l'origine des courbes de transition (probabilité de croissance [vert], de mortalité partielle [orange] et de mortalité [rouge]) versus la taille des colonies pour chaque taxon (axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (CumMdA.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, cf., **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m, ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Par souci de clarté et d'aisance de lecture, seuls les graphes comportant des corrélations significatives sont présentés ici, se reporter à la **Figure A12** pour l'ensemble des relations. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### III.3.d. Cinétique de transition

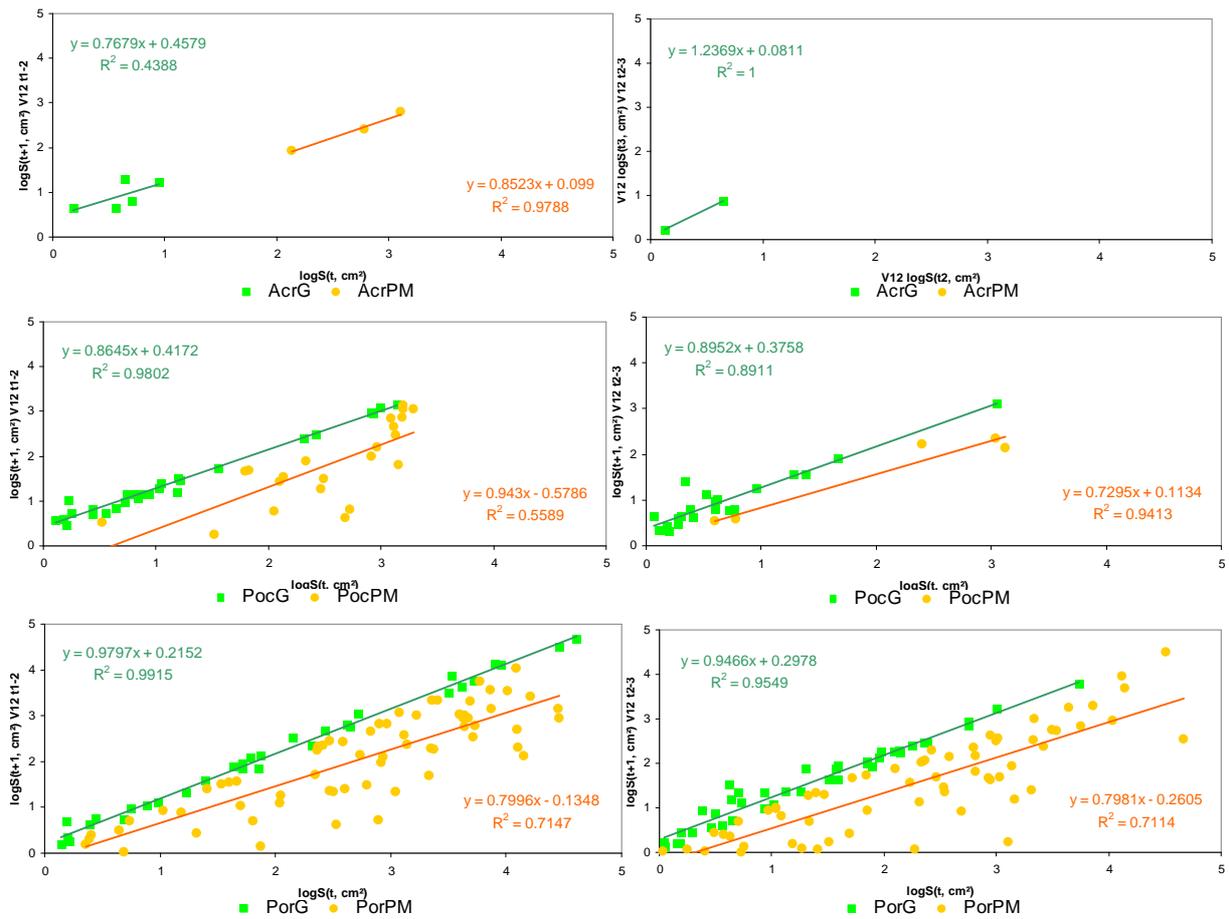
Les colonies coralliennes montrent, sur la période de suivi, des cinétiques de croissance et de mortalité partielle variables dans l'espace, le temps et selon les différents taxa (se reporter aux **Tableaux 31** et **32**, ainsi qu'à la **Figure 63**). Cependant, étant donné le nombre inégal d'observations (nombre inégal de colonies rencontrées sur le récif) pour la mesure de ces cinétiques au sein des différents sites, profondeurs, dates et taxa échantillonnés (**Tableaux 31** et **32**), ces données ne seront pas analysées à l'aide de tests multifactorielles. Les paragraphes qui suivent décrivent dans quelle mesure ces cinétiques de transition sont affectées par divers paramètres intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit.

**Tableau 31.** Statistiques descriptives de la distribution de la cinétique de croissance reliant la taille initiale et la taille finale des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur,  $n$  nombre de colonies,  $lS$   $\log(x+1)$  de la surface des colonies,  $lS_{\min}$ ,  $lS_{\max}$  et  $lS_{\text{moy}}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression,  $a$  coefficient de variation,  $b$  ordonnée à l'origine,  $SE$  erreur standard,  $p$  significativité,  $\text{resSE}$  erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les INS indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des paramètres. Se reporter au **Tableau A5** pour les données de l'ensemble des stations suivies.

Site	Prof	Périod	Taxa	$n$	$lS_{\min}$	$lS_{\max}$	$lS_{\text{moy}}$	$a$	$SE(a)$	$p(a)$	$b$	$SE(b)$	$p(b)$	$\text{residSE}$	$R^2$
Ha	12	I-II	<i>Acr</i>	20	0.2440	2.7217	1.4435	0.8505	0.0637	0.0000	0.4723	0.1016	0.0002	0.1932	0.9083
Ha	12	I-II	<i>Poc</i>	75	0.0514	3.2171	1.9455	0.9277	0.0106	0.0000	0.2652	0.0233	0.0000	0.0944	0.9906
Ha	12	I-II	<i>Por</i>	104	0.0034	3.9539	1.4751	0.9828	0.0116	0.0000	0.1793	0.0220	0.0000	0.1417	0.9860
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	10	0.2101	2.0452	1.0266	0.9273	0.0805	0.0000	0.3366	0.0992	0.0095	0.1736	0.9431
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	37	0.1769	3.0923	1.4652	0.8817	0.0199	0.0000	0.3724	0.0367	0.0000	0.1356	0.9825
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	75	0.0187	3.9215	1.5661	0.9525	0.0145	0.0000	0.2799	0.0280	0.0000	0.1411	0.9833
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	9	0.3855	1.5792	0.8419	1.0503	0.1622	0.0003	0.3212	0.1501	0.0696	0.1865	0.8569
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	50	0.1081	3.0981	1.2717	0.8852	0.0190	0.0000	0.3719	0.0310	0.0000	0.1374	0.9785
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	106	0.0121	3.6165	1.2956	0.9391	0.0185	0.0000	0.2976	0.0297	0.0000	0.1798	0.9611
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	10	0.2519	2.1388	0.9448	0.8470	0.0990	0.0000	0.4711	0.1118	0.0029	0.1939	0.9015
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	60	0.2014	2.9113	0.9014	0.8637	0.0278	0.0000	0.3818	0.0295	0.0000	0.1202	0.9433
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	106	0.0484	3.9929	1.3073	0.9439	0.0165	0.0000	0.2919	0.0263	0.0000	0.1541	0.9691

**Tableau 32.** Statistiques descriptives de la distribution de la cinétique de mortalité partielle reliant la taille initiale et la taille finale des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) de la station Haapiti (Ha) 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur,  $n$  nombre de colonies,  $lS$   $\log(x+1)$  de la surface des colonies,  $lS_{\min}$ ,  $lS_{\max}$  et  $lS_{\text{moy}}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression,  $a$  coefficient de variation,  $b$  ordonnée à l'origine,  $SE$  erreur standard,  $p$  significativité,  $\text{resSE}$  erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les INS indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des paramètres. Se reporter au **Tableau A6** pour les données de l'ensemble des stations suivies.

Site	Prof	Périod	Taxa	$n$	$lS_{\min}$	$lS_{\max}$	$lS_{\text{moy}}$	$a$	$SE(a)$	$p(a)$	$b$	$SE(b)$	$p(b)$	$\text{residSE}$	$R^2$
Ha	12	I-II	<i>Acr</i>	26	0.0818	3.7709	2.3624	0.8821	0.0893	0.0000	-0.1423	0.2301	0.5422	0.4677	0.8024
Ha	12	I-II	<i>Poc</i>	62	0.1530	3.4090	2.6196	1.0011	0.0958	0.0000	-0.3528	0.2562	0.1736	0.4081	0.6455
Ha	12	I-II	<i>Por</i>	103	0.0750	4.0140	2.1040	0.9351	0.0499	0.0000	-0.2989	0.1171	0.0122	0.5292	0.7769
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	13	0.7096	3.3544	2.2111	0.8274	0.2043	0.0019	-0.0519	0.4733	0.9147	0.5090	0.5986
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	39	0.7422	3.2686	2.6911	0.9700	0.1305	0.0000	-0.2355	0.3581	0.5148	0.4345	0.5987
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	86	0.0663	4.1703	2.1023	0.8500	0.0542	0.0000	-0.2730	0.1278	0.0356	0.5371	0.7454
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	12	1.0228	3.2572	2.3619	0.8240	0.1297	0.0001	0.0775	0.3173	0.8121	0.2855	0.8014
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	24	0.5027	3.1940	2.3827	1.0081	0.0655	0.0000	-0.2352	0.1639	0.1654	0.2455	0.9150
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	79	0.0249	4.0399	1.8348	0.8965	0.0538	0.0000	-0.3625	0.1149	0.0023	0.5221	0.7829
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	6	0.7179	3.0931	2.2153	0.9341	0.0901	0.0005	-0.0742	0.2105	0.7422	0.1647	0.9641
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	14	0.3795	3.1583	2.2746	0.8903	0.0769	0.0000	0.0012	0.1872	0.9948	0.2493	0.9178
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	59	0.0265	3.8832	1.9713	0.8921	0.0618	0.0000	-0.1708	0.1370	0.2177	0.4806	0.7850

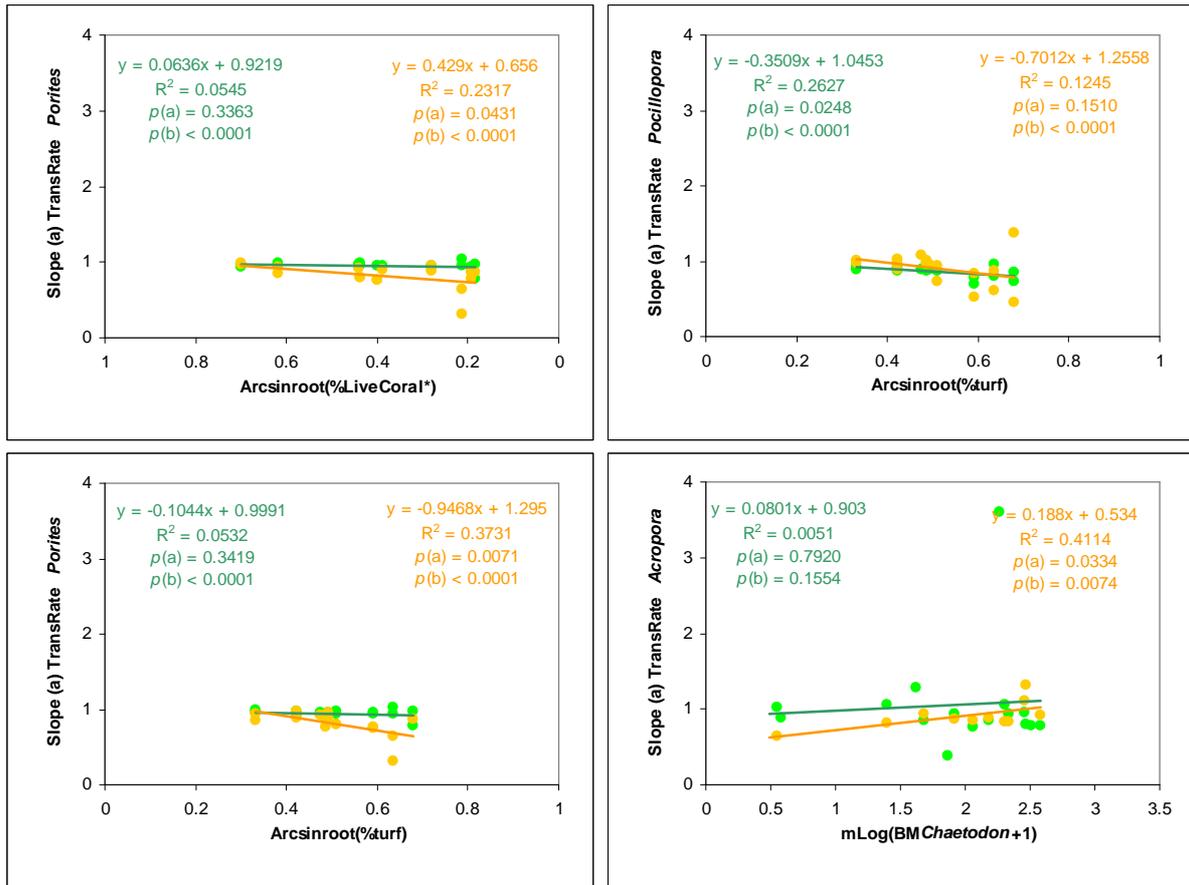


**Figure 63.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) des colonies au sein des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) sur les deux premières périodes d'échantillonnage,  $t1-2$  (graphes de gauche) mars-septembre 2008 et  $t2-3$  (graphes de droite) septembre 2008 - mars 2009 (cf., **Tableau 14**), à la station Haapiti (H) 12 m. Chaque point sur les graphes correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. Les INS indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des relations. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 31** et **32**. Se reporter aux **Tableaux A5** et **A6**, et à la **Figure A13** pour les statistiques descriptives et les graphiques de la distribution des cinétiques de l'ensemble des stations suivies.

### *Le coefficient directeur des régressions de cinétique de transition*

Le coefficient directeur des régressions de cinétique de transition sur la gamme de taille des coraux décrit la distribution de la relation entre la taille initiale et la taille finale des colonies pour la croissance et pour la mortalité partielle. Ces coefficients montrent une relative faible variabilité au cours de ce suivi (**Figure 64**), et ne montrent pas de corrélations avec les densités d'*Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*) ou avec le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*).

Pour *Acropora*, une corrélation positive entre le coefficient directeur de la cinétique de mortalité partielle et la biomasse en *Chaetodon* corallivore est observée, pour *Pocillopora* une corrélation négative entre le coefficient directeur de la cinétique de croissance et le recouvrement en turf algal, et pour *Porites* une corrélation positive entre ce coefficient de la cinétique de mortalité partielle avec le recouvrement corallien, et une corrélation négative avec le recouvrement en turf algal (**Figure 64**). La variabilité de la taille moyenne des colonies au sein des populations, et des densités et biomasses en herbivores Scaridae ne montrent pas d'incidences sur les valeurs du coefficient directeur des régressions de cinétique de transition.

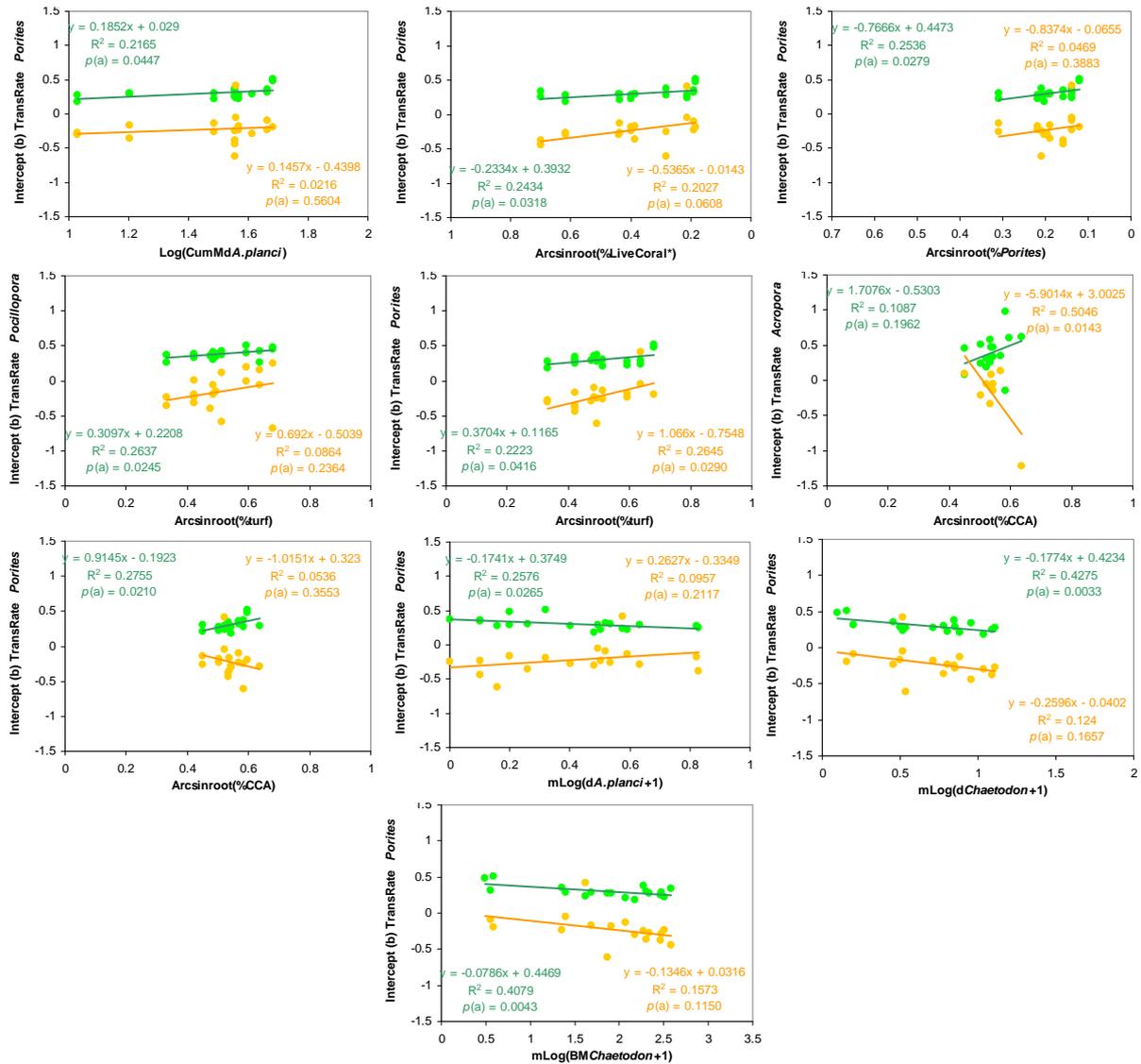


**Figure 64.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre le coefficient directeur des courbes de cinétique de transition (vitesse de croissance [vert] et de mortalité partielle [orange]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (CumMda.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, cf., **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Par souci de clarté et d'aisance de lecture, seuls les graphes comportant des corrélations significatives sont présentés ici, se reporter à la **Figure A14** pour l'ensemble des relations. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

### *L'ordonnée à l'origine des régressions de cinétique de transition*

L'ordonnée à l'origine des régressions de cinétique de transition sur la gamme de taille des coraux mesure la vitesse de croissance et de mortalité partielle sur les plus petites tailles de colonies au sein d'une population, et est une indication de la position de ces courbes sur la gamme de taille des colonies.

Pour *Acropora*, l'ordonnée à l'origine de la cinétique de mortalité partielle est corrélée négativement avec le recouvrement en algue calcaire encroûtante, alors que pour *Pocillopora*, ce coefficient de la cinétique de croissance se corrèle positivement avec le recouvrement en turf algal (**Figure 65**). Pour *Porites*, l'ordonnée à l'origine de la régression de croissance est corrélée positivement avec le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), négativement avec le recouvrement en corail vivant total (scléactiniaires + *Millepora*) et le recouvrement du genre *Porites*, positivement avec la couverture en turf algal et en algue calcaire encroûtante, et négativement avec la densité des corallivores *Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*) et *Chaetodon*, ainsi qu'avec la biomasse de ces poissons (**Figure 65**). *Porites* montre également une relation positive entre l'ordonnée à l'origine de la régression de mortalité partielle et la couverture en turf algal.



**Figure 65.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre l'ordonnée à l'origine des courbes de cinétique de transition (vitesse de croissance [vert] et de mortalité partielle [orange]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* (CumMdA.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (dA.planci, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (dChaetodon et BMChaetodon respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (dScaridae et BMScaridae respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel sur une station (*cf.*, **Tableau 14**). Par souci de clarté et d'aisance de lecture, seuls les graphes comportant des corrélations significatives sont présentés ici, se reporter à la **Figure A15** pour l'ensemble des relations. Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

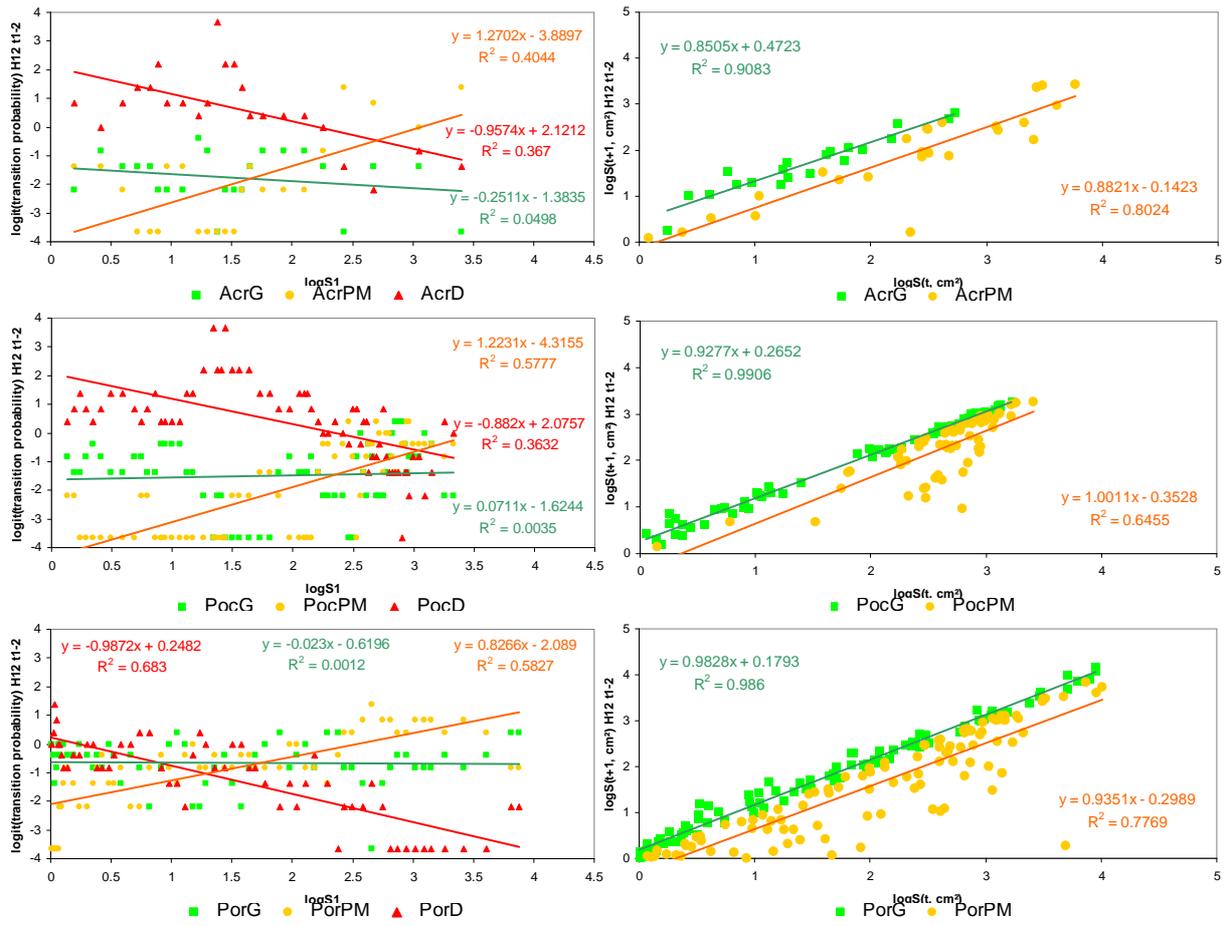
### III.3.e. Diversité des traits d'histoire de vie

Les sections précédentes de ce manuscrit ont permis de faire le lien entre l'intensité et la progression de la perturbation *Acanthaster*, et dans une moindre mesure du passage du cyclone tropical *Oli*, et différentes caractéristiques des populations de coraux. Les taxa de coraux considérés ont montré une forte variabilité dans leur susceptibilité et leur réponse face aux perturbations, ce qui s'est traduit en une forte hétérogénéité dans la structure de taille et la dynamique des populations sur le récif. Ces sections ont permis non seulement de qualifier et de quantifier l'impact de ces perturbations sur les différents taxa de coraux (**Chapitre III**), mais également de discriminer les périodes de suivi selon un état pré- ou post-perturbation (**Chapitre II**). Dans la présente section, une identification des périodes de relative stabilité environnementale (*i.e.*, absence ou faible intensité de perturbation) au sein du suivi de la dynamique des populations de coraux permettra de comparer les traits d'histoire de vie des trois taxa considérés en dehors des forçages exercés lors des périodes de forte perturbation.

#### *Caractérisation des périodes de relative stabilité environnementale*

D'après les sections précédentes, lorsque non-affectée par une perturbation majeure, la pente externe récifale dans cette région se caractérise par un recouvrement corallien important et diversifié (*cf.*, **Figures 17, 18 et 23**) et des populations présentant une structure de taille dominée par les colonies de grande taille (*i.e.*, taille maximale et taille moyenne des colonies élevées, avec une asymétrie négative, *cf.*, **Figure 46**). De même, en dehors des périodes de perturbation, les populations se caractérisent par une forte probabilité de croissance des colonies (*i.e.*, coefficients directeurs et ordonnées à l'origine des droites de régression de probabilité de croissance *versus* taille des colonies élevés) et de faibles taux de mortalités (*i.e.*, coefficients directeurs et ordonnées à l'origine des droites de régression probabilité de mortalité *versus* taille des colonies faibles, *cf.*, **Figure 60**). En termes de recrutement et de cinétique de transition, les taxa de coraux ont montré des réponses contrastées face à l'intensité et à la progression des perturbations (*cf.*, **Figures 51, 56, 57 et 63**), et par conséquent ces indices ne peuvent être utilisés pour évaluer la stabilité environnementale.

D'après les profils de distribution des densités d'*Acanthaster* et la date du passage du cyclone tropical *Oli* sur les différentes stations (*cf.*, **Figures 13** et **15**), et d'après les critères identifiés ci-dessus, les échantillonnages effectués aux stations Tiahura 6 m et Haapiti 12 m sur la période mars-septembre 2008 correspondent le plus à un environnement peu perturbé parmi l'ensemble des échantillonnages effectués lors de cette étude (se reporter aux **Tableaux 28, 29, 30, 31** et **32** pour une synthèse des paramètres de structure de taille et de dynamique des populations sur ces échantillonnages). Cependant, étant donné que la population d'*Acropora* est plus réduite à Tiahura 6 m, restreignant une résolution statistique importante de l'estimation des paramètres de dynamique et de cinétique de transition, et étant donné que cette station a pu être échantillonnée uniquement sur 3 périodes semestrielles pour le suivi de dynamique des populations (**Tableau 14**), la dynamique de la station Haapiti 12 m (**Figure 66**) sera utilisée afin de comparer les traits d'histoire de vie des trois taxa de coraux dans un environnement supposé relativement peu perturbé.



**Figure 66.** Graphiques illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ), et la dynamique (graphes de gauche ; probabilité de croissance [G, courbe verte], de mortalité partielle [PM, courbe orange] et de mortalité [D, courbe rouge] ; axe Y, données transformées en  $\logit[y]$ ) et la cinétique de transition (graphes de droite ; taille finale des colonies  $S[t+1]$  pour la croissance [G, courbe verte] et la mortalité partielle [PM, courbe orange] ; axe Y,  $\log[x+1]$ ) pour les populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) sur la période d'échantillonnage mars-septembre 2008 (t1-2) à la station Haapiti (H) 12 m. Chaque point sur les graphes de dynamique de transition correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Chaque point sur les graphes de cinétique de transition correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 28, 29, 30, 31 et 32**.

En environnement relativement peu perturbé (*i.e.*, mars-septembre 2008 à Haapiti 12 m, *cf.*, ci-dessus), les trois taxa de coraux montrent des tailles et des structures de taille des populations variées (**Tableau 16, Figure 46**), dénotant des performances et des dynamiques contrastées. A l'échelle du semestre, les trois taxa ne montrent pas de différences significatives dans leur taux de recrutement sur cette station (**Tableau 33**), avec  $3,3 (\pm 0,3 \text{ SE}) \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  pour *Acropora* soit  $18,6 (\pm 3,6 \text{ SE}) \%$  des recrues recensées sur cet échantillonnage,  $12,3 (\pm 2,3 \text{ SE}) \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  pour *Pocillopora* soit  $65,0 (\pm 7,0 \text{ SE}) \%$  des recrues, et  $3,7 (\pm 1,9 \text{ SE}) \text{ col.}10 \text{ m}^{-2}$  soit  $16,5 (\pm 8,3 \text{ SE}) \%$  des recrues pour *Porites*.

**Tableau 33.** Résultats d'ANOVA pour la variabilité de la densité des recrues de coraux durant la période de stabilité environnementale (échantillonnage de mars-septembre 2008) à la station Haapiti 12 m selon le facteur fixe *Taxa*, données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
Taxa	2	.587	.293	4.287	.0609	8.575	.543
Résidu	7	.479	.068				

Le **Tableau 34** synthétise les résultats des comparaisons de la distribution des courbes de dynamique et de cinétique de transition *versus* la taille des colonies entre les trois taxa considérés en période de relative stabilité environnementale (*i.e.*, mars-septembre 2008 à Haapiti 12 m, *cf.*, ci-dessus). En termes de dynamique de transition, les genres *Acropora* et *Pocillopora* présentent des probabilités de croissance, de mortalité partielle et de mortalité distribuées de façons analogues sur la gamme de taille des colonies (ANCOVAs,  $p > 0,05$ , **Tableau 34**). En revanche, les colonies d'*Acropora* ont une probabilité de croissance plus faible que les colonies de *Porites* sur la quasi-totalité de la gamme de taille des colonies, au-delà d'une surface  $\log(S+1) \geq 0,09$  ( $S \geq 0,23 \text{ cm}^2$ ), une probabilité de mortalité-partielle plus faible sur les colonies de taille  $\log(S+1) \leq 2,47$  ( $S \leq 294,12 \text{ cm}^2$ ), et une probabilité de mortalité toujours supérieure, quelle que soit la taille de la colonie (**Tableau 34**). De même, les colonies de *Pocillopora* ont une probabilité de croissance et de mortalité-partielle plus faibles que les colonies de *Porites* sur la gamme de taille  $\log(S+1) \leq 3,44$  ( $S \leq 2\,753.23 \text{ cm}^2$ ) et  $\log(S+1) \leq 3,78$  ( $S \leq 6\,024.60 \text{ cm}^2$ ) respectivement, et une probabilité de mortalité toujours supérieure quelle que soit la taille des colonies (**Tableau 34**).

En ce qui concerne la cinétique de transition, les colonies d'*Acropora* montrent une vitesse de croissance plus élevée que les colonies de *Pocillopora* et de *Porites* sur la gamme de taille  $\log(S+1) \leq 1,81$  ( $S \leq 63.57 \text{ cm}^2$ ) et  $\log(S+1) \leq 1,64$  ( $S \leq 42.65 \text{ cm}^2$ ) respectivement, la croissance des *Pocillopora* étant plus élevée que celle des *Porites* sur les petites tailles  $\log(S+1) \leq 0,52$  ( $S \leq 2,31 \text{ cm}^2$ ), et à l'inverse les *Porites* croissant plus vite que les *Pocillopora* sur les grandes tailles  $\log(S+1) \geq 2,32$  ( $S \geq 207.93 \text{ cm}^2$ ). La cinétique de mortalité partielle est similaire entre les trois taxa sur l'ensemble de la gamme de taille des colonies (**Tableau 34**). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

**Tableau 34.** Table synthétique des régions de significativité entre les courbes de distribution des probabilités (haut) et des cinétiques de transition (bas) sur la taille des colonies ( $\log[S+1]$ , avec  $S$  la surface en  $\text{cm}^2$ ) entre les différents taxa durant la période de stabilité environnementale (échantillonnage de mars-septembre 2008) à la station Haapiti 12 m. L'absence de région de significativité entre 2 courbes est indiquée par NS, certaines courbes diffèrent sur la gamme complète de taille des colonies.

<b>Probabilité croissance</b>	<i>Acropora</i>	<i>Pocillopora</i>
<i>Pocillopora</i>	NS	
<i>Porites</i>	$\geq 0.09$	$\leq 3.44$
<b>Probabilité mortalité-partielle</b>	<i>Acropora</i>	<i>Pocillopora</i>
<i>Pocillopora</i>	NS	
<i>Porites</i>	$\leq 2.47$	$\leq 3.78$
<b>Probabilité mortalité</b>	<i>Acropora</i>	<i>Pocillopora</i>
<i>Pocillopora</i>	NS	
<i>Porites</i>	gamme complète	gamme complète
<b>Cinétique croissance</b>	<i>Acropora</i>	<i>Pocillopora</i>
<i>Pocillopora</i>	$\leq 1.81$	
<i>Porites</i>	$\leq 1.64$	$\leq 0.52$ & $\geq 2.32$
<b>Cinétique mortalité-partielle</b>	<i>Acropora</i>	<i>Pocillopora</i>
<i>Pocillopora</i>	NS	
<i>Porites</i>	NS	NS

### III.3.f. Susceptibilités aux perturbations

Avec la progression de la prolifération en *Acanthaster* dans le temps, les populations initialement épargnées par cette perturbation sont progressivement affectées (*cf.*, **Chapitre II**), ce qui engendre une variation temporelle de la dynamique de ces populations (*cf.*, **Chapitre III**). C'est notamment le cas de la station Haapiti 12 m qui représente un environnement relativement peu perturbé au premier pas de temps de ce suivi (mars-septembre 2008) et qui est progressivement affectée par la prolifération des *Acanthaster* (périodes de suivi consécutives septembre 2008 - mars 2009, mars-septembre 2009 et septembre 2009 - mars 2010), et dans une moindre mesure par le passage du cyclone tropical *Oli* (septembre 2009 - mars 2010). Afin de quantifier cette variabilité temporelle à l'échelle d'une station (*i.e.*, sans considérer la variabilité environnementale) et d'être en mesure de confronter la susceptibilité et la réponse des différents taxa coralliens face aux perturbations, la dynamique des populations est comparée pour chaque taxon entre ces différentes périodes d'échantillonnage successives.

#### *Susceptibilité de la structure de taille*

A la station Haapiti 12 m, la progression de la prolifération *Acanthaster* semble restreindre les populations d'*Acropora*, de *Pocillopora* et de *Porites* à des densités plus faibles (**Tableau 16**) et à de plus petites tailles de colonies (le décalage progressif de la classe de taille la plus représentée est clairement visible pour les populations d'*Acropora* et de *Pocillopora* sur la **Figure 46**), ce qui résulte en une diminution progressive de la taille totale de ces populations (**Tableau 16**). Les paragraphes qui suivent décrivent comment la dynamique des populations de ces trois taxa est affectée sur cette station lors des échantillonnages consécutifs.

#### *Susceptibilité du recrutement*

En termes de recrutement, les différents taxa de coraux ne montrent pas, sur la durée de ce suivi et à l'échelle de cette unique station, de variabilité temporelle significative entre les différentes périodes échantillonnées à la station Haapiti 12 m (**Tableau 35**, **Figure 67**).

**Tableau 35.** Résultats d'ANOVAs pour la variabilité de la densité des recrues de coraux pour chaque taxon (dans l'ordre *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*) à la station Haapiti 12 m selon le facteur fixe *Echantillonnage* (SiDePeTa), données transformées en  $\log(x+1)$ .

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

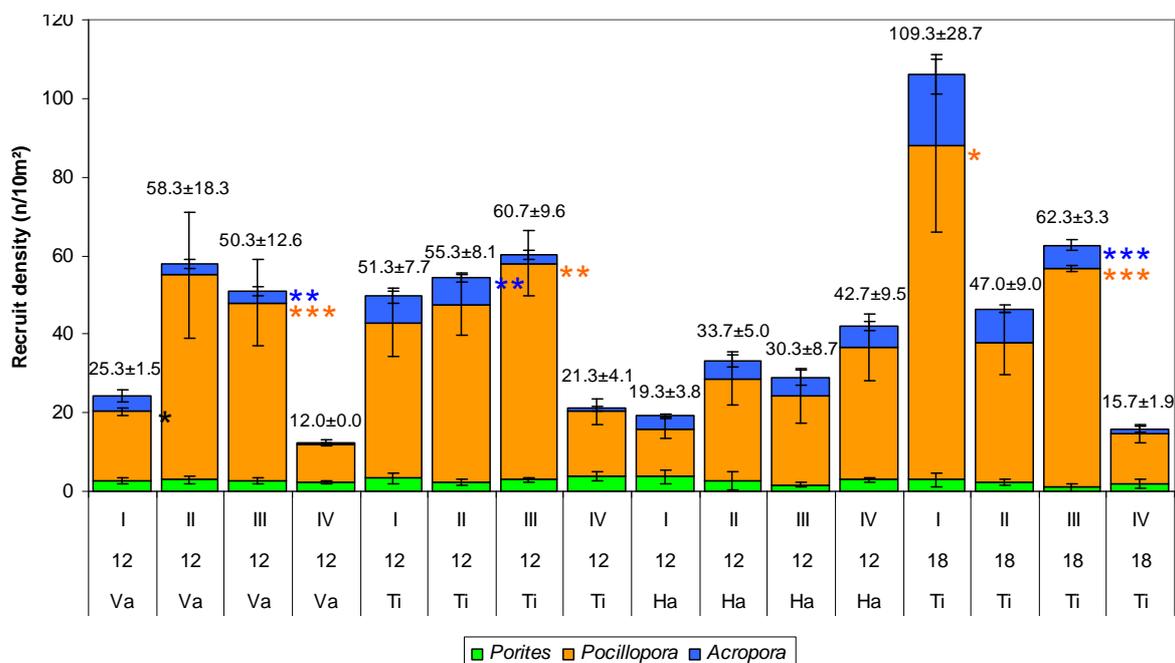
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDePeTa	3	.077	.026	.379	.7697	1.138	.103
Résidu	12	.816	.068				

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDePeTa	3	.252	.084	1.872	.2127	5.615	.315
Résidu	8	.358	.045				

**Tableau ANOVA pour Log(nR+1)**

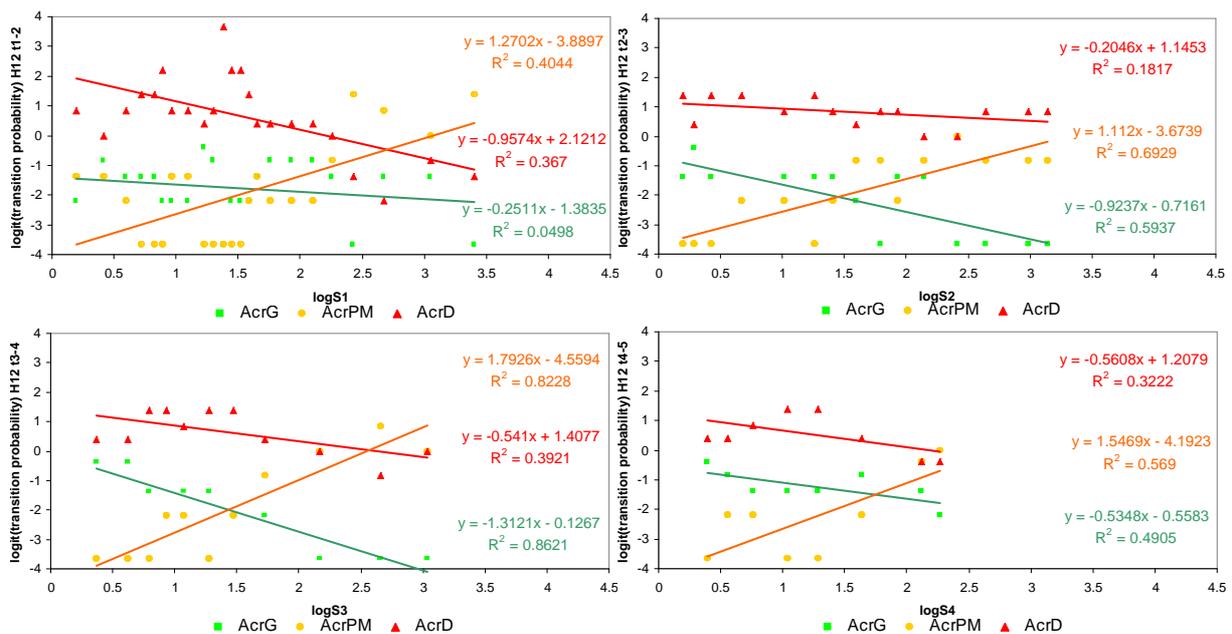
	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Valeur de p	Lambda	Puissance
SiDePeTa	3	.086	.029	.242	.8647	.726	.079
Résidu	8	.949	.119				



**Figure 67.** Graphique illustrant la dynamique en densité (moyenne ± SE) du recrutement corallien pour les échantillonnages semestriels effectués à la station Haapiti 12 m. Le recrutement aux autres stations échantillonnées à Moorea sur la même période est ici illustrée à titre indicatif [Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars-septembre 2008, II septembre 2008 - mars 2009, III mars-septembre 2009, IV septembre 2009 - mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Les chiffres au-dessus des histogrammes indiquent les densités (moyenne ± SE) sur l'ensemble des 3 taxa. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque espèce pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire.

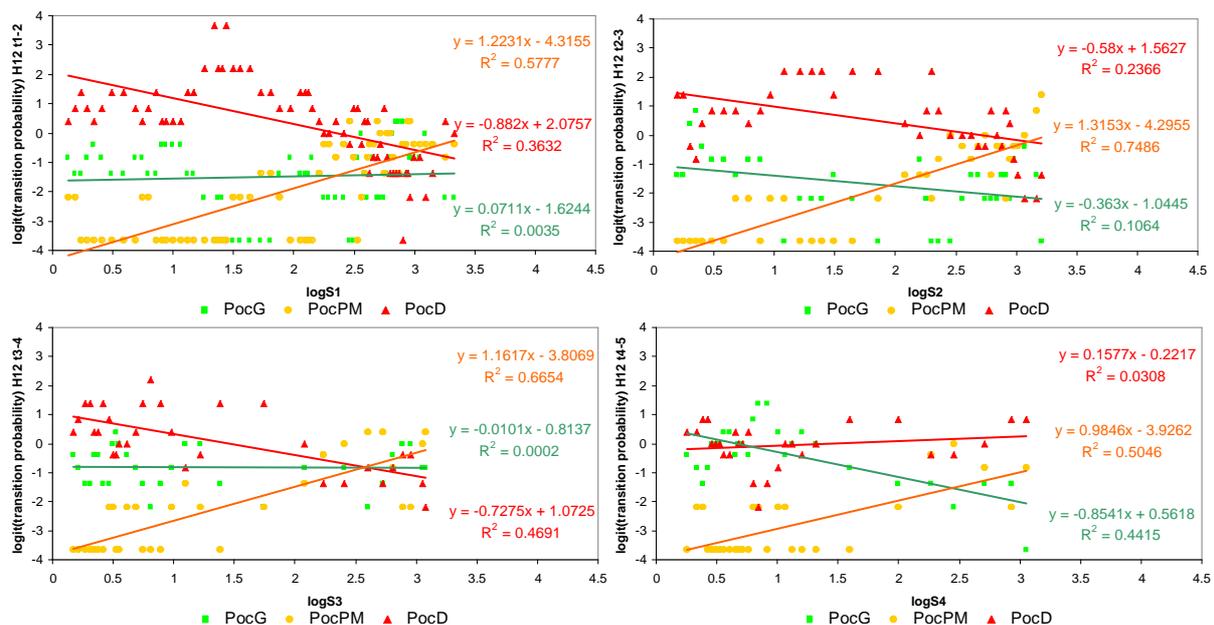
## Susceptibilité de la dynamique de transition

Face à la progression de la perturbation *Acanthaster* à la station Haapiti 12 m, la population d'*Acropora* montre une baisse de la probabilité de croissance des grandes colonies de surface  $\log(S+1) \geq 1,94$  ( $S \geq 86,10 \text{ cm}^2$ ) (Tableau 36, Figure 68). Cette faible probabilité de croissance des grandes colonies sera observée pendant deux échantillonnages semestriels durant la prolifération des *Acanthaster* avant d'augmenter sur la fin de ce suivi pour les colonies de taille  $\log(S+1) \geq 1,15$  ( $S \geq 13,13 \text{ cm}^2$ ). La courbe de probabilité de mortalité partielle de cette population ne montre pas de variation dans le temps, tandis que la probabilité de mortalité augmente sur les plus grandes colonies  $\log(S+1) \geq 2,36$  ( $S \geq 228,09 \text{ cm}^2$ ) avec l'augmentation des densités d'*Acanthaster* et se maintient lors des périodes subséquentes (Tableau 36, Figure 68). Se reporter au Tableau 15 pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.



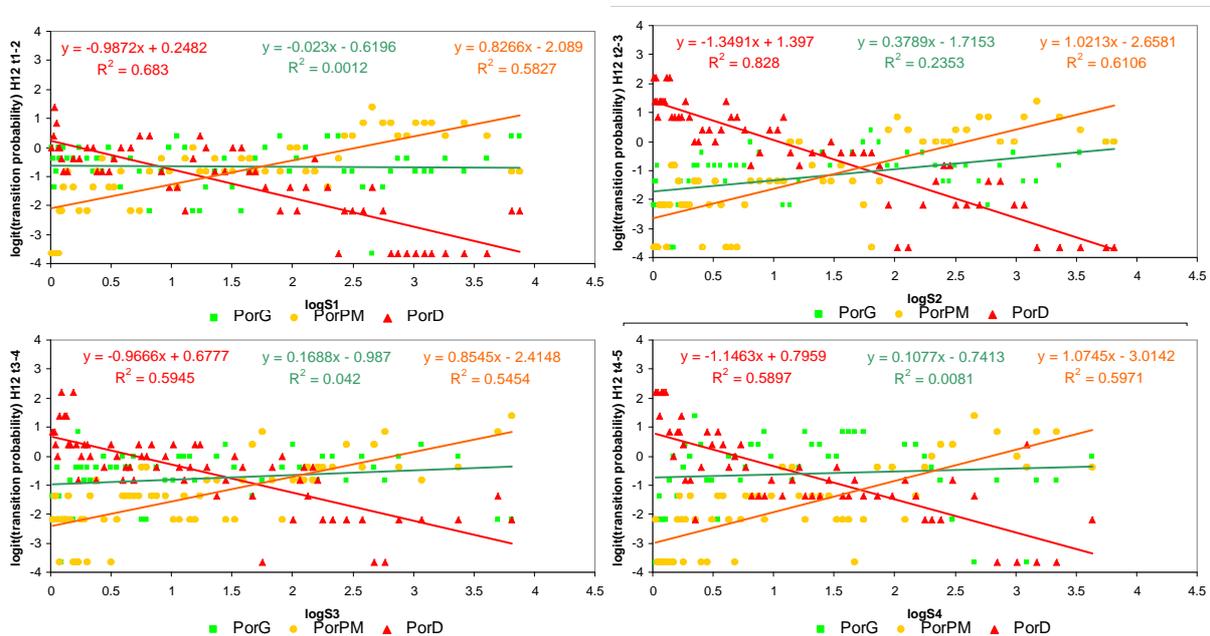
**Figure 68.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y,  $\logit[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) de la population d'*Acropora* (*Acr*) pour la station Haapiti (H) 12 m. Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $t1-2$  mars-septembre 2008,  $t2-3$  septembre 2008 - mars 2009,  $t3-4$  mars-septembre 2009,  $t4-5$  septembre 2009 - mars 2010 (cf., Tableau 14). Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux Tableaux 28, 29 et 30.

Face à la progression de la perturbation *Acanthaster*, la population de *Pocillopora* de la station Haapiti 12 m montre un profil de probabilité de croissance sur la gamme de taille des colonies variable dans le temps (**Figure 69**). Une chute de cette probabilité pour les plus grandes colonies de surface  $\log(S+1) \geq 2,72$  ( $S \geq 523,81 \text{ cm}^2$ ) est tout d'abord observée, puis une hausse sur la quasi-totalité de la gamme de taille pour les colonies de surface  $\log(S+1) \geq 0,91$  ( $S \geq 7,13 \text{ cm}^2$ ), avant d'observer à la fin de ce suivi une hausse pour les plus petites colonies de surface  $\log(S+1) \leq 1,15$  ( $S \leq 13,13 \text{ cm}^2$ ) et une baisse sur les plus grandes colonies  $\log(S+1) \geq 2,43$  ( $S \geq 268.15 \text{ cm}^2$ ) (**Tableau 36**). Cette population ne montre pas de variation quant à la courbe de probabilité de mortalité partielle, tandis que la probabilité de mortalité est tout d'abord maintenue similaire au début de ce suivi, puis diminue sur la quasi-totalité de la gamme de taille pour les colonies de surface  $\log(S+1) \geq 0,77$  ( $S \geq 4,89 \text{ cm}^2$ ), avant de diminuer sur les colonies de petites tailles  $\log(S+1) \leq 0,98$  ( $S \leq 8,55 \text{ cm}^2$ ) et d'augmenter sur les plus grandes colonies de surface  $\log(S+1) \geq 2,12$  ( $S \geq 130.83 \text{ cm}^2$ ) sur la fin du suivi des populations (**Tableau 36, Figure 69**).



**Figure 69.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y,  $\logit[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) de la population de *Pocillopora* (*Poc*) pour la station Haapiti (H) 12 m. Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 28, 29 et 30**.

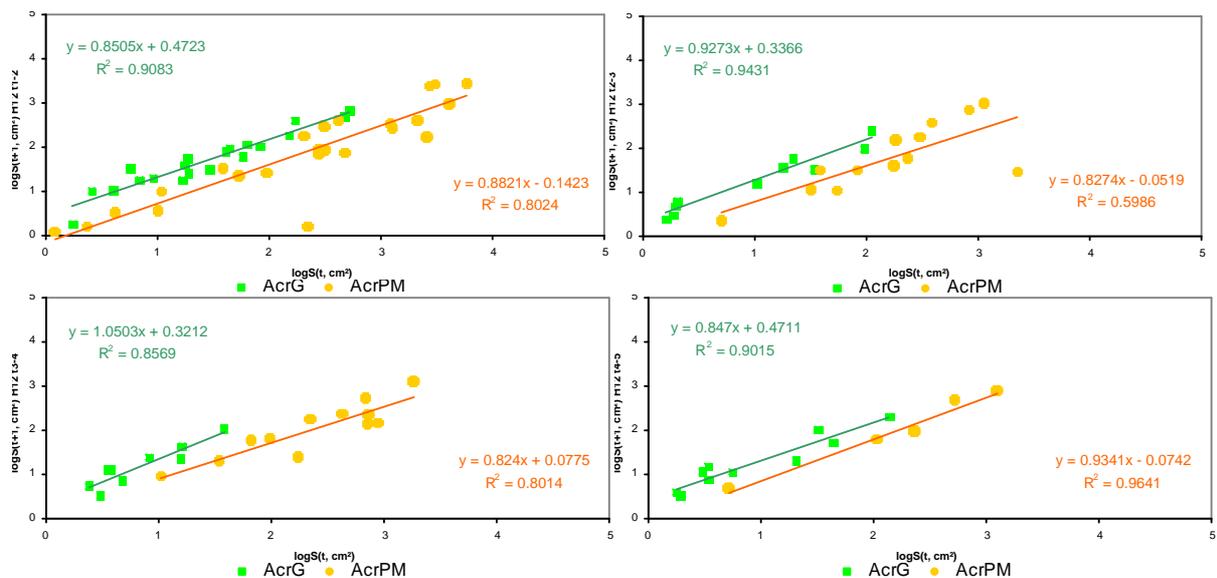
La population de *Porites* de la station Haapiti 12 m montre en premier lieu une chute de la probabilité de croissance des colonies de taille  $\log(S+1) \leq 1,94$  ( $S \leq 86,10 \text{ cm}^2$ ), avant de retrouver sa valeur initiale sur les périodes suivantes (**Tableau 36, Figure 70**). La probabilité de mortalité-partielle des petites colonies de cette population ( $\log[S+1] \leq 1,25$  ;  $S \leq 16,78 \text{ cm}^2$ ) diminue en début de suivi, se maintient durant la prolifération et diminue encore sur la fin de cette étude ( $\log[S+1] \leq 1,31$  ;  $S \leq 19,42 \text{ cm}^2$ ). La probabilité de mortalité des colonies de *Porites* de taille  $\log(S+1) \leq 2,24$  ( $S \leq 172,78 \text{ cm}^2$ ) augmente en début de suivi, ensuite une baisse de la mortalité des petites colonies de taille  $\log(S+1) \leq 1,16$  ( $S \leq 13,45 \text{ cm}^2$ ) et une augmentation sur les plus grandes colonies  $\log(S+1) \geq 3,58$  ( $S \geq 3\ 800,89 \text{ cm}^2$ ) est observée, ce profil étant maintenu jusqu'à la fin de cette étude (**Tableau 36, Figure 70**).



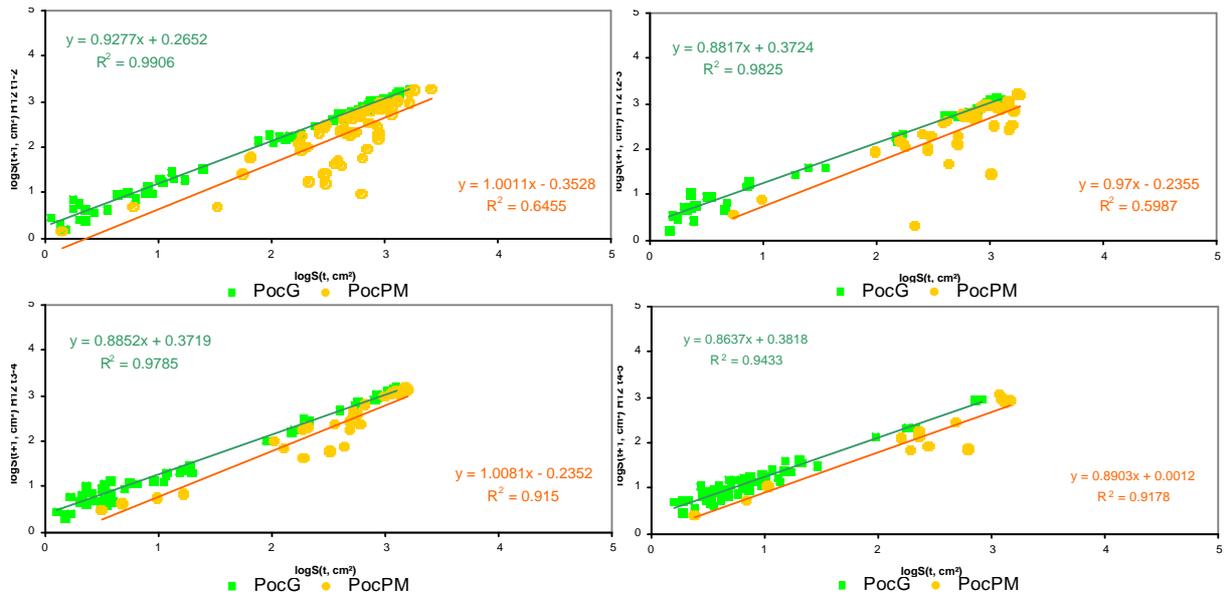
**Figure 70.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y,  $\logit[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) de la population de *Porites* (*Por*) pour la station Haapiti (H) 12 m. Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes, *t1-2* mars-septembre 2008, *t2-3* septembre 2008 - mars 2009, *t3-4* mars-septembre 2009, *t4-5* septembre 2009 - mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 28, 29 et 30**.

### Susceptibilité de la cinétique de transition

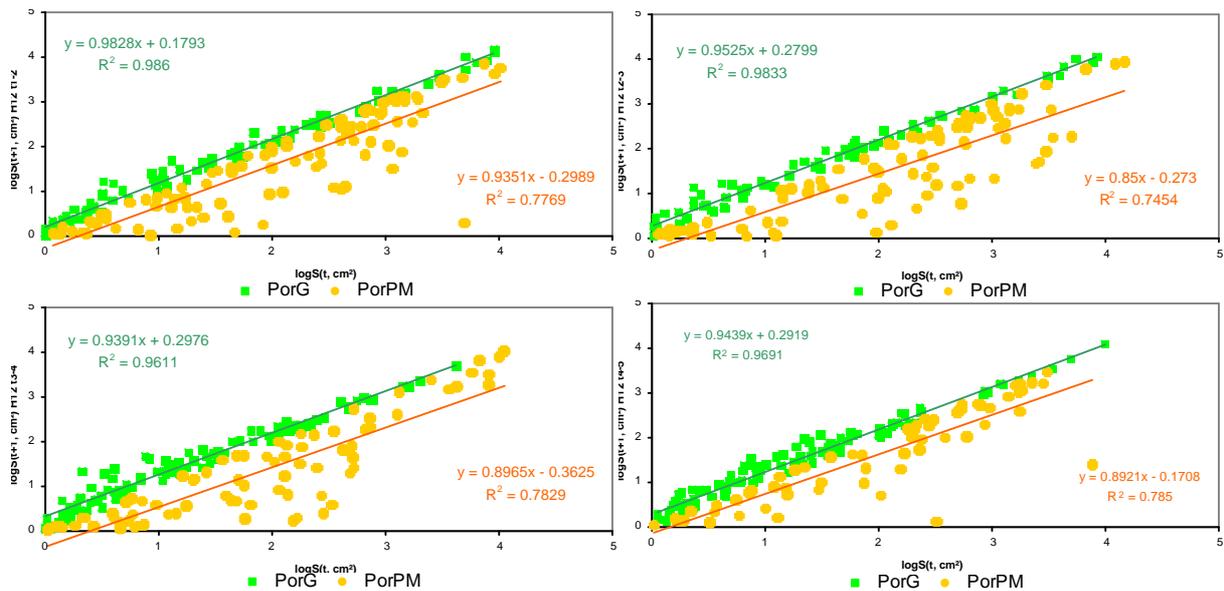
Face à la progression de la perturbation *Acanthaster*, la population d'*Acropora* de la station Haapiti 12 m ne montre pas de variation de la cinétique de croissance ou de mortalité-partielle (Tableau 36, Figure 71). En termes de variation sur les périodes de suivi consécutives, la population de *Pocillopora* montre une augmentation de la vitesse de croissance des petites colonies  $\log(S+1) \leq 1,32$  ( $S \leq 19,89 \text{ cm}^2$ ) dès le début de ce suivi, cette cinétique étant maintenue durant le reste des observations (Figure 72). De même, une hausse de la vitesse de croissance des petites colonies de *Porites*  $\log(S+1) \leq 1,86$  ( $S \leq 71,44 \text{ cm}^2$ ) est observée en début de suivi, tandis que la courbe de mortalité-partielle des colonies diminue à ce moment là dans la gamme de taille  $2,11 \leq \log(S+1) \leq 3,99$  ( $127,82 \leq S \leq 9\,771,37 \text{ cm}^2$ ), puis reste analogue avant de rehausser sur la fin du suivi pour la gamme de taille  $1,50 \leq \log(S+1) \leq 2,27$  ( $30,62 \leq S \leq 185,21 \text{ cm}^2$ ) (Tableau 36, Figure 73). Se reporter au Tableau 15 pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.



**Figure 71.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale des colonies ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) de la population d'*Acropora* (Acr) sur la station Haapiti (H) 12 m. Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $t1-2$  mars-septembre 2008,  $t2-3$  septembre 2008 - mars 2009,  $t3-4$  mars-septembre 2009,  $t4-5$  septembre 2009 - mars 2010 (cf., Tableau 14). Chaque point sur les graphes correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux Tableaux 31 et 32.



**Figure 72.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale des colonies ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) de *Pocillopora* (*Poc*) à la station Haapiti 12 m. Chaque point correspond à une colonie observée sur 2 échantillonnages successifs (cf., **Tableau 14**). Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 31** et **32**.



**Figure 73.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale des colonies ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) de *Porites* (*Por*) à la station Haapiti 12 m. Chaque point correspond à une colonie observée sur 2 échantillonnages successifs (cf., **Tableau 14**). Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux 31** et **32**.

**Tableau 36.** Table synthétique des régions de significativité entre les courbes de distribution des probabilités (haut) et des cinétiques de transition (bas) sur la taille des colonies ( $\log[S+1]$ , avec  $S$  la surface en  $\text{cm}^2$ ) pour chacun des trois taxa entre les différentes périodes d'échantillonnage consécutives à la station Haapiti 12 m. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Les comparaisons entre échantillonnages successifs sont illustrées en gras. L'absence de région de significativité entre 2 courbes est indiquée par NS. Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.

Taxa	<i>Acropora</i>			<i>Pocillopora</i>			<i>Porites</i>		
période	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV
<b>Probabilité croissance</b>	II-III	<b><math>\geq 1.94</math></b>		<b><math>\geq 2.72</math></b>			<b><math>\leq 1.94</math></b>		
	III-IV	$\geq 1.81$	NS	$0.08 \leq x \leq 2.43$	<b><math>\geq 0.91</math></b>		NS	<b><math>\leq 1.88</math></b>	
	IV-V	NS	$1.22 \leq x \leq 2.35$	<b><math>\geq 1.15</math></b>	$\leq 1.76$ & $\geq 4.13$	$\leq 2.00$	<b><math>\leq 1.15</math> &amp; <math>\geq 2.43</math></b>	NS	$\leq 1.95$
<b>Probabilité mortalité-partielle</b>	II-III	NS		NS			<b><math>\leq 1.25</math></b>		
	III-IV	NS	NS	NS	NS		NS	NS	
	IV-V	NS	NS	NS	NS	NS	NS	$\leq 2.12$	NS
<b>Probabilité mortalité</b>	II-III	<b><math>\geq 2.36</math></b>		NS			<b><math>\leq 2.24</math></b>		
	III-IV	NS	NS	$\leq 2.47$	<b><math>0.77 \leq x \leq 3.46</math></b>		$0.18 \leq x \leq 2.81$	<b><math>\leq 1.16</math> &amp; <math>\geq 3.58</math></b>	
	IV-V	NS	$1.53 \leq x \leq 2.21$	NS	$\leq 1.70$ & $\geq 3.34$	$\leq 1.69$	<b><math>\leq 0.98</math> &amp; <math>\geq 2.12</math></b>	$\leq 1.35$	$\leq 1.41$

Taxa	<i>Acropora</i>			<i>Pocillopora</i>			<i>Porites</i>		
période	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV	I-II	II-III	III-IV
<b>Cinétique croissance</b>	II-III	NS		<b><math>\leq 1.32</math></b>			<b><math>\leq 1.86</math></b>		
	III-IV	NS	NS	$\leq 1.50$	NS		$\leq 1.65$	NS	
	IV-V	NS	NS	NS	$\leq 1.15$	NS	NS	$\leq 1.77$	$\geq 2.80$
<b>Cinétique mortalité-partielle</b>	II-III	NS		NS			<b><math>2.11 \leq x \leq 3.99</math></b>		
	III-IV	NS	NS	NS	NS		NS	NS	
	IV-V	NS	NS	NS	NS	NS	NS	NS	<b><math>1.50 \leq x \leq 2.27</math></b>

### III.4. Discussion et perspectives

#### III.4.a. Caractéristiques des populations

Face aux perturbations qui ont affecté les récifs étudiés (*cf.*, **Chapitre II**), les populations de coraux ont montré des structures et des gammes de taille variables dans l'espace, le temps et selon les taxa considérés. Outre son impact sévère sur le recouvrement des différents taxa (*cf.*, **Figure 23**), la perturbation *Acanthaster* a généré une chute progressive de la taille maximale et de la taille moyenne des colonies au sein des populations par une extirpation des plus grandes colonies, ce qui a été quantifiée par une augmentation du coefficient d'asymétrie de la structure de taille des populations. A titre de comparaison avec une étude menée sur les mêmes stations à Moorea en 2001 par Adjeroud *et al.* (2007b), les populations de *Pocillopora* et de *Porites* montrent des structure de taille plus asymétriques, et progressivement plus restreintes en faveur de la dominance des petites colonies lors des échantillonnages successifs (les populations d'*Acropora* n'étant pas échantillonnées par ces auteurs).

La prédation sélective des *Acanthaster* sur les plus grandes colonies au sein des populations peut s'expliquer par une nécessité d'optimisation de la prédation par l'étoile de mer lors des proliférations. En effet, lors d'une explosion démographique d'*Acanthaster*, la pression de prédation est tellement élevée sur les coraux que les populations coralliennes sont rapidement décimées, particulièrement les espèces les plus appréciées des prédateurs (Kayal *et al.* sous presse, *cf.*, **Chapitre II**). Or cette prédation intense implique une raréfaction rapide des proies lors de cette frénésie alimentaire, et une compétition importante entre les *Acanthaster* pour l'accès aux proies (Keesing & Lucas 1992). D'après la théorie de l'*optimum foraging* (théorie de l'approvisionnement optimal), le choix alimentaire des prédateurs pour leurs proies est déterminé par un compromis entre l'énergie gagnée par la consommation d'une proie et l'énergie et le temps dépensés pour sa recherche, son accès et sa capture, de façon à optimiser l'acquisition énergétique par unité temporelle (Emlen 1966 ; MacArthur & Pianka 1966). Cette nécessité d'une prédation rapide et efficace permet d'expliquer d'une part l'extirpation préférentielle des grandes colonies représentant plus de valeurs nutritives pour les *Acanthaster* (Real 1977 ; De'ath & Moran 1998), et d'autre part la migration des densités

de ce prédateur vers des sites et des profondeurs adjacents avec le déclin corallien (*cf.*, **Chapitre II**), à la recherche de zones à fortes valeurs nutritives où les proies coralliennes sont abondantes (Keesing & Halford 1992 ; Keesing & Lucas 1992). En outre, la détectabilité des coraux sur le récif est probablement positivement liée à la taille des colonies, ce qui peut également augmenter la probabilité des prédateurs d'attaquer préférentiellement les plus grandes proies (Cole & Pratchett 2011).

L'extirpation des grandes colonies par l'*Acanthaster* a également engendré une plus grande hétérogénéité de la taille des colonies au sein des populations telle que mesurée par le coefficient de variation de la structure de taille. Cette plus grande hétérogénéité de la taille des colonies au sein des populations de plus petites tailles est communément reportée et caractérise généralement les populations à forte susceptibilité à la mortalité (Bak & Meesters 1998 ; Meesters *et al.* 2001 ; Lins de Barros & Pires 2006b).

#### **III.4.b.** Dynamique des populations face aux conditions environnementales

##### *Recrutement*

Le recrutement corallien a montré une forte variabilité spatio-temporelle et taxinomique. Sur l'ensemble des échantillonnages semestriels sur les 2 années de ce suivi, le recrutement était dominé à  $\approx 80$  % par le genre *Pocillopora*, les genres *Acropora* et *Porites* constituant chacun  $\approx 10$  % des nouvelles recrues recensées. Ces trois taxa ont montré des réponses contrastées face à la perturbation *Acanthaster* et au passage du cyclone *Oli* en termes de recrutement.

Pour *Pocillopora*, le recrutement était inversement corrélé avec le recouvrement corallien et le recouvrement résident du même genre, ce qui souligne une forte dissociation entre la présence des colonies adultes et la disponibilité en larves pélagiques pour la formation de nouvelles colonies, et suggère une part importante d'allo-recrutement<sup>24</sup>. C'est pourquoi le recrutement en *Pocillopora* est corrélé positivement avec le cumul des densités d'*Acanthaster* (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), ainsi qu'avec le recouvrement en turf algal et en sables et débris dont les contributions augmentent avec l'extirpation du recouvrement corallien (cf., **Figure 24**). Le recrutement des *Pocillopora* montre également une corrélation négative avec la densité et la biomasse en *Chaetodon* corallivores. Cette corrélation peut résulter de deux voies d'interactions distinctes, avec soit une relation directe de régulation des densités de recrues par ces prédateurs corallivores, soit une relation indirecte entre deux variables fortement liées au recouvrement corallien (cf., **Figure 28** pour la densité et la biomasse des assemblages de *Chaetodon* corallivores, et **Figure 53** pour la densité des recrues *Pocillopora*). Tandis que cette corrélation résulte probablement d'une combinaison de ces deux voies d'interaction, une étude menée par Penin *et al* (2010) souligne déjà une pression de régulation des juvéniles coralliens par les *Chaetodon* corallivores sur les récifs des pentes externes de Moorea. La forte contribution des *Pocillopora* au recrutement corallien est relativement peu variable spatialement à l'échelle des pentes externes récifales des îles de la Société.

A l'inverse des *Pocillopora*, les populations de *Porites* montrent de faibles taux de recrutement et une tendance positive entre le recouvrement résident et la densité des recrues de ce genre. Cette relation qui suggère un auto-recrutement<sup>25</sup> important explique le déclin progressif de la contribution des *Porites* au recrutement corallien, et la forte variabilité spatiale observée avec un minimum de 3 % à Tiahura 18 m où le recouvrement par ce genre était minimal (cf., **Figure 23**), et un maximum > 20 % à Miri Miri 12 m où la couverture locale en *Porites* était probablement plus importante (*p.s.*, le recouvrement benthique n'a pas été échantillonné sur l'île de Raiatea dans le cadre de cette étude).

---

<sup>24</sup> Chez *Pocillopora*, la densité des recrues était plus importante en absence de recouvrement résident, ce qui, chez les espèces à capacité natatoire larvaire restreinte, pourrait indiquer que les nouvelles recrues ne seraient pas issues de la reproduction des populations locales, mais seraient approvisionnées à partir de populations avoisinantes par dispersion larvaire et connectivité entre les populations.

<sup>25</sup> Chez les espèces à capacité natatoire larvaire restreinte, un taux d'auto-recrutement important doit hypothétiquement générer une relation positive entre la densité des recrues et la taille de la population.

De même que les *Porites*, les populations d'*Acropora* montrent des taux de recrutement relativement faibles et variables dans l'espace. Ces taux sont cependant fortement dissociés du recouvrement résident de ce genre, ce qui suggère un taux d'allo-recrutement intermédiaire entre celui des *Pocillopora* et celui des *Porites*, et une contribution au recrutement indépendante de la couverture corallienne. La densité des recrues *Acropora* est corrélée négativement avec la densité des poissons herbivores de la famille des Scaridae, une corrélation cependant non-observée avec la biomasse de ces assemblages herbivores. Cette observation ne peut pas s'expliquer par une simple prédation accidentelle des Scaridae sur les *Acropora*, étant donné qu'une prédation accidentelle affecterait également le recrutement des autres taxa, et une relation plus forte aurait probablement été détectée pour le genre *Pocillopora* qui présente de plus forts taux de recrutement sur l'ensemble des stations.

D'après Birkeland (1977), les poissons de la famille des Scaridae sont capables de détecter les recrues coralliennes dès un diamètre de 2,5 mm et éviteraient une prédation accidentelle sur les jeunes coraux au-delà de cette taille. Cependant, certaines espèces de Scaridae sont connues pour exercer une prédation ciblée sur des colonies du genre *Porites* (Miller & Hay 1998 ; Mumby 2009 ; Venera-Ponton *et al.* 2011) bien que ces cas semblent constituer des singularités, d'autant plus que d'après Rotjan & Lewis (2005) la prédation des Scaridae sur les colonies de *Porites* ciblerait des zones riches en faune endolithique ou en épifaune représentant de fortes valeurs nutritionnelles. En outre, le fait que la relation négative entre la densité des recrues d'*Acropora* et les assemblages de Scaridae ne soit observée qu'avec la densité et non la biomasse de ces poissons, pourrait indiquer qu'il s'agit d'une prédation exercée par les jeunes Scaridae qui sont généralement rencontrés en larges bancs de dizaines d'individus (*i.e.*, forte densité, faible biomasse) et non par les grands adultes qui sont généralement moins grégaires (*i.e.*, faible densité, forte biomasse ; Overholtzer & Motta 2000). Reste à savoir si les jeunes Scaridae ont une préférence pour les jeunes colonies d'*Acropora*, ou alors si ces jeunes herbivores inexpérimentés prennent les petites colonies d'*Acropora* de couleur verte pour des algues (voir **Figure 74**), ou encore si à ce stade de développement les juvéniles Scaridae ont tendance à tester la nourriture pour leur apprentissage nutritionnel.



**Figure 74.** Photographies illustrant des colonies juvéniles de *Pocillopora* sp. (couleur blanche) et d'*Acropora globiceps* (couleur verte) de diamètre  $\approx 2$  cm poussant sur les branches d'une colonie morte d'*Acropora* (photographie de gauche), et un collecteur à sédiment portant des traces de morsures présumées délaissées par des poissons herbivores de la famille des Scaridae (photographie de droite). Ce collecteur à sédiment a été fabriqué à partir d'un matériel en plastique en mimique végétale notamment utilisé en tant que gazon synthétique. La morsure présumée des herbivores sur ce dispositif est probablement due à cet aspect de gazon que le brouteur prendrait pour du turf algal.

© Photos Mohsen Kayal.

Une régulation densité-dépendante du recrutement par saturation de la capacité de charge de l'habitat est observée uniquement pour *Pocillopora*, le taxon présentant le plus fort taux de recrutement. Une étude menée par Penin (2007) dans le cadre de sa thèse portant sur le rôle du recrutement dans la structuration des populations de coraux sur les récifs de Moorea avait également révélée une corrélation positive entre la densité des recrues *Pocillopora* et la quantité d'espace non occupée par les autres communautés benthiques sur des plaques artificielles de recrutement, une relation également non vérifiée avec les autres taxa de coraux présentant de plus faibles taux de recrutement. D'après le modèle de régulation des communautés proposé par Menge & Sutherland (1987), la pression de régulation compétitive ne devient prépondérante qu'à de fortes valeurs de recrutement, les interactions densité-dépendantes jouant un plus faible rôle dans les assemblages à faibles taux de recrutement (**Figure 7**). La capacité de charge de l'habitat en termes de surface de substrat disponible pour l'installation des larves étant cependant limitée, une régulation du recrutement, bien que cryptique à l'échelle de cette étude, s'exerce probablement également sur les taxa à plus faibles taux de recrutement (Caley *et al.* 1996 ; Carlon 2001 ; Shima & Osenberg 2003).

A noter que l'absence de relation négative entre le recouvrement des communautés algales (*i.e.*, macro-algue, turf algal et algue calcaire encroûtante) et le recrutement corallien notifie que l'occupation de l'habitat par ces composants benthiques ne limite pas la colonisation par les recrues. Les communautés algales sont identifiées tels les principaux compétiteurs des coraux sur les récifs coralliens, notamment en raison de leurs capacités à inhiber le recrutement, la croissance, la survie et la fécondité des coraux, et à générer des *phase-shifts* suite à des phénomènes de mortalité massive corallienne (Miller & Hay 1996 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Box & Mumby 2007). L'absence d'une inhibition du recrutement corallien par les communautés algales sur les récifs polynésiens semble en partie due à la forte pression de régulation de ces communautés algales par les assemblages herbivores (*cf.*, **Chapitre II** de ce manuscrit).

De même, l'augmentation du recouvrement en sables et débris, substrats peu adaptés au recrutement corallien (Fox *et al.* 2003 ; Fox 2004 ; Kayal 2006), ne montre pas d'effet négatif sur la densité des recrues de coraux, ce qui suggère une disponibilité de substrat adapté au recrutement en assez grande quantité sur le récif. L'absence de corrélation négative entre la densité d'*Acanthaster* et celle des recrues coralliennes peut s'expliquer quant à elle par le bénéfice moindre qu'apporterait à ces prédateurs une prédation sur de si petites proies. En effet, selon la théorie de l'*optimum foraging* (se reporter à la section **III.4.a.**) une prédation sur de trop petites proies ne favorise pas l'acquisition énergétique et la *fitness* du prédateur (Emlen 1966 ; MacArthur & Pianka 1966).

Le passage du cyclone tropical *Oli* en février 2010 a fortement affecté l'architecture récifale en brisant et arrachant de nombreuses colonies (se reporter à la **Figure 11**), notamment des colonies mortes faisant office de substrat pour l'installation des nouvelles recrues. Cet évènement a affecté le recrutement des populations d'*Acropora* et de *Pocillopora* mais non de *Porites* sur les stations situées sur la côte Nord de Moorea. Cette différence de susceptibilité des recrues au passage du cyclone peut être en partie due à différents profils d'installation des larves de ces espèces selon les caractéristiques du substrat. En effet, d'après une étude menée par Norström *et al.* (2007), la morphologie du substrat sur le récif détermine dans une certaine mesure la composition des recrues qui le colonisent, et les différents taxa de coraux ont tendance à recruter sur des substrats de morphologies similaires à leur morphologie adulte respective (*i.e.*, recrutement sélectif sur des substrats branchus pour

*Acropora* et *Pocillopora*, et sur des substrats massifs pour *Porites*, cf., **Figure 42**). Etant donné qu'une perturbation physique, du type de celle générée par le passage du cyclone *Oli* sur les récifs de Moorea, a généralement plus d'impact sur des squelettes de coraux branchus que sur des squelettes massifs (cf., **Figure 11**), un recrutement sélectif des espèces considérées sur leurs morphologies respectives, tel que suggéré par Norström *et al.* (2007), pourrait expliquer la différence de susceptibilité du recrutement des taxa face au cyclone. Cette différence de susceptibilité au cyclone a résulté en un essor de la contribution des *Porites* au recrutement corallien sur les stations les plus exposées sur la côte Nord de Moorea.

L'ensemble des variabilités dans la réponse du recrutement des différents taxa de scléactiniaires face à la dynamique des communautés générée par la prolifération des *Acanthaster* et par l'occurrence du cyclone, a engendré une grande hétérogénéité du recrutement corallien en termes de densité et de composition aux échelles locale, insulaire et régionale.

#### *Dynamique de transition*

Face aux perturbations qui ont affecté les récifs étudiés (cf., **Chapitre II**), les populations de coraux ont montré une dynamique de transition (*i.e.*, probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité) fortement variable dans l'espace et dans le temps, ainsi que selon les taxa considérés. Face à la prédation des *Acanthaster*, les populations coralliennes ont montré une chute de la taille moyenne des colonies au sein des populations (se reporter à la section **III.4.a.**). Ces populations de plus petites tailles se sont caractérisées pour chacun des trois taxa par une plus forte mortalité des plus grandes colonies. Ce résultat souligne encore une fois la prédation sélective des *Acanthaster* envers les grandes colonies, une prédation qui s'intensifie d'autant plus sur les grandes proies au fur et à mesure de leur raréfaction au sein des populations.

Pour *Acropora*, la probabilité de croissance n'a pas montré de corrélation avec les divers facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans le cadre de cette étude, tandis que la probabilité de mortalité partielle des plus grandes colonies a montré une chute avec le déclin du recouvrement corallien et des densités de *Chaetodon* corallivores, ainsi qu'avec l'essor de la couverture en turf algal. A l'inverse, la probabilité de mortalité partielle des plus petites

colonies d'*Acropora* a augmenté avec le déclin de la taille moyenne des colonies au sein des populations et avec la chute en biomasses des assemblages de *Chaetodon* corallivores. Pour *Pocillopora*, la probabilité de mortalité des plus grandes colonies a augmenté avec le déclin du recouvrement corallien total et du recouvrement par le même genre. Pour ces deux taxa, le maintien d'une forte probabilité de mortalité sur l'ensemble de cette étude a engendré un déclin rapide des populations.

Pour *Porites*, la probabilité de mortalité des plus grandes colonies a augmenté avec le déclin du recouvrement par le même genre, tandis que la probabilité de mortalité partielle a diminué sur l'ensemble de la gamme de taille avec la progression de la perturbation *Acanthaster*. De même, les populations de *Porites* caractérisées par de plus grandes colonies ont montré une plus grande probabilité de mortalité partielle sur l'ensemble de la gamme de taille. Cette capacité des *Porites* à montrer une mortalité partielle plutôt que totale et à favoriser la survie a déjà été soulignée dans une étude expérimentale portant sur la prédation des *Acanthaster* sur les populations de coraux (Kayal *et al.* sous presse). Une mortalité partielle qui cependant s'intensifie et se rapproche de plus en plus d'une mortalité totale avec l'accroissement de la pression de prédation. Avec l'augmentation de la couverture en turf algal, la probabilité de croissance des plus grandes colonies, ainsi que la probabilité de mortalité partielle de l'ensemble de la gamme de taille des colonies de *Porites* a diminué en faveur d'une plus forte probabilité de mortalité. Ce taxa est en effet reconnu pour montrer une susceptibilité élevée à la compétition, notamment face aux communautés algales (Miller & Hay 1998 ; Lirman 2001 ; Jompa & McCook 2002 ; Connell *et al.* 2004). La probabilité de mortalité des plus grands *Porites* a augmenté avec le déclin des densités et des biomasses de *Chaetodon* corallivores, tandis que la probabilité de mortalité partielle a diminué sur l'ensemble de la gamme de taille.

Dans l'ensemble, face à une augmentation progressive de la pression de prédation par les *Acanthaster*, les colonies coralliennes adultes (ou de grande taille) ont tendance à montrer dans un premier temps une chute de la probabilité de croissance en faveur de la mortalité partielle, puis une chute de la probabilité de mortalité partielle en faveur d'une mortalité totale (Kayal *et al.* sous presse). L'ensemble de ces dynamiques a généré le déclin progressif des populations coralliennes sur les pentes externes récifales de Moorea, Raiatea et différentes îles affectées par la prolifération des *Acanthaster* et par le cyclone tropical (*cf.*, **Chapitre II**).

### *Cinétique de transition*

Face aux perturbations qui ont affecté les récifs étudiés (*cf.*, **Chapitre II**), les colonies coralliennes ont montré des cinétiques de croissance et de mortalité partielle variables selon les conditions environnementales et les taxa. Les plus grandes colonies d'*Acropora* ont montré des phénomènes de mortalité partielle plus intenses avec le déclin de la biomasse des *Chaetodon* corallivores, ce qui peut être dû au fort lien entre la taille de ces assemblages et progression des perturbations (**Figures 27 et 28**). Pour *Acropora*, la mortalité partielle était plus intense sur les sites à plus fort recouvrement en algue calcaire encroûtante.

La vitesse de croissance des plus petites colonies de *Pocillopora* a montré une augmentation avec le recouvrement en turf algal. De même pour *Porites*, la cinétique de croissance des colonies a augmenté avec le cumul des densités d'*Acanthaster* observées depuis le début de la prolifération (estimateur de l'avancement de la perturbation *Acanthaster*), avec la couverture en turf algal et en algue calcaire encroûtante, et avec le déclin du recouvrement corallien et du recouvrement du même genre. Cet essor de la croissance des petites colonies de *Pocillopora* et de *Porites* avec l'avancement de la perturbation *Acanthaster* peut être dû au déclin de la couverture corallienne sur les stations, qui favoriserait indirectement les jeunes colonies en les libérant d'une pression de compétition pour l'espace (Cox 1986 ; Kayal *et al.* sous presse).

A l'inverse, la vitesse de croissance des *Porites* a diminué avec la densité des corallivores, *Acanthaster* (estimateur de l'intensité de la perturbation *Acanthaster*) et *Chaetodon*, ainsi qu'avec la biomasse de ces poissons. Cette relation illustrerait la régulation non-létale des populations coralliennes telle qu'exercée quotidiennement par les prédateurs sur le récif (Cox 1986 ; Cole *et al.* 2011 ; Shantz *et al.* 2011). Telle qu'observée lors d'une étude annexe (Kayal *et al.* sous presse), la mortalité partielle des plus grandes colonies de *Porites* s'est intensifiée avec le déclin du recouvrement corallien. A l'inverse, la mortalité partielle des plus petites colonies de *Porites* a diminué avec l'essor de la couverture en turf algal.

### III.4.c. Importance des traits d'histoire de vie

#### *Diversité des traits d'histoire de vie*

Face aux perturbations qui ont affecté les récifs étudiés (*cf.*, **Chapitre II**), les trois taxa de coraux ont montré une forte variabilité dans leur susceptibilité et dans leur réponse en termes de structure de taille des populations, de recrutement, de dynamique de transition et de cinétique de transition (*cf.*, **III.4.a.** et **III.4.b.**). Afin d'être en mesure de comparer les traits d'histoire de vie de ces taxa dans des conditions environnementales relativement similaires et les moins variables possibles (*i.e.*, en dehors de l'action directe de perturbations), un échantillonnage représentant un environnement le moins perturbé possible a été retenu. Cet échantillonnage a été identifiée en tant que la période de suivi mars-septembre 2008 à la station Haapiti 12 m (*cf.*, section **III.3.e.**).

Sous cet environnement relativement peu perturbé, les populations des trois taxa de coraux montrent des structures de taille contrastées, même sans tenir compte de la variabilité spatiale et temporelle (*i.e.*, sur un même échantillonnage et à l'échelle d'une station, **Figure 46**), ce qui souligne une variabilité dans leur dynamique et leur susceptibilité aux perturbations passées (Bak & Meesters 1998 ; Meesters *et al.* 2001 ; Lins de Barros & Pires 2006b ; Adjeroud *et al.* 2007b). Les paragraphes qui suivent décrivent ces différences dans les traits d'histoire de vie de ces espèces (*i.e.*, taux de recrutement, dynamique de transition, cinétique de transition). Les principales caractéristiques des traits d'histoire de vie des taxa étudiés sont résumés dans le **Tableau 37**.

En période de perturbation minimale, le genre *Pocillopora* représente environ deux-tiers des recrues échantillonnées, tandis que les genres *Acropora* et *Porites* constituent à eux deux le tiers restant. Cette dominance des Pocilloporidae dans le pool des recrues a déjà été soulignée grâce aux suivis à long terme du recrutement corallien sur les récifs de Moorea (Adjeroud *et al.* 2007a ; Penin 2007).

Sous cet environnement relativement peu perturbé, les trois taxa de coraux montrent des profils de probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité distribués globalement de façons analogues, avec une probabilité de mortalité partielle qui augmente et une probabilité de mortalité qui diminue avec la taille des colonies, tandis que la probabilité de croissance est relativement peu variable sur l'ensemble de la gamme de taille. *Acropora* et *Pocillopora* montrent des dynamiques de transition similaires qui cependant contrastent avec la dynamique du genre *Porites*.

Le genre *Porites* montre une probabilité de croissance supérieure aux colonies d'*Acropora* sur la quasi-totalité de la gamme de taille des colonies (dès une taille millimétrique avec un diamètre hypothétique d'environ 0,3 cm, *cf.*, **Tableau 15**), et une probabilité de mortalité partielle plus grande sur les colonies juvéniles et les petits adultes (diamètre hypothétique inférieur à 10 cm). De même, les colonies du genre *Porites* ont une probabilité de croissance supérieure aux colonies de *Pocillopora* jusqu'à une taille de grande colonie adulte de diamètre hypothétique supérieure à 30 cm (*cf.*, **Tableau 15**), et une probabilité de mortalité partielle supérieure sur l'ensemble de la gamme de taille des colonies. Sous un environnement peu perturbé, les colonies *Porites* montrent une probabilité de mortalité toujours inférieure aux colonies d'*Acropora* et de *Pocillopora*. Cette plus faible mortalité des *Porites* sur les récifs de la Polynésie française avait déjà été suggérée lors des études sur la taille et sur la structure de taille des populations (Adjeroud *et al.* 2007b, 2009). La présente étude sur la dynamique des populations souligne que cette persistance est acquise non seulement par une plus forte probabilité de croissance, mais également une importante probabilité de mortalité partielle plutôt que de mortalité totale des colonies sur le récif.

Les taxa étudiés montrent des cinétiques de croissance variables. Les colonies d'*Acropora* montrent une plus grande vitesse de croissance que les *Pocillopora* et les *Porites* au stade juvénile jusqu'à un diamètre hypothétique  $\approx 4$  cm (*cf.*, **Tableau 15**). Le genre *Acropora* est en effet reconnu pour être un excellent compétiteur dans diverses régions, notamment grâce à une croissance rapide qui lui permet une préemption des ressources et de l'espace sur le récif (Stimson 1985 ; Harriott 1999 ; Baird & Hughes 2000 ; Connell *et al.* 2004). Les petits juvéniles *Pocillopora* ont des cinétiques de croissance plus élevés que les petits *Porites* (en dessous d'un diamètre hypothétique  $\approx 0,8$  cm), tandis qu'à l'inverse les *Porites* grandissent plus vite que les *Pocillopora* sur les grandes tailles de colonies (colonies

adultes de diamètre hypothétique supérieur à 8 cm, *cf.*, **Tableau 15**). Les trois taxa ne montrent pas de différences significatives en ce qui concerne la cinétique de mortalité partielle sous cet environnement.

**Tableau 37.** Synthèse des principales caractéristiques des traits d’histoire de vie des trois taxa étudiés. Les deux dernières colonnes font référence à la densité et à la taille des colonies rencontrées sur la période de cette étude.

<b>Taxon</b>	<b>Recrutement</b>	<b>Croissance</b>	<b>Mortalité</b>	<b>Densité rencontrée</b>	<b>Taille observée</b>
<i>Acropora</i>	allo-recrutement	faible probabilité	forte susceptibilité	faible	petite
	intermédiaire	forte cinétique	principalement totale	variable	
<i>Pocillopora</i>	allo-recrutement	probabilité et cinétique	susceptibilité	élevée	intermédiaire
	dominant	intermédiaires	intermédiaire	omniprésent	
<i>Porites</i>	auto-recrutement	forte probabilité	faible susceptibilité	intermédiaire	grande
	dominant	faible cinétique	principalement partielle	variable	

### *Susceptibilités aux perturbations*

Les trois taxa de coraux ont montré une forte variabilité dans leur susceptibilité et dans leur réponse aux perturbations en termes de structure de taille des populations, de recrutement, de dynamique de transition et de cinétique de transition (*cf.*, sections **III.4.a.** et **III.4.b.**). Afin d’être en mesure de comparer la susceptibilité de ces taxa aux perturbations (*i.e.*, prolifération d’*Acanthaster* et dans une moindre mesure passage d’un cyclone) sur une même localité récifale, les périodes d’échantillonnage consécutives à Haapiti 12 m ont été considérées (*cf.*, section **III.3.f.**).

Face à la prolifération des *Acanthaster* à la station Haapiti 12 m, les trois taxa de coraux montrent une chute progressive de la taille des colonies et des populations. Cependant, ces taxa ne montrent pas des réponses analogues en termes de dynamique des populations, ce qui influence grandement la variabilité de leur structure de taille dans le temps (Bak & Meesters 1998 ; Meesters *et al.* 2001 ; Adjeroud *et al.* 2007b).

Avec la progression de la prolifération des *Acanthaster* et avec le passage du cyclone tropical *Oli*, les populations d'*Acropora*, *Pocillopora* et *Porites* de la station Haapiti 12 m ne montrent pas de variabilité dans leur taux de recrutement sur les 2 années de ce suivi. Cependant, une réponse variable du recrutement face à ces perturbations a été détectée à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea selon les traits d'histoire de vie respectifs de ces taxa (se reporter à la section **III.4.b.**).

Les densités importantes du prédateur *Acanthaster* et le passage du cyclone tropical *Oli* ont fortement influencé la dynamique des populations de coraux sur le récif, avec cependant une réponse variable selon les taxa considérés. A la station Haapiti 12 m, la plus forte probabilité de mortalité des grandes colonies est atteinte dès l'augmentation de la pression de prédation des *Acanthaster* pour la population d'*Acropora* et de *Pocillopora* (lors de la deuxième période de suivi, septembre 2008 - mars 2009, *cf.*, **Tableau 14**), et seulement au semestre suivant pour la population de *Porites* (mars-septembre 2009, **Figures 68, 69 et 70**). Ce délai dans l'affectation des différents taxa par la prédation des *Acanthaster* a également été observé avec les taux de recouvrement des principaux genres rencontrés sur les récifs de Moorea, et suit les préférences alimentaires de ce prédateur (*cf.*, **Chapitre II**). En effet, ces prédateurs ont naturellement tendance à cibler leurs proies favorites par ordre de priorité (*i.e.*, parmi les trois taxa *Acropora* puis *Pocillopora*), et s'attaquent aux proies moins appréciées (*i.e.*, parmi les trois taxa *Porites*) qu'après raréfaction de celles-ci (Kayal *et al.* sous presse).

*Acropora* constitue la proie favorite des *Acanthaster* et ses populations sont les plus susceptibles à cette perturbation (*cf.*, **Chapitre II**). Avec la progression de la perturbation à la station Haapiti 12 m, la probabilité de croissance des colonies *Acropora* adultes (à partir d'une taille de jeune adulte de diamètre hypothétique 5 cm, *cf.*, **Tableau 15**) chute, tandis que leur probabilité de mortalité augmente (au-delà d'un diamètre hypothétique de 8,5 cm) et restera élevée sur l'ensemble de la durée de la prolifération, ainsi que sur la période cyclonique (**Figure 68**). Cette dynamique résulte en une extirpation rapide des grandes colonies d'*Acropora* sur la plupart des stations.

Les *Acanthaster* montrent une préférence intermédiaire envers les *Pocillopora* (cf., **Chapitre II**). A Haapiti 12 m, cette population montre dans un premier temps une chute de la probabilité de croissance des adultes (diamètre hypothétique d'environ 13 cm, cf., **Tableau 15**) face à ces prédateurs, avant d'observer une hausse de cette probabilité et une baisse de la mortalité sur la période subséquente (**Figure 69**). Cependant, la probabilité de croissance de cette population montre à nouveau une chute et la probabilité de mortalité ré-augmente pendant la période cyclonique sur les colonies adultes (diamètre hypothétique supérieure à 10 cm et 6,5 cm respectivement, cf., **Tableau 15**). Cette dynamique engendre un déclin progressif de la taille des colonies au sein des populations.

Parmi les trois taxa considérés, le genre *Porites* est le moins apprécié des *Acanthaster*, et ces prédateurs ne s'attaquent effectivement à ces proies qu'après l'extirpation de leurs proies favorites (cf., **Chapitre II**). Avec la progression de la perturbation *Acanthaster* à la station Haapiti 12 m, cela se traduit pour la population de *Porites* par une chute de la probabilité de croissance des colonies adultes (diamètre hypothétique  $\geq 5$  cm, cf., **Tableau 15**) et de la probabilité de mortalité partielle des colonies juvéniles de diamètre hypothétique  $\leq 2,5$  cm, et une augmentation de la probabilité de mortalité des colonies juvéniles et adultes de diamètre hypothétique  $\leq 7,5$  cm (**Figure 70**). La probabilité de mortalité des grandes colonies adultes de *Porites* (diamètre hypothétique  $\geq 35$  cm) continuera à augmenter sur la fin de la prolifération et restera forte sur la période cyclonique, alors que les colonies juvéniles de *Porites* de diamètre hypothétique  $\leq 2,5$  cm montrent une chute de la probabilité de mortalité partielle. L'essor global de la probabilité de mortalité au détriment des probabilités de croissance et de mortalité partielle réduit progressivement la taille des colonies et des populations de *Porites*.

A l'échelle de la station Haapiti 12 m, la cinétique de croissance des *Acropora* reste inchangée face à la dynamique des communautés générée par les perturbations *Acanthaster* et cyclone, tandis que *Pocillopora* et *Porites* montrent une hausse de la vitesse de croissance des colonies juvéniles sur la période de perturbation *Acanthaster* (diamètre hypothétique  $\leq 2,5$  cm et  $\leq 5$  cm respectivement, cf., **Tableau 15**). Cette hausse de la vitesse de croissance des petits *Pocillopora* et *Porites* peut être due à une libération de ces colonies d'une pression de compétition grâce à la prédation des *Acanthaster* sur les coraux adultes (cf., sections **III.4.a.** et **III.4.b.**). En effet, étant donné que la compétition est un processus relativement lent qui

régule les populations sur des échelles temporelles plus longues que la prédation (Gurevitch *et al.* 2000 ; Chesson & Kuang 2008), et étant donné que les coraux sont des organismes sessiles à vitesse de croissance lente et au cycle de vie long, les prédateurs peuvent substantiellement interférer avec les interactions compétitives entre les colonies, notamment selon leurs préférences alimentaires pour les proies (Cox 1986 ; Faure 1989 ; Pratchett *et al.* 2009). Ce type d'interaction constitue une interaction positive indirecte, et est reconnu pour jouer un rôle fondamental dans la régulation et la résilience des communautés (Kayal *et al.* sous presse). A Haapiti 12 m, la mortalité partielle des colonies adultes de *Porites* (diamètre hypothétique  $\geq 6,5$  cm, *cf.*, **Tableau 15**) s'intensifie sous la pression de prédation des *Acanthaster*. Cette relation négative entre la taille des colonies survivantes et la pression de prédation des *Acanthaster* a déjà été observée sur les trois taxa étudiés sur les récifs de Moorea (Kayal *et al.* sous presse).

#### **III.4.d.** Stratégie de vie des taxa

##### *Synthèse des principales caractéristiques des taxa*

Face aux diverses conditions environnementales rencontrées sur les récifs, les taxa de coraux étudiés ont montré une forte variabilité dans leur susceptibilité et leur réponse en termes de structure de taille des populations, de recrutement, de dynamique et de cinétique de transition, et ce à différentes échelles spatiales, temporelles et taxinomiques (*cf.*, sections **III.4.a.** à **III.4.c.**). Basée sur ces données quantitatives de dynamique des populations, la présente section synthétise les principaux traits d'histoire de vie de ces taxa afin d'examiner les différentes stratégies qui font de ces espèces les taxa dominants des communautés coralliennes dans l'Indo-Pacifique.

*Pocillopora* est le taxon qui investit le plus dans la production et la dispersion des larves (Adjeroūd *et al.* 2007a ; McClanahan *et al.* 2007 ; Penin 2007). L'allo-recrutement semble important pour ce taxa, comme le suggèrent nos résultats (**Tableau 37**) ainsi que ceux d'une étude de génétique de populations qui met en évidence des flux géniques très intenses à l'échelle de l'archipel de la Société (Magalon *et al.* 2005). Grace à cette caractéristique, *Pocillopora* dispose des meilleurs atouts pour la colonisation de nouveaux habitats ou encore la recolonisation de sites dénudés du recouvrement corallien suite à une perturbation. Les colonies de *Pocillopora* montrent une cinétique de croissance, une capacité compétitrice et une susceptibilité aux perturbations naturelles intermédiaires entre les genres *Acropora* et *Porites* (Harriott 1999 ; Connell *et al.* 2004; McClanahan *et al.* 2007 ; Adjeroūd *et al.* 2009 ; Kayal *et al.* sous presse). Les populations de *Pocillopora* se caractérisent par des tailles de colonies relativement petites avec des longévités relativement courtes (Adjeroūd *et al.* 2007b, la présente étude).

Les espèces de *Porites* massifs se caractérisent par une grande résistance face à diverses perturbations tels que les phénomènes de blanchissement (McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007b), les cyclones (De'ath & Moran 1998 ; Adjeroūd *et al.* 2005 ; la présente étude) ou encore les proliférations d'*Acanthaster planci* (Faure 1989 ; De'ath & Moran 1998 ; Pratchett 2009 ; Kayal *et al.* sous presse). A l'inverse de *Pocillopora*, le genre *Porites* investit faiblement dans la production et la dispersion des larves pour la colonisation de nouveaux habitats (Adjeroūd *et al.* 2007a ; Penin 2007). La contribution de l'auto-recrutement au maintien des populations locales semble importante (**Tableau 37**). De même, les colonies de *Porites* présentent généralement une faible vitesse de croissance et une faible capacité compétitrice sur le substrat, notamment face aux autres scléactiniaires ou à diverses communautés algales (Miller & Hay 1998 ; Lirman 2001 ; Jompa & McCook 2002 ; Connell *et al.* 2004). Néanmoins, une fois établies sur le récif, les colonies de *Porites* sont difficilement extirpables grâce à leur forte résistance aux perturbations et à leur capacité à montrer une mortalité partielle plutôt que totale (Kayal *et al.* sous presse ; la présente étude), ce qui se traduit par une forte longévité, de grandes tailles, et une persistance des colonies au sein des habitats récifaux (Adjeroūd *et al.* 2007b ; McClanahan *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2008 ; Adjeroūd *et al.* 2009).

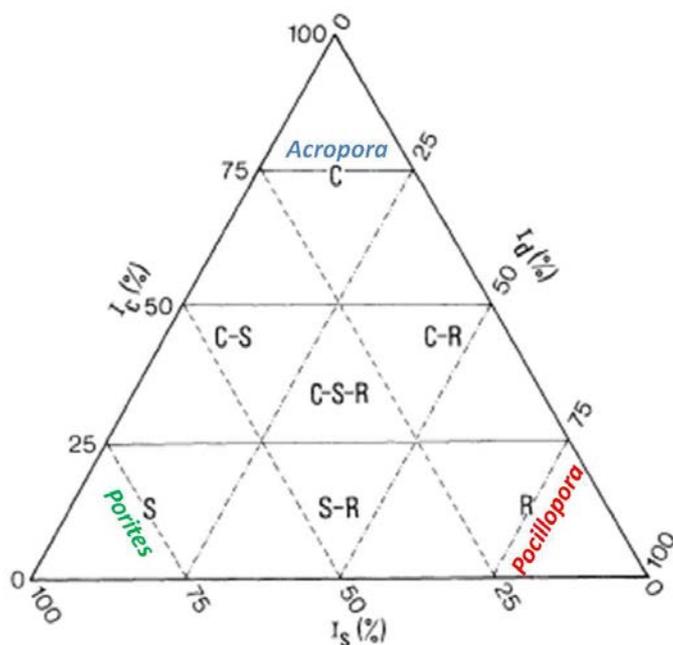
Le genre *Acropora* se caractérise par une vitesse de croissance relativement élevée et une bonne compétitivité des colonies pour la préemption de l'espace et des ressources sur le récif (Stimson 1985 ; Harriott 1999 ; Baird & Hughes 2000 ; Connell *et al.* 2004). En termes de recrutement, le genre *Acropora* montre une stratégie intermédiaire entre les genres *Pocillopra* et *Porites* (**Tableau 37**), avec un recrutement relativement faible et dissocié des populations résidentes (Adjeroud *et al.* 2007a ; Penin 2007 ; la présente étude). Le genre *Acropora* montre une grande susceptibilité à diverses perturbations tels que les phénomènes de blanchissement (McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007b), les cyclones (Adjeroud *et al.* 2005, 2009), ou encore les proliférations d'*Acanthaster planci* (Faure 1989 ; De'ath & Moran 1998 ; Pratchett *et al.* 2009 ; Kayal *et al.* sous presse). Ces perturbations semblent restreindre les populations d'*Acropora* à de petites tailles de colonies, et résultent en une extirpation rapide des *Acropora* des communautés coralliennes due à une forte probabilité de mortalité et des phénomènes de mortalité partielle plus intenses (Kayal *et al.* sous presse).

#### *Stratégies évolutives des taxa*

Sur les récifs de Polynésie française, le genre *Pocillopora* se caractérise par un fort investissement dans la reproduction, mais une relative faible durée de vie, une capacité compétitrice moyenne, et de petites tailles de colonies (**Tableau 37**). L'ensemble de ces traits d'histoire de vie est assimilable à une stratégie de vie opportuniste de type *r*, avec un bon potentiel de colonisation des habitats mais une relative faible capacité à persister face à une pression compétitrice importante (Pianka 1972 ; Connell 1978 ; Parry 1981). Contrairement au *Pocillopora*, le genre *Porites* démontre un faible investissement dans la reproduction, mais avec une bonne survie et des populations caractérisées par des colonies de grandes tailles (**Tableau 37**). Ces traits d'histoire de vie sont proches de celles qui caractérisent une stratégie de vie « *equilibrium* » (ou « spécialiste ») de type *K*, avec des espèces à faible taux de colonisation mais à grands succès au sein des habitats (Pianka 1972 ; Connell 1978 ; Parry 1981). Cependant, contrairement à une stratégie purement de type *K*, les colonies de *Porites* ne sont pas de bons compétiteurs pour l'espace sur le récif (*cf.*, ci-dessus). A l'opposé de *Porites*, le genre *Acropora* montre une forte capacité compétitrice sur le substrat et un faible recrutement (**Tableau 37**), ce qui l'assimile également à une stratégie de type *K*. Cependant, la forte susceptibilité de ce taxon à diverses perturbations semble restreindre la taille des colonies et des populations au sein des habitats récifaux (*cf.*, ci-dessus).

La dichotomie de la classification des stratégies de vie des espèces selon la simple dimension  $r$ - $K$  a été critiquée par de nombreux auteurs, soulignant l'insuffisance de ce schéma pour représenter la diversité des stratégies observée dans la nature. Dès 1970, Pianka soulignait qu'il serait difficile de trouver des organismes à stratégie purement de type  $r$  ou  $K$ , mais que les espèces devaient trouver un compromis situé quelque part dans le continuum entre ces deux extrêmes (Pianka 1970). Quelques années plus tard, Southwood (1977) et Whittaker & Goodman (1979) soulignaient le rôle des caractéristiques des habitats, et notamment la stabilité et la sévérité environnementale, dans la stratégie de vie des espèces. En 1974, Grime proposait un modèle tripartite (**Figure 75**) sur les différents types de stratégies fondamentales rencontrées chez les plantes (Grime 1974, 1977). D'après cet auteur, les habitats naturels peuvent être classifiés selon un espace bidimensionnelle entre un gradient de stress abiotique et un gradient de perturbation. Selon ce schéma, il existe trois types d'habitats exploitables par les plantes et où les espèces ont évolué de façon adaptée, (1) habitat à stress abiotique bénin et perturbation faible, (2) habitat à stress abiotique sévère et perturbation faible et (3) habitat à stress abiotique bénin et perturbation intense, et un quatrième habitat non viable, (4) habitat à stress abiotique sévère et perturbation intense ; et pour chaque type d'habitat viable il existe un type de stratégie évolutive associée, (1) stratégie compétitive, (2) stratégie stress-tolérante et (3) stratégie rudérale (**Figure 75**).

Les stratégies rudérale et stress-tolérante correspondent respectivement aux stratégies de type  $r$  et  $K$  du modèle dichotomal, tandis que la stratégie compétitive constituerait un intermédiaire sur le continuum  $r$ - $K$  (Grime 1974, 1977). Encore une fois, ces stratégies représentent des extrêmes théoriques, la majorité des plantes présentant des stratégies basées sur un compromis dans la résistance aux pressions compétitives, abiotiques et d'instabilité environnementale. Depuis l'exposition initiale du modèle triangulaire par Grime (1974), ces stratégies de vie ont été identifiées dans diverses communautés végétales (Grime 1977 ; Brzeziecki & Kienast 1994) et animales (Winemiller & Rose 1992 ; Winemiller 2005).



**Figure 75.** Schéma conceptuel représentant le modèle triangulaire de Grime (1974) selon laquelle les stratégies rencontrées chez les plantes (combinaisons entre *C*, *S* et *R*) émergent d'un arrangement de trois stratégies fondamentales basées sur la compétitivité (*C* pour *competition*, ici au sommet du triangle), la tolérance au stress (*S* pour *stress*, ici au coin gauche du triangle) et la capacité de colonisation (*R* pour *ruderal*, ici au coin droit du triangle), adapté d'après Grime (1977). La position relative des trois taxa de coraux étudiés (*Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*) est illustrée.

Sur un modèle « grimien » (Grime 1974, 1977), *Pocillopora* présente une stratégie rudérale adaptée à la colonisation des habitats dans un environnement instable, avec une courte durée de vie et un fort investissement dans la reproduction (**Figure 75**). *Porites* montre une stratégie stress-tolérante adaptée à perdurer dans un environnement marginal, avec une forte persistance des colonies et un faible investissement dans la reproduction. *Acropora* présente une stratégie de vie compétitive adaptée à la préemption des ressources dans un environnement bénin, avec une forte aptitude à la croissance et un relatif faible investissement dans la reproduction et la survie (**Figure 75**). En 1979, Bak & Engel avaient déjà identifié trois stratégies de vie distinctes parmi les coraux des récifs des Antilles hollandaises, avec une stratégie basée sur le recrutement avec une faible compétitivité et une courte durée de vie (équivalente de la stratégie opportuniste de *Pocillopora*), une stratégie basée sur la longévité avec un faible recrutement (équivalente de la stratégie stress-tolérante de *Porites*), et une stratégie basée sur la reproduction asexuée par fragmentation (qui correspondrait à la stratégie compétitive d'*Acropora* ; Bak & Engel 1979). Loin d'aller à l'encontre de l'hypothèse d'existence d'un compromis tripartite de type « grimien » dans la stratégie de vie des espèces coralliennes, cette observation par Bak & Engel consolide d'autant plus cette hypothèse que

parmi les taxa étudiés, seul *Acropora* semble montrer un réel succès de reproduction asexuée basée sur la dissémination de fragments et la génération de nouvelles colonies (*p.s.*, les données de fragmentation issues de la présente étude ne sont pas reportées dans le cadre de ce manuscrit).

### *Implications pour les communautés récifales*

Les taxa coralliens présentent des traits d'histoire de vie diversifiés, ce qui résulte en un panel varié de performances, de susceptibilités et de réponses des coraux sous diverses conditions environnementales. Cette variabilité intrinsèque génère des paysages coralliens fortement diversifiés en termes de composition, de structure et de taille des communautés coralliennes (Adjeroud *et al.* 2007b ; Kayal *et al.* sous presse ; la présente étude), ce qui à son tour joue un rôle important pour la faune récifale associée via des interactions trophiques et liées à la disponibilité des habitats (Öhman & Rajasuriya 1998 ; Spalding & Jarvis 2002 ; Grabowski *et al.* 2008 ; Graham *et al.* 2008 ; Halford & Caley 2009 ; la présente étude). Selon leur stratégie de vie respective, les espèces coralliennes ne prospèrent pas sous les mêmes conditions environnementales. Les perturbations intenses ont tendance à profiter aux espèces les plus opportunistes aptes à une recolonisation rapide des habitats suite à l'extirpation des coraux (ici *Pocillopora*), sous réserve bien sûr de la disponibilité et de l'approvisionnement en larves à partir des populations adjacentes. Les perturbations récurrentes ou les stress chroniques profitent plutôt aux espèces les plus résistantes difficilement extirpables (ici *Porites*), à condition de ne pas aller au-delà du seuil de tolérance de ces espèces. Une relative stabilité environnementale en l'absence de perturbation majeure est optimale pour la pérennité des espèces compétitrices (ici *Acropora*), mais de telles conditions semblent de nos jours globalement en raréfaction sur les récifs coralliens. Avec l'augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations sur les récifs coralliens à l'échelle planétaire, un essor des espèces stress-tolérantes au sein des communautés coralliennes est prédominant dans diverses régions du globe (Loya *et al.* 2001 ; McClanahan *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2008 ; Adjeroud *et al.* 2009 ; Pratchett *et al.* 2009 ; la présente étude). Cette dérive progressive de la composition des assemblages coralliens risque d'avoir des implications majeures en termes de diversité, de productivité et de services écologiques auprès de nombreuses communautés animales et végétales, y compris pour l'homme.

### III.4.e. Perspectives

Ce chapitre a permis de quantifier la dynamique des populations des principaux taxa coralliens, et d'examiner la diversité de leurs traits d'histoire de vie et leur susceptibilité face aux perturbations. Ces différences dans les stratégies de vie des espèces soulignent particulièrement le rôle des conditions environnementales dans les performances et le succès des divers taxa au sein des habitats récifaux.

Une question cruciale est de déterminer dans quelle mesure la variabilité environnementale prédite pour les prochaines décennies risque d'influencer la trajectoire des populations et la structure des communautés coralliennes. Tandis que le **Chapitre IV** de ce manuscrit tente de répondre en partie à cette question en modélisant la trajectoire des principaux taxa coralliens sous divers scénarios environnementaux, un outil de prédiction efficace de la dynamique de ces communautés constituerait une avancée majeure, permettant d'anticiper les altérations des habitats récifaux sur de grandes échelles temporelles.

En outre, une continuité des suivis de la dynamique des populations de coraux sur les pentes externes récifales de Moorea permettrait non seulement d'examiner la dynamique de recolonisation et de résilience, mais également d'identifier les divers facteurs environnementaux qui jouent un rôle clef dans la régulation des communautés coralliennes en dehors des périodes de perturbation. De même, de nombreuses questions demeurent à être étudiées pour perfectionner notre compréhension de la dynamique des populations et des stratégies de vie des taxa coralliens, notamment les processus qui influencent la fécondité, la production larvaire et la connectivité entre les populations dans un milieu insulaire et fragmenté tel celui des récifs de la Polynésie française.

## **Chapitre IV. Trajectoire des populations et résilience corallienne**

Au cours de ce programme de recherche doctoral sur la dynamique des populations de coraux en Polynésie française, les récifs étudiés ont subi l'impact consécutif de deux perturbations majeures, une explosion démographique du prédateur *Acanthaster planci* et le passage d'un cyclone tropical. Les deux premiers volets de ce manuscrit décrivent ces phénomènes et leurs impacts sur les populations coralliennes et diverses communautés récifales associées (*cf.*, **Chapitres II** et **III**). Ce troisième et dernier volet a pour but l'élaboration d'un outil mathématique qui, en utilisant les données récoltées au cours de cette étude, vise à anticiper la trajectoire des populations et la structure des communautés coralliennes, et au-delà la résilience des écosystèmes récifaux. Le modèle présenté dans ce manuscrit constitue une ébauche qui sera affinée et perfectionnée au-delà du cadre temporel de ce programme doctoral.

Le script utilisé pour l'élaboration du modèle mathématique a été développé en collaboration avec Julie Vercelloni, dans le cadre d'un stage sous ma direction. Ce modèle a été construit dans l'environnement R version 2.12.0 (15.10.2010), © The R Foundation for Statistical Computing.

### **IV.1. Contexte scientifique et objectifs**

Dans le contexte actuel de déclin de l'état de santé des récifs coralliens, il devient primordial d'être en mesure d'anticiper l'évolution écologique des communautés récifales afin de, si nécessaire, palier à un effondrement des écosystèmes coralliens. Aujourd'hui, les outils mathématiques et informatiques nous permettent dans certaines mesures de prédire la trajectoire des populations sur le moyen terme (*i.e.*, plusieurs décennies) à partir d'observations en milieu naturel sur des durées temporelles relativement restreintes (*i.e.*, plusieurs saisons). Cette approche permet notamment de simuler différents scénarios environnementaux et de tester l'effet de différents facteurs intrin- et extrinsèques sur la trajectoire des populations et la structure des communautés (Fong & Glynn 2000 ; Mumby 2006).

Le **Chapitre III** de ce manuscrit décrit l'exploration quantitative de la dynamique des populations des trois principaux taxa de coraux rencontrés sur la pente externe des récifs de Moorea et de Raiatea (Polynésie française), basé sur un suivi *in situ* des populations à différentes échelles spatiales et temporelles. Ce suivi a notamment permis l'échantillonnage de cette dynamique selon différentes conditions environnementales, avec des périodes de relative stabilité et à l'inverse des périodes de perturbation. Dans le présent chapitre, ces données de dynamique des populations sont utilisées afin de modéliser la trajectoire des populations sur de plus longues échelles temporelles (de l'ordre de la décennie au siècle) et d'évaluer l'impact des perturbations sur la structure et la résilience des communautés coralliennes. Dans cette démarche, la contribution relative des trois taxa dominants *Acropora*, *Pocillopora* et *Porites*, aux assemblages coralliens est examinée sous différents scénarios environnementaux.

## IV.2. Méthodologie

### IV.2.a. Schéma conceptuel du modèle mathématique

Un modèle basé sur l'individu (*individual based model*, colonie dans le cas présent des coraux) a été construit afin de modéliser le devenir des colonies tel qu'observé sur le récif. A chaque pas de temps considéré, le sort d'une colonie de corail sur le récif est déterminé par la possibilité de grandir, de rétrécir (*i.e.*, mortalité partielle) ou de mourir, avec une certaine probabilité et une certaine cinétique dont les valeurs sont relatives à des facteurs intrinsèques (*i.e.*, traits d'histoire de vie de l'espèce considérée) et extrinsèques (*i.e.*, conditions environnementales de l'habitat de la colonie considérée). La vie d'une colonie peut donc être modélisée selon sa susceptibilité à montrer différents types de transitions (*i.e.*, probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité, quantifiée par la dynamique de transition) et selon la cinétique de ces transitions (*i.e.*, vitesse de croissance et intensité de mortalité partielle, voir **Figure 43**). Les populations sont alimentées en colonies par le recrutement, et la mortalité en constitue la sortie. La variation du nombre et de la taille des colonies dans le temps selon cette dynamique détermine la taille et la structure des populations.

#### IV.2.b. Implémentation du modèle mathématique

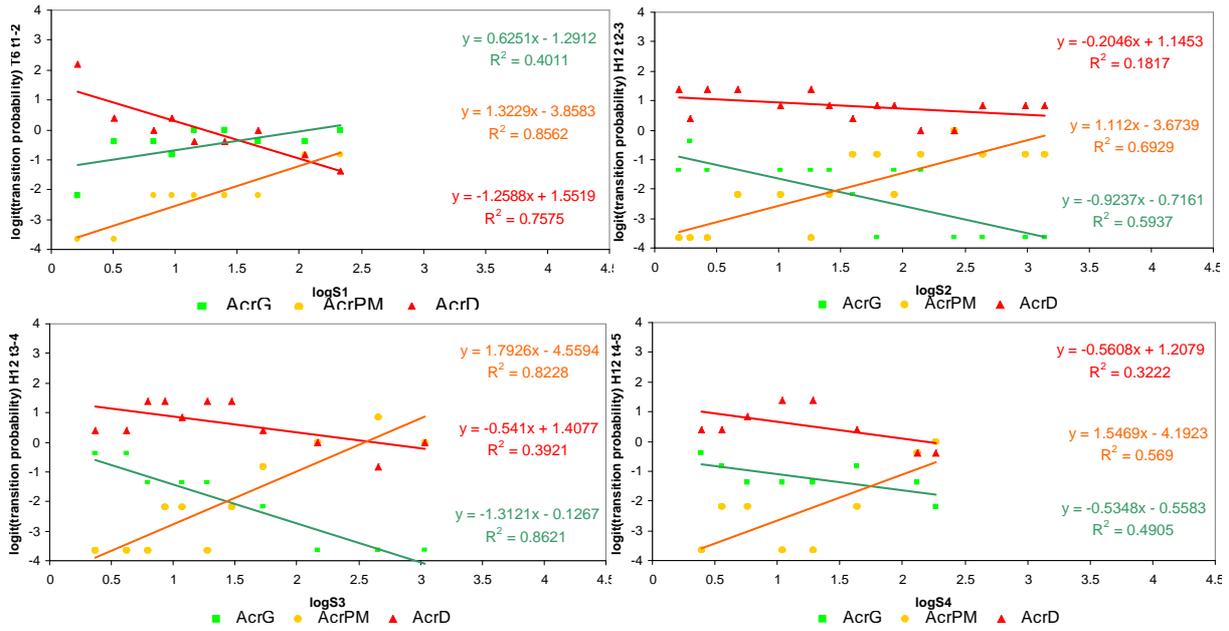
Afin d'examiner la trajectoire des populations de coraux sous divers scénarios, deux conditions environnementales contrastées ont été simulées à partir d'une sélection de données issues du suivi quantitatif de la dynamique des populations sur l'île de Moorea. La première condition correspond à un environnement que l'on considérera comme « stable », *i.e.*, où les populations coralliennes peuvent évoluer en l'absence de perturbation majeure, tandis que la seconde condition correspond à un environnement perturbé face à la prolifération du prédateur *Acanthaster planci*.

La section **III.3.e.** de ce manuscrit décrit les principales caractéristiques de la structure de taille et de la dynamique des populations coralliennes qui définissent ce que l'on considère comme « une relative stabilité environnementale ». Pour les populations d'*Acropora* et de *Pocillopora*, les données de dynamique de transition issues de la période d'échantillonnage mars-septembre 2008 à la station Tiahura 6 m correspondent le plus à un environnement bénin (*i.e.*, avec de plus faibles taux de mortalité et de plus grandes probabilités de croissance qui favorisent la viabilité des populations), tandis que pour les populations de *Porites*, les données de dynamique de transition issues de la période d'échantillonnage mars-septembre 2009 à cette même station sont plus adéquates (afin de sélectionner les données les plus adéquates, la viabilité des populations a été testée par simulations à partir du modèle décrit ici). Les données issues de ces échantillonnages ont ainsi été utilisées pour la simulation de la trajectoire des populations en condition présumée de stabilité environnementale. Les **Tableaux 38** et **39** récapitulent les paramètres des régressions de dynamique et de cinétique de transition calculées pour chaque taxon sur ces périodes de suivi, se reporter aux **Figures 76** et **77** pour les graphiques de ces régressions.

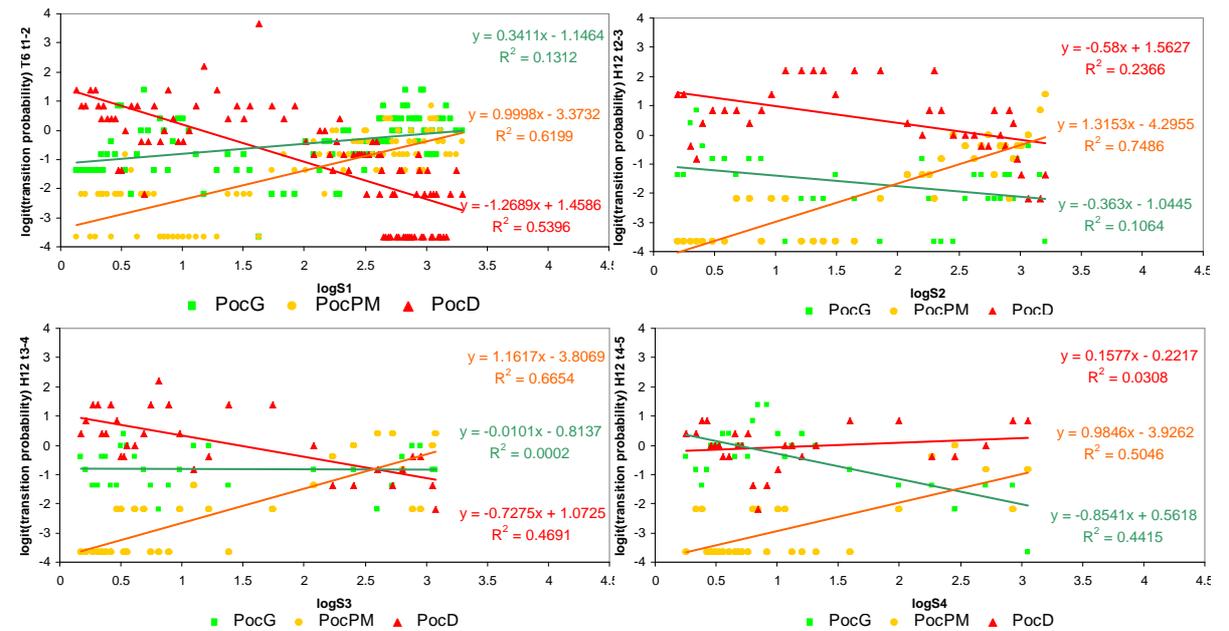
La seconde condition correspond à un environnement perturbé face à la prolifération du prédateur *Acanthaster planci*, et a été modélisée à partir des données issues des trois périodes de suivi consécutives septembre 2008 - mars 2009, mars-septembre 2009 et septembre 2009 - mars 2010 à la station Haapiti 12 m (*cf.*, section **III.3.f.**). Les **Tableaux 38** et **39** récapitulent les paramètres des régressions de dynamique et de cinétique de transition calculées pour chaque taxon sur ces périodes de suivi, se reporter aux **Figures 76** et **77** pour les graphiques de ces régressions.

**Tableau 38.** Table des statistiques descriptives de la distribution des probabilités ( $\logit[x]$ ) de croissance (vert), de mortalité partielle (orange) et de mortalité (rouge) *versus* la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) pour les échantillonnages des stations Tiahura (Ti) et Haapiti (Ha) retenus pour implémenter le modèle. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains (*cf.*, **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression,  $IS^*$   $\log(x+1)$  de la surface moyenne  $S^*$  calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies,  $IS^*_{min}$ ,  $IS^*_{max}$  et  $IS^*_{moy}$  valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression.

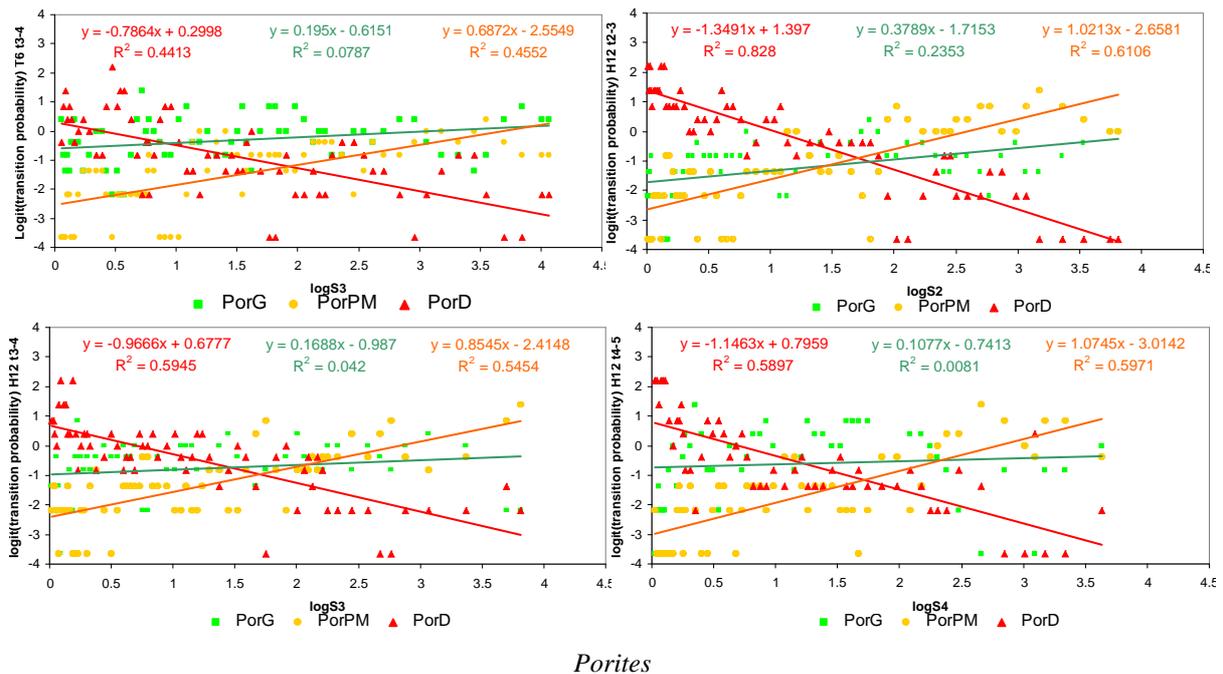
Site	Prof	Périod	Taxa	n	$IS^*_{min}$	$IS^*_{max}$	$IS^*_{moy}$	<i>a</i>	<i>SE(a)</i>	<i>p(a)</i>	<i>b</i>	<i>SE(b)</i>	<i>p(b)</i>	<i>resES</i>	$R^2$
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	9	0.2123	2.3351	1.2360	0.6251	0.2887	0.0671	-1.2912	0.4041	0.0152	0.5690	0.4011
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	96	0.1270	3.2970	1.9762	0.3411	0.0905	0.0003	-1.1464	0.2006	0.0000	0.8894	0.1312
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	66	0.0533	4.0650	1.5350	0.1950	0.0834	0.0225	-0.6151	0.1589	0.0003	0.7639	0.0787
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.9237	0.2119	0.0008	-0.7161	0.3908	0.0899	0.7617	0.5937
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.3630	0.1753	0.0456	-1.0445	0.3671	0.0073	1.0818	0.1064
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	0.3789	0.0889	0.0001	-1.7153	0.1541	0.0000	0.7868	0.2353
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	-1.3121	0.1749	0.0000	-0.1267	0.2934	0.6759	0.4730	0.8621
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.0101	0.1271	0.9374	-0.8137	0.2121	0.0006	0.7149	0.0002
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.1688	0.1032	0.1072	-0.9870	0.1646	0.0000	0.8281	0.0420
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5348	0.2225	0.0530	-0.5583	0.3154	0.1271	0.4127	0.4905
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	-0.8541	0.1884	0.0001	0.5618	0.2655	0.0441	0.8159	0.4415
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	0.1077	0.1642	0.5145	-0.7413	0.2605	0.0063	1.2193	0.0081
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	9	0.2123	2.3351	1.2360	1.3229	0.2049	0.0003	-3.8583	0.2868	0.0000	0.4038	0.8562
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	96	0.1270	3.2970	1.9762	0.9998	0.0807	0.0000	-3.3732	0.1789	0.0000	0.7933	0.6199
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	66	0.0533	4.0650	1.5350	0.6872	0.0940	0.0000	-2.5549	0.1790	0.0000	0.8606	0.4552
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	1.1120	0.2053	0.0001	-3.6739	0.3786	0.0000	0.7380	0.6929
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	1.3153	0.1270	0.0000	-4.2955	0.2660	0.0000	0.7838	0.7486
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	1.0213	0.1062	0.0000	-2.6581	0.1840	0.0000	0.9394	0.6106
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	1.7926	0.2773	0.0001	-4.5594	0.4652	0.0000	0.7501	0.8228
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	1.1617	0.1530	0.0000	-3.8069	0.2551	0.0000	0.8602	0.6654
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.8545	0.0999	0.0000	-2.4148	0.1593	0.0000	0.8010	0.5454
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	1.5469	0.5496	0.0306	-4.1923	0.7790	0.0017	1.0194	0.5690
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.9846	0.1913	0.0000	-3.9262	0.2697	0.0000	0.8286	0.5046
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	1.0745	0.1212	0.0000	-3.0142	0.1924	0.0000	0.9003	0.5971
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	9	0.2123	2.3351	1.2360	-1.2588	0.2692	0.0023	1.5519	0.3768	0.0045	0.5305	0.7575
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	96	0.1270	3.2970	1.9762	-1.2689	0.1209	0.0000	1.4586	0.2679	0.0000	1.1876	0.5396
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	66	0.0533	4.0650	1.5350	-0.7864	0.1106	0.0000	0.2998	0.2106	0.1595	1.0128	0.4413
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.2046	0.1204	0.1131	1.1453	0.2221	0.0002	0.4328	0.1817
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.5800	0.1736	0.0020	1.5627	0.3636	0.0001	1.0714	0.2366
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	61	0.0099	3.8088	1.3117	-1.3491	0.0801	0.0000	1.3970	0.1388	0.0000	0.7084	0.8280
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	11	0.3659	3.0352	1.4660	-0.5410	0.2245	0.0393	1.4077	0.3767	0.0046	0.6073	0.3921
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.7275	0.1437	0.0000	1.0725	0.2397	0.0001	0.8081	0.4691
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	63	0.0196	3.8130	1.2337	-0.9666	0.1022	0.0000	0.6777	0.1630	0.0001	0.8197	0.5945
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5608	0.3320	0.1422	1.2079	0.4707	0.0425	0.6159	0.3222
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.1577	0.1734	0.3715	-0.2217	0.2444	0.3728	0.7510	0.0308
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	55	0.0252	3.6297	1.2309	-1.1463	0.1313	0.0000	0.7959	0.2084	0.0004	0.9753	0.5897



*Acropora*



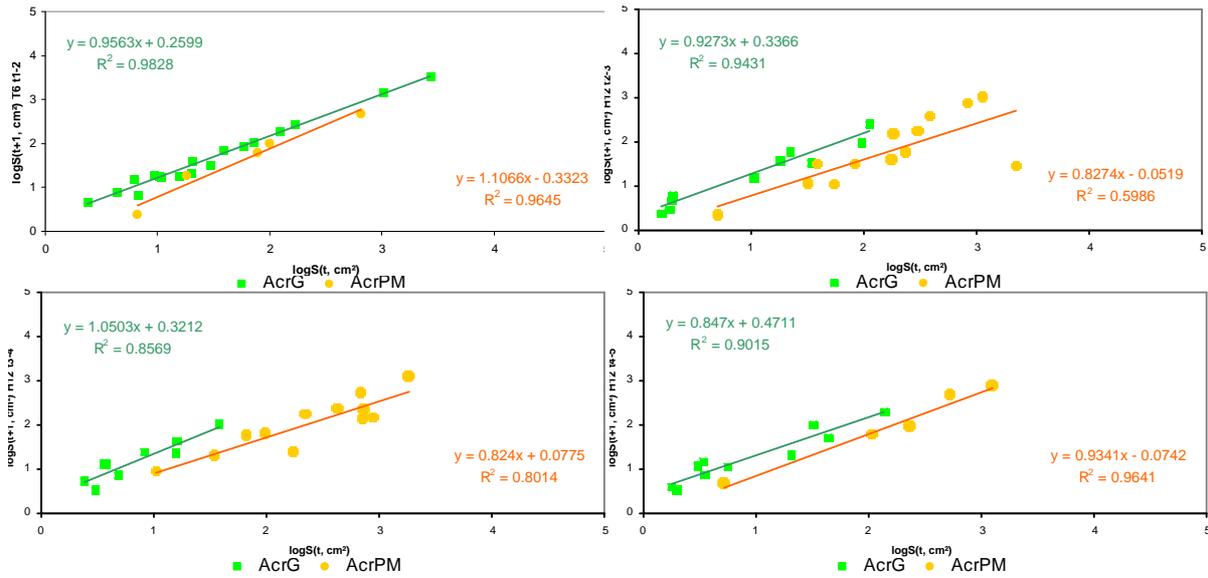
*Pocillopora*



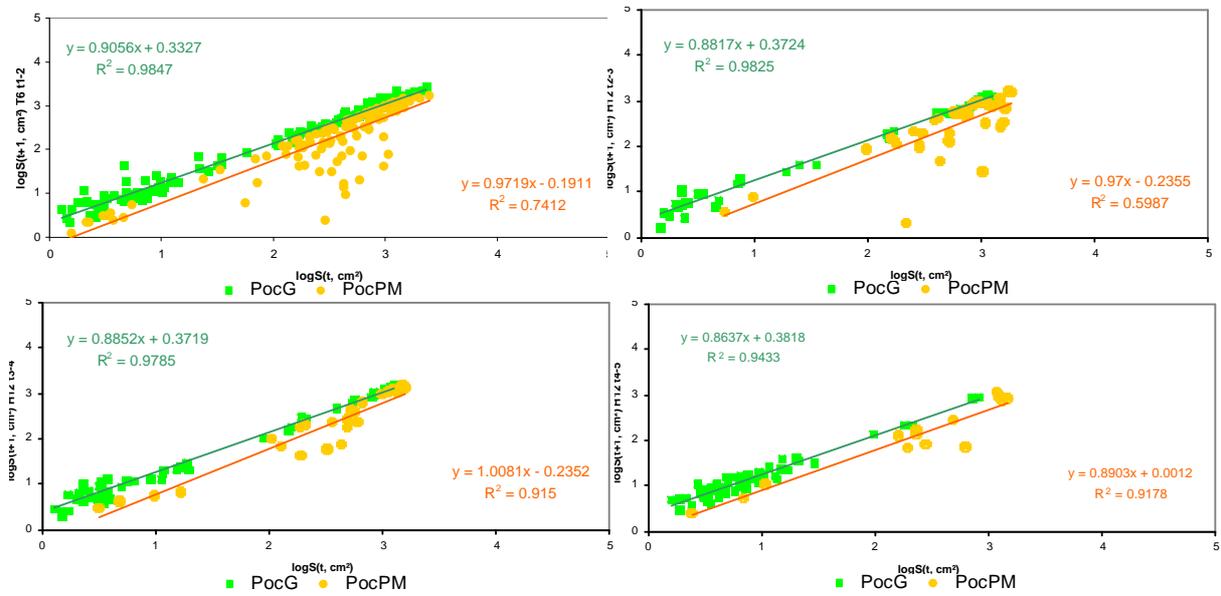
**Figure 76.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y,  $\text{logit}[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) pour les échantillonnages aux stations Tiahura (Ti) et Haapiti (Ha) retenus pour implémenter le modèle. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $t1$  mars 2008,  $t2$  septembre 2008,  $t3$  mars 2009,  $t4$  septembre 2009 (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées au **Tableau 38**.

**Tableau 39.** Statistiques descriptives de la distribution des cinétiques de croissance (vert) et de mortalité partielle (orange) reliant la taille initiale et la taille finale des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) pour les échantillonnages des stations Tiahura (Ti) et Haapiti (Ha) retenus pour implémenter le modèle. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de colonies, *IS*  $\log(x+1)$  de la surface des colonies, *ISmin*, *ISmax* et *ISmoy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression.

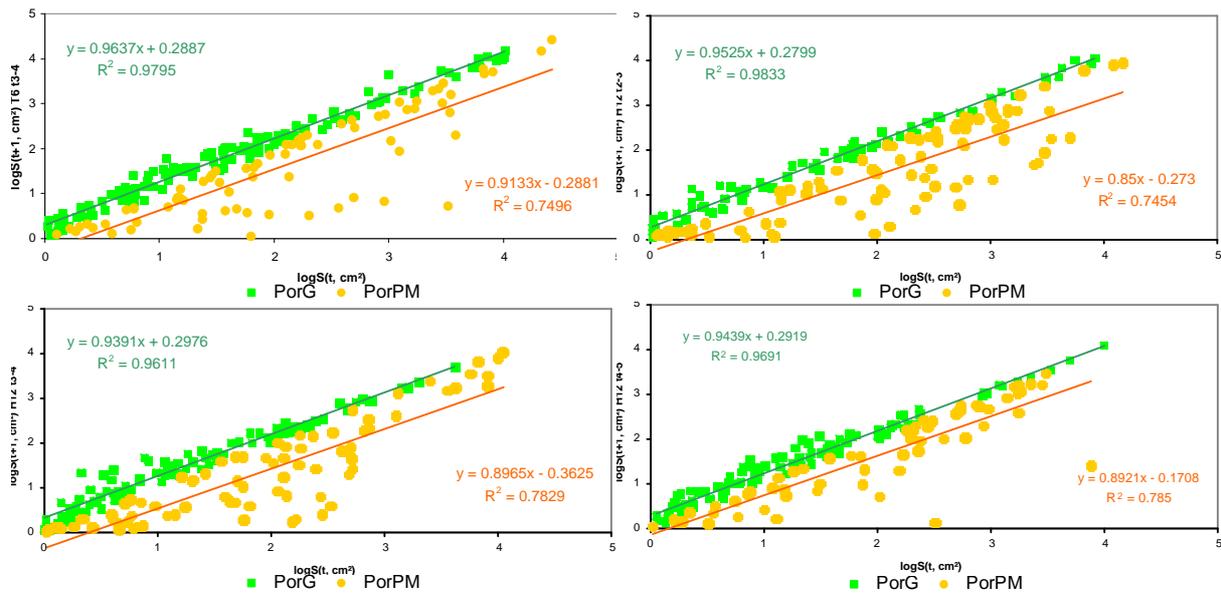
Site	Prof	Périod	Taxa	n	ISmin	ISmax	ISmoy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	residSE	R <sup>2</sup>
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	18	0.3770	3.4289	1.4926	0.9563	0.0316	0.0000	0.2599	0.0532	0.0002	0.1045	0.9828
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	195	0.1081	3.3611	2.1530	0.9056	0.0081	0.0000	0.3327	0.0193	0.0000	0.1124	0.9847
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	143	0.0180	4.0075	1.6137	0.9637	0.0117	0.0000	0.2887	0.0230	0.0000	0.1561	0.9795
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	10	0.2101	2.0452	1.0266	0.9273	0.0805	0.0000	0.3366	0.0992	0.0095	0.1736	0.9431
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	37	0.1769	3.0923	1.4652	0.8817	0.0199	0.0000	0.3724	0.0367	0.0000	0.1356	0.9825
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	75	0.0187	3.9215	1.5661	0.9525	0.0145	0.0000	0.2799	0.0280	0.0000	0.1411	0.9833
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	9	0.3855	1.5792	0.8419	1.0503	0.1622	0.0003	0.3212	0.1501	0.0696	0.1865	0.8569
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	50	0.1081	3.0981	1.2717	0.8852	0.0190	0.0000	0.3719	0.0310	0.0000	0.1374	0.9785
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	106	0.0121	3.6165	1.2956	0.9391	0.0185	0.0000	0.2976	0.0297	0.0000	0.1798	0.9611
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	10	0.2519	2.1388	0.9448	0.8470	0.0990	0.0000	0.4711	0.1118	0.0029	0.1939	0.9015
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	60	0.2014	2.9113	0.9014	0.8637	0.0278	0.0000	0.3818	0.0295	0.0000	0.1202	0.9433
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	106	0.0484	3.9929	1.3073	0.9439	0.0165	0.0000	0.2919	0.0263	0.0000	0.1541	0.9691
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	5	0.8254	2.8156	1.7602	1.1066	0.1226	0.0029	-0.3323	0.2313	0.2463	0.1865	0.9645
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	123	0.2014	3.3968	2.5338	0.9719	0.0522	0.0000	-0.1911	0.1370	0.1656	0.3951	0.7412
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	76	0.1092	4.4233	2.0844	0.9133	0.0614	0.0000	-0.2881	0.1442	0.0494	0.5802	0.7496
Ha	12	II-III	<i>Acr</i>	13	0.7096	3.3544	2.2111	0.8274	0.2043	0.0019	-0.0519	0.4733	0.9147	0.5090	0.5986
Ha	12	II-III	<i>Poc</i>	39	0.7422	3.2686	2.6911	0.9700	0.1305	0.0000	-0.2355	0.3581	0.5148	0.4345	0.5987
Ha	12	II-III	<i>Por</i>	86	0.0663	4.1703	2.1023	0.8500	0.0542	0.0000	-0.2730	0.1278	0.0356	0.5371	0.7454
Ha	12	III-IV	<i>Acr</i>	12	1.0228	3.2572	2.3619	0.8240	0.1297	0.0001	0.0775	0.3173	0.8121	0.2855	0.8014
Ha	12	III-IV	<i>Poc</i>	24	0.5027	3.1940	2.3827	1.0081	0.0655	0.0000	-0.2352	0.1639	0.1654	0.2455	0.9150
Ha	12	III-IV	<i>Por</i>	79	0.0249	4.0399	1.8348	0.8965	0.0538	0.0000	-0.3625	0.1149	0.0023	0.5221	0.7829
Ha	12	IV-V	<i>Acr</i>	6	0.7179	3.0931	2.2153	0.9341	0.0901	0.0005	-0.0742	0.2105	0.7422	0.1647	0.9641
Ha	12	IV-V	<i>Poc</i>	14	0.3795	3.1583	2.2746	0.8903	0.0769	0.0000	0.0012	0.1872	0.9948	0.2493	0.9178
Ha	12	IV-V	<i>Por</i>	59	0.0265	3.8832	1.9713	0.8921	0.0618	0.0000	-0.1708	0.1370	0.2177	0.4806	0.7850



*Acropora*



*Pocillopora*

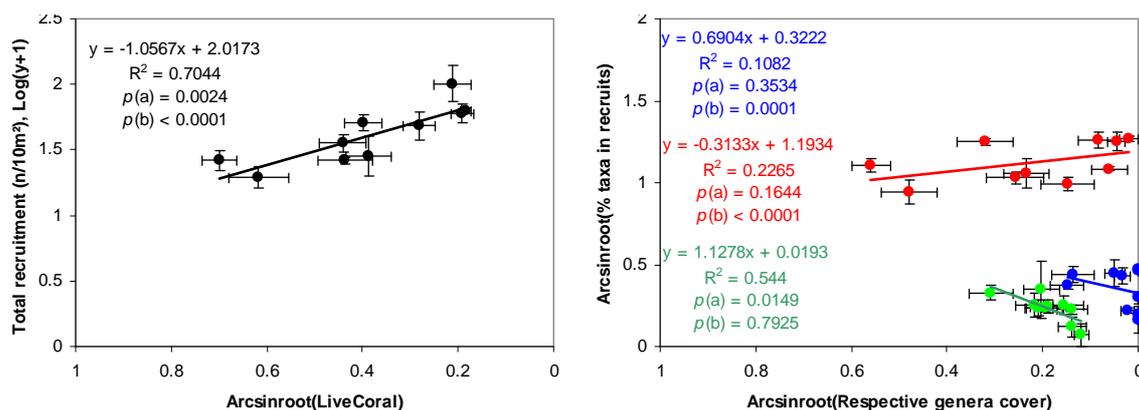


### Porites

**Figure 77.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale des colonies ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) pour les échantillonnages aux stations Tiahura (Ti) et Haapiti (Ha) retenus pour implémenter le modèle. Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $t = 1$  mars 2008,  $t = 2$  septembre 2008,  $t = 3$  mars 2009,  $t = 4$  septembre 2009 (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées au **Tableau 39**.

Le fonctionnement du modèle est basé sur une répétition cyclique de  $n$  périodes de suivi à partir des mesures quantitatives effectuées sur des intervalles de 6 mois. Ainsi, pour simuler par exemple 10 années de la dynamique des populations de coraux sous un environnement stable, il suffit d'appliquer pour chaque taxon la dynamique et la cinétique de transition correspondant à la période de stabilité sur  $n = 20$  cycles semestriels.

En ce qui concerne le recrutement, la **Figure 78** récapitule les principales relations obtenues à l'échelle de l'ensemble des stations de Moorea entre la densité et la composition du recrutement semestriel et le recouvrement corallien (cf., section **III.3.b.**). A chaque cycle du modèle, ces régressions sont utilisées afin de calculer d'une part la densité totale des recrues en fonction de la saturation de l'habitat par le recouvrement corallien, et d'autre part la composition taxinomique du recrutement en fonction du recouvrement respectif de chaque genre (se reporter au **Chapitre III** de ce manuscrit pour un détail des relations entre les taux de recrutement et la taille des populations adultes aux stations de Moorea).



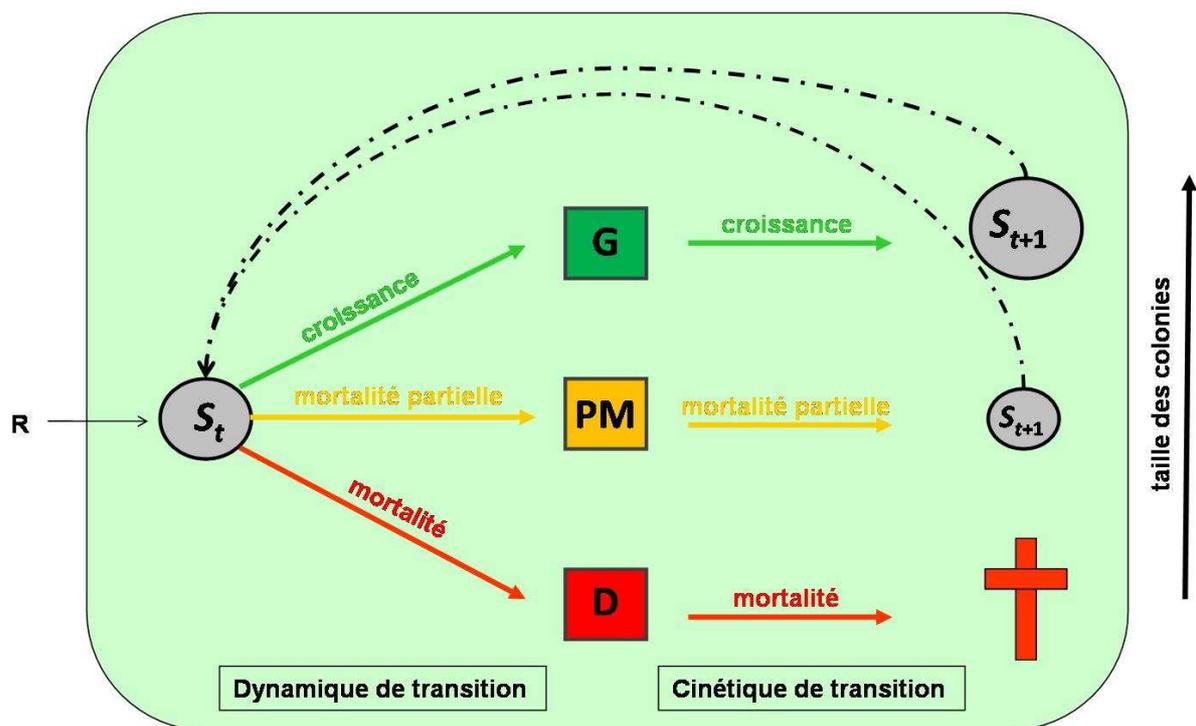
**Figure 78.** Graphiques illustrant pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) sur l'île de Moorea, la corrélation entre la densité des recrues coralliennes pour les 3 taxa confondus (courbe noire, axe Y, moyenne  $\pm$  SE,  $\log[y+1]$ ) et le recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), et la corrélation entre la composition relative des recrues coralliennes par taxa (courbes de couleur, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert], axe Y, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{y}$ ) et le recouvrement en genre respectif (Respective genera cover, axe X, moyenne  $\pm$  SE,  $\arcsin\sqrt{x}$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 10$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (mars-septembre 2008 ou mars-septembre 2009) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

#### IV.2.c. Fonctionnement du modèle

A chaque pas de temps, le modèle calcule tout d'abord pour chaque colonie de taille  $S$  présente dans le milieu la probabilité de croissance, de mortalité partielle et de mortalité (**Figure 79**) selon les courbes de dynamique de transition correspondante à l'environnement et au taxon considéré (**Figure 76**). Ensuite, un tirage aléatoire est généré à partir de ces probabilités afin de déterminer de façon stochastique la transition que la colonie va suivre (*i.e.*, croissance, mortalité partielle ou mortalité). Puis, pour chaque transition, la taille finale de la colonie  $S_{t+1}$  est calculée à l'aide de la courbe de cinétique de transition correspondante à l'environnement et au taxon considéré (**Figure 77**). Enfin, le modèle calcule le nombre de recrues qui vont alimenter la population (**Figure 79**). Ce calcul est basé sur une première relation densité-dépendante qui détermine le nombre total de recrues qui arrivent dans le milieu selon la saturation de l'habitat (**Figure 78**). Pour modéliser cette saturation, une capacité limite hypothétique de  $\log(K+1) = 10\ 000$  a été utilisée (avec  $K$  une surface hypothétique qui représente la disponibilité de substrat colonisable par les coraux), et le recouvrement corallien hypothétique est calculé à chaque pas de temps en divisant la surface totale de l'ensemble des colonies dans le milieu par la capacité maximale  $K$ . Une seconde

relation calcule ensuite pour chaque taxon la contribution relative au recrutement selon sa proportion au recouvrement corallien (**Figure 78**).

Une taille de  $\log(S+1) = 0,5$  ( $S = 2,16 \text{ cm}^2$ , soit un diamètre hypothétique de 0,8 cm) a été choisie pour toutes les nouvelles recrues entrant dans chaque population (se reporter à la section **III.3.b.** pour la taille moyenne des recrues observées lors des échantillonnages pour chaque taxon). Un minimum de 1 recrue par population a été imposé à chaque cycle du modèle afin d'assurer la pérennité des populations, la croissance des colonies a été arrêtée ( $S_{t+1} = S_t$ ) lorsque la capacité limite hypothétique du milieu K a été atteinte. De même, une taille maximale de  $\log(S+1) = 6$  ( $S = 1\,000\,000 \text{ cm}^2$ , soit un diamètre hypothétique  $\approx 565 \text{ cm}$ ) a été imposée aux colonies. Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.



**Figure 79.** Schéma conceptuel du modèle mathématique utilisé pour simuler les trajectoires des populations coralliennes. A chaque cycle (transition du temps  $t$  au temps  $t+1$ ), chaque colonie de taille  $S_t$  est attribuée une probabilité (définie par la dynamique de transition) puis une intensité de transition (définie par la cinétique de transition) qui la font grandir (croissance [G],  $S_{t+1} > S_t$ ), rétrécir (mortalité partielle [PM],  $S_{t+1} < S_t$ ) ou mourir (mortalité [D],  $S_{t+1} = 0$ ). Les populations sont alimentées en nouvelles colonies par le recrutement (R).

#### IV.2.d. Scénarios hypothétiques

Afin d'examiner la trajectoire des populations des principaux taxa coralliens sous divers environnements, différents scénarios basés sur une alternance de cycles de stabilité et de perturbation environnementales à différentes fréquences ont été simulés. Une première série de  $n = 300$  cycles semestriels de stabilité environnementale a tout d'abord permis de simuler 150 ans de colonisation et la progressive saturation d'un récif vierge par les trois taxa de coraux étudiés. Un phénomène de perturbation par l'*Acanthaster* de 18 mois a ensuite été simulé sur  $n = 3$  cycles, correspondant aux 3 semestres consécutifs de suivi couvrant cette perturbation à la station Haapiti 12 m. Cette perturbation a été appliquée à l'assemblage obtenu avant d'atteindre la saturation de l'habitat lors de la simulation de la colonisation. Puis, le récif a été simulé en phase de résilience sur une période variable de 5 ( $n = 10$  cycles), 10 ( $n = 20$  cycles), 25 ( $n = 50$  cycles) ou 50 ans ( $n = 100$  cycles) avant l'occurrence d'une seconde perturbation. La dynamique de colonisation, de déclin et de résilience, ainsi que la structure de taille et la trajectoire des populations sont comparées entre les taxa et les scénarios. La pérennité et la structure des assemblages simulés sont également discutées.

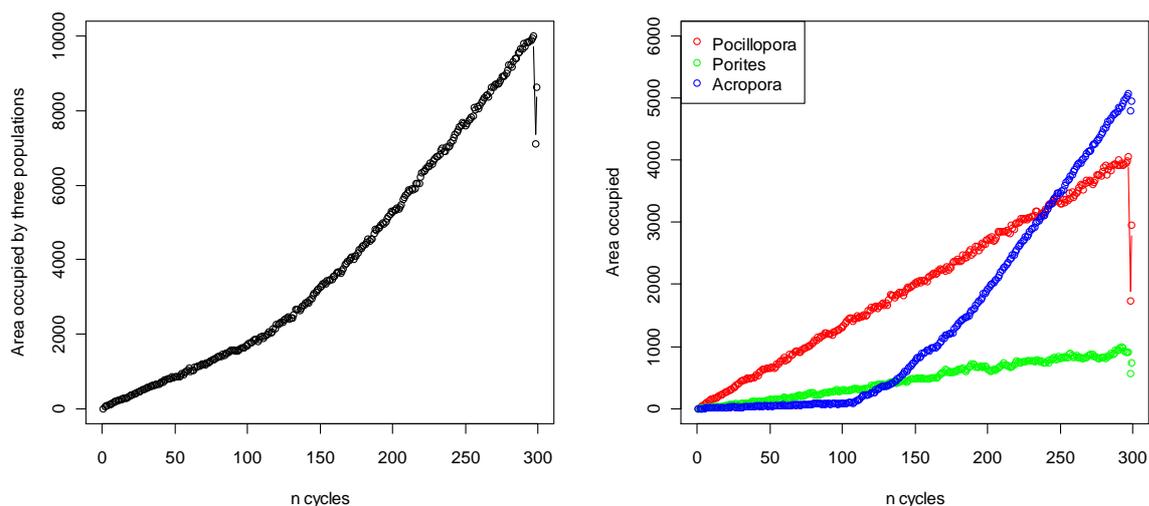
### IV.3. Résultats

#### IV.3.a. Dynamique des populations en phase de colonisation

Afin de comparer la dynamique des populations d'*Acropora*, de *Pocillopora* et de *Porites* dans un environnement non perturbé, la colonisation d'un milieu vierge a été simulée jusqu'à atteindre la saturation de l'habitat en 150 ans. Les paragraphes qui suivent décrivent la trajectoire, la structure de taille, ainsi que le taux de recrutement de ces trois populations sous cet environnement.

##### *Trajectoire des populations en phase de colonisation*

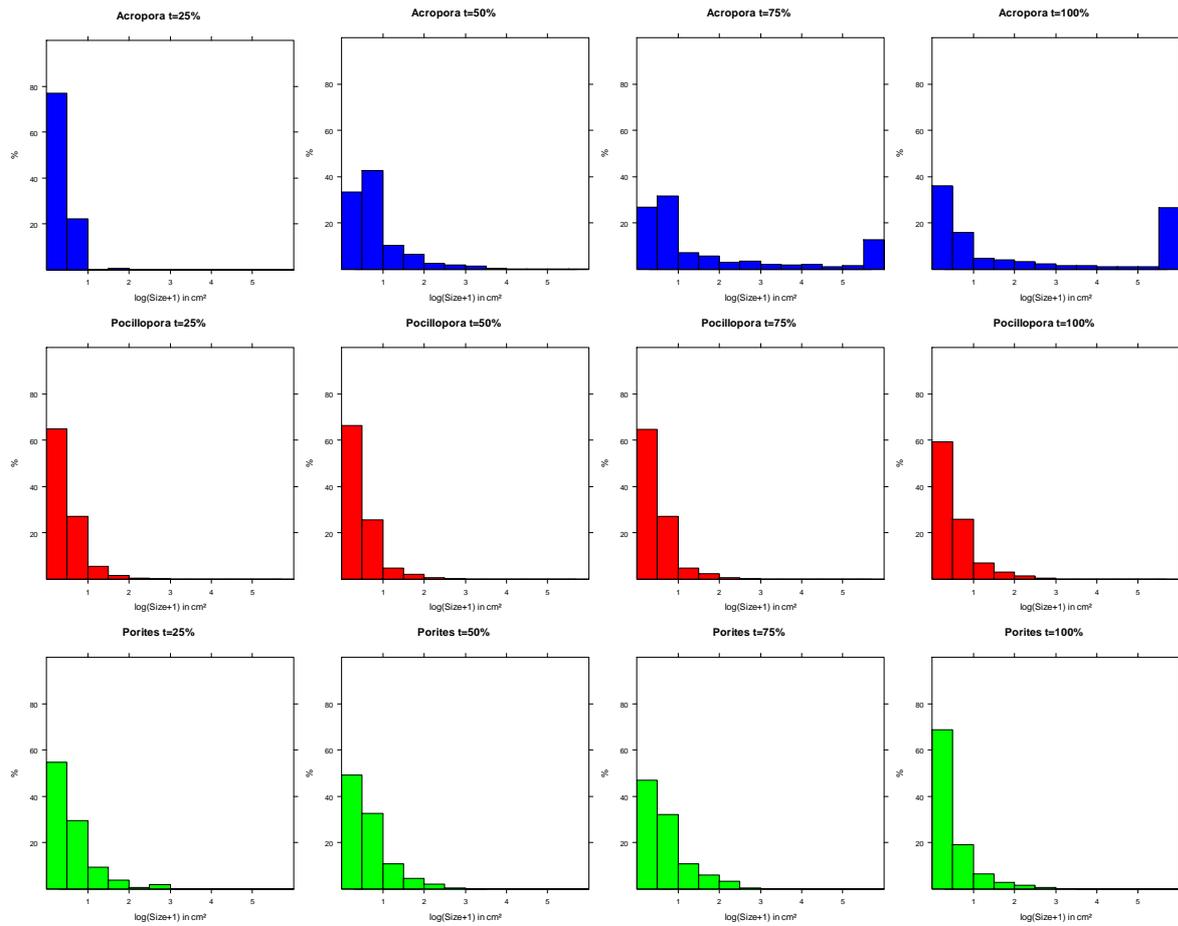
La simulation de la dynamique des populations en environnement stable génère des trajectoires de colonisation contrastées pour les trois taxa. Les populations *Pocillopora* et *Porites* montrent des profils de colonisation relativement linéaires, tandis que l'occupation de l'habitat par *Acropora* suit une forme exponentielle (**Figure 80**). La population de *Pocillopora* présente la cinétique de colonisation la plus élevée, avec une occupation rapide de l'habitat et une domination de l'assemblage pendant plus de 100 ans. A l'inverse, la population d'*Acropora* montre un temps de latence relativement important et une colonisation qui s'accélère au bout de 50 ans. Cet essor des *Acropora* leur permet de dominer l'assemblage au bout d'environ 120 ans. La population de *Porites* montre une cinétique de colonisation intermédiaire entre *Pocillopora* et *Acropora* sur les 50 premières années, et représente la plus petite population au-delà de cette période. La capacité limite de l'habitat K est atteinte à la fin de la simulation, avec  $\approx 50\%$  d'occupation par *Acropora*,  $\approx 40\%$  pour *Pocillopora* et  $\approx 10\%$  pour *Porites* (**Figure 80**).



**Figure 80.** Graphiques illustrant la trajectoire de colonisation (surface totale occupée par les populations en  $\text{cm}^2$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) d'un habitat vierge sous un environnement stable pendant 150 ans (axe X, 300 cycles de simulation) pour l'ensemble de l'assemblage (courbe noire) et pour chacun des trois taxa coralliens (courbes de couleur, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]).

### *Structure de taille des populations en phase de colonisation*

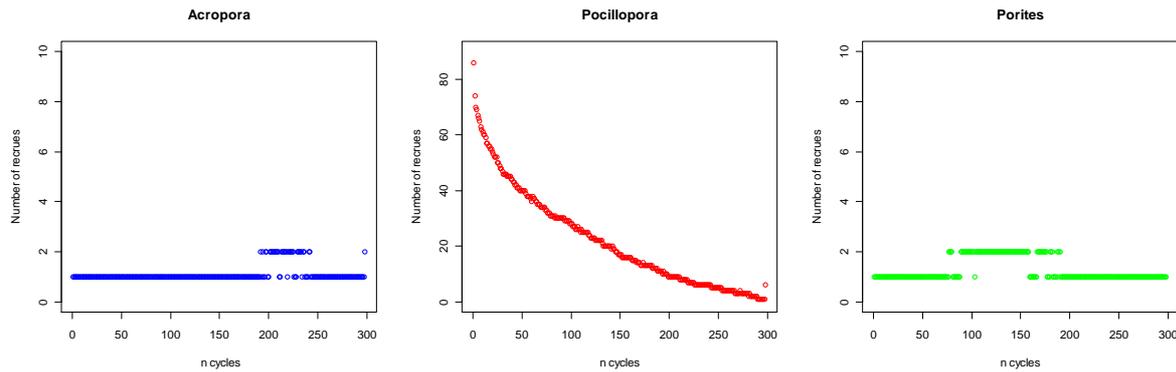
Durant la colonisation d'un récif en environnement stable (*cf.*, **Figure 80**), les populations des trois taxa coralliens montrent des structures de taille dominées par les petites colonies et qui s'étirent de plus en plus vers la droite avec le temps (**Figure 81**). La population d'*Acropora* montre une génération plus rapide des plus grandes colonies, avec des colonies qui atteignent la taille maximale considérée par le modèle, tandis que la population de *Pocillopora* est la dernière à acquérir des colonies de taille  $\log(S+1) \geq 2,5$  ( $S \geq 315,23 \text{ cm}^2$ , soit de diamètre hypothétique  $\geq 10 \text{ cm}$ ). Pour *Acropora* et *Pocillopora*, la contribution des plus petites colonies a tendance à diminuer avec la saturation de l'habitat, tandis que pour *Porites* celle-ci augmente avec la colonisation (**Figure 81**). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.



**Figure 81.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations lors de la colonisation d'un habitat vierge sous un environnement stable pendant 150 ans (300 cycles de simulation) pour chacun des trois taxa coralliens (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]). La structure de taille est illustrée après de gauche à droite, 25 % (75 cycles), 50 % (150 cycles), 75 % (225 cycles) et 100 % (300 cycles) du temps de simulation.

*Taux de recrutement des populations en phase de colonisation*

La population de *Pocillopora* montre un taux de recrutement maximal, avec plus de 80 recrues par semestre en début de simulation, et qui décroît avec la colonisation du milieu. A l'inverse, les populations d'*Acropora* et de *Porites* montrent un faible recrutement qui augmente dans un premier temps avant de rechuter avec l'approche de la saturation de l'habitat (**Figure 82**).



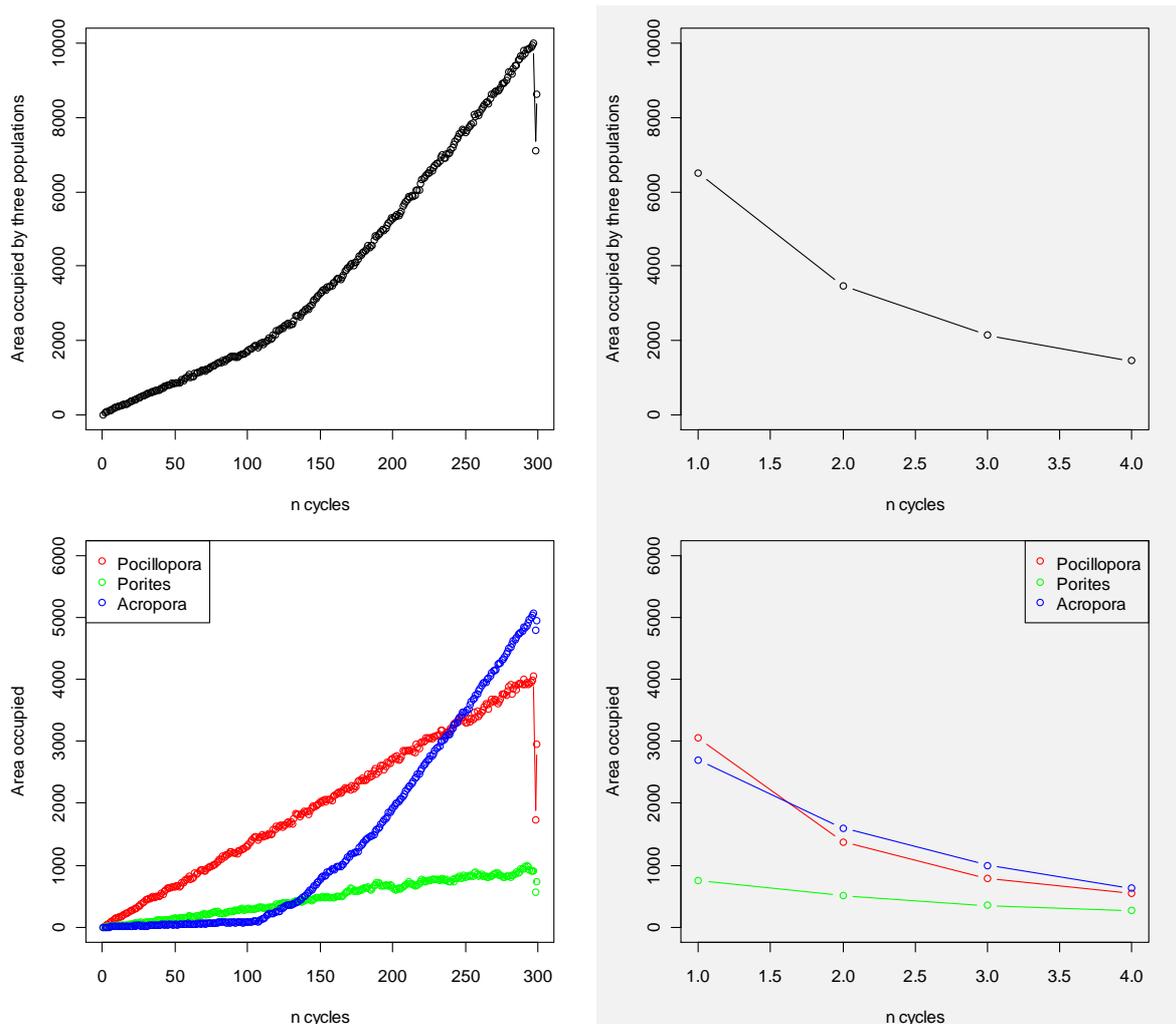
**Figure 82.** Graphiques illustrant le nombre de recrues de chaque taxon corallien (axe Y, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) lors de la colonisation d'un habitat vierge sous un environnement stable pendant 150 ans (axe X, 300 cycles de simulation).

#### IV.3.b. Dynamique des populations en phase de perturbation

Afin de comparer la réponse des populations d'*Acropora*, de *Pocillopora* et de *Porites* à la perturbation *Acanthaster*, un épisode de prolifération de ce prédateur a été simulé à partir de l'assemblage obtenu précédemment par la simulation de la colonisation d'un habitat vierge par ces taxa coralliens. Pour éviter de travailler en condition de saturation de l'habitat, l'assemblage obtenu après 75 % du temps de simulation (**Figure 81**) a été utilisé, et la perturbation de 18 mois (3 cycles semestriels) a été appliquée. Les paragraphes qui suivent décrivent la trajectoire et la structure de taille de ces trois populations sous cette condition environnementale.

##### *Trajectoire des populations en phase de perturbation*

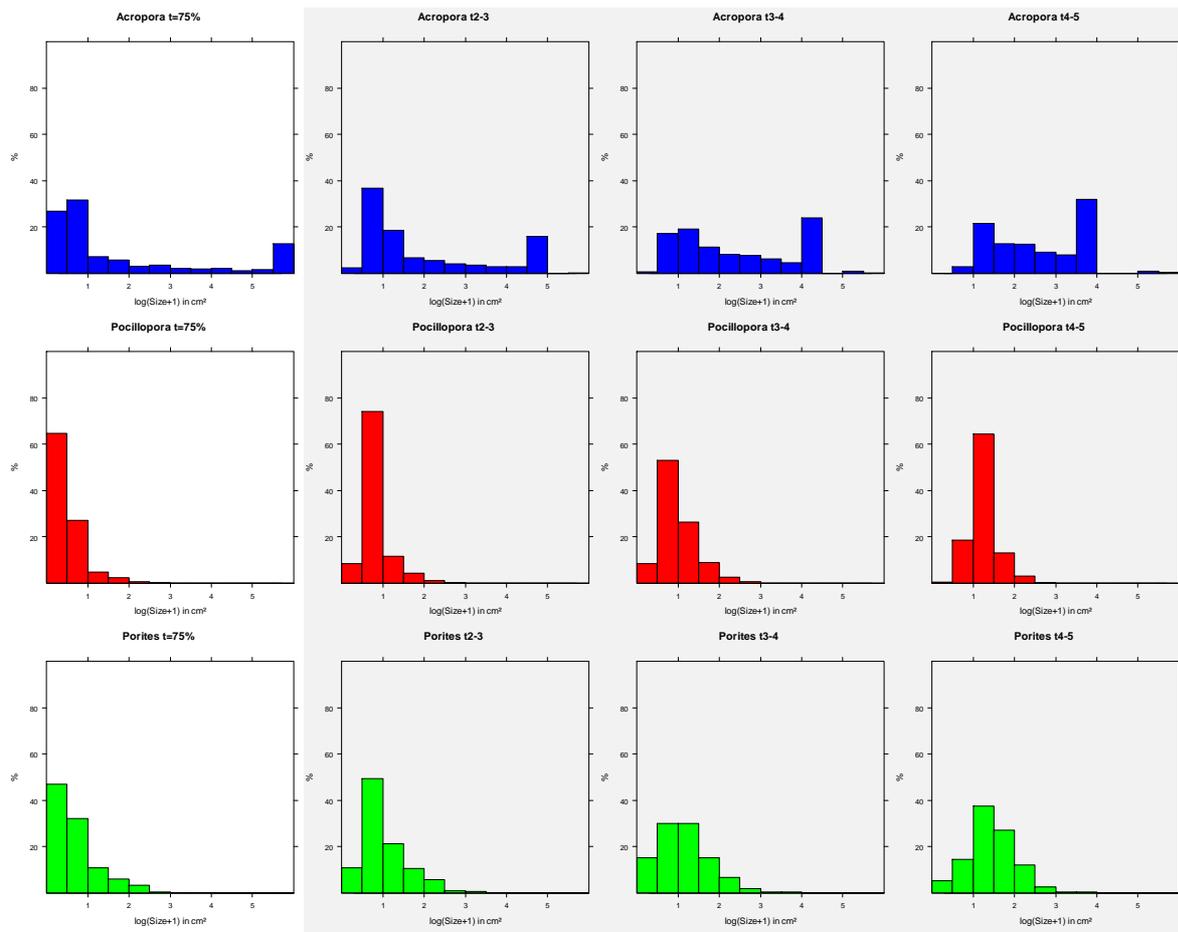
La simulation d'une prolifération d'*Acanthaster* résulte en une chute de l'occupation de l'habitat par les populations de coraux (**Figure 83**). Ce déclin est relativement plus important pour *Acropora* et *Pocillopora* qui chutent d'environ 30 % à < 10 % d'occupation, que pour la population de *Porites* qui passe d'environ 8 à 5 %. L'occupation du milieu par l'assemblage chute de > 60 % à < 20 % en 18 mois.



**Figure 83.** Graphiques illustrant la trajectoire de déclin (surface totale occupée par les populations en  $\text{cm}^2$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pendant une perturbation (graphes grisés) de 18 mois (axe X, 3 cycles de simulation) pour l'ensemble de l'assemblage (courbe noire) et pour chacun des trois taxa coralliens (courbes de couleur, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]). La trajectoire de colonisation avant la simulation de la perturbation est également illustrée à titre de comparaison (graphes blancs, cf., **Figure 80**).

### *Structure de taille des populations en phase de perturbation*

Durant le déclin des populations face à la prolifération d'*Acanthaster* (cf., **Figure 83**), les trois taxa montrent une perte de la contribution relative des plus petites tailles de colonies ( $\log[S+1] < 0,5$ ) au sein des populations (**Figure 84**). De plus, tandis que la population d'*Acropora* montre également une perte des plus grandes colonies ( $\log[S+1] > 4$ ), la population de *Porites* montre une augmentation de la contribution relative des colonies de plus grandes tailles avec l'avancement de la perturbation. La contribution des plus grandes colonies est relativement inchangée pour la population de *Pocillopora*.



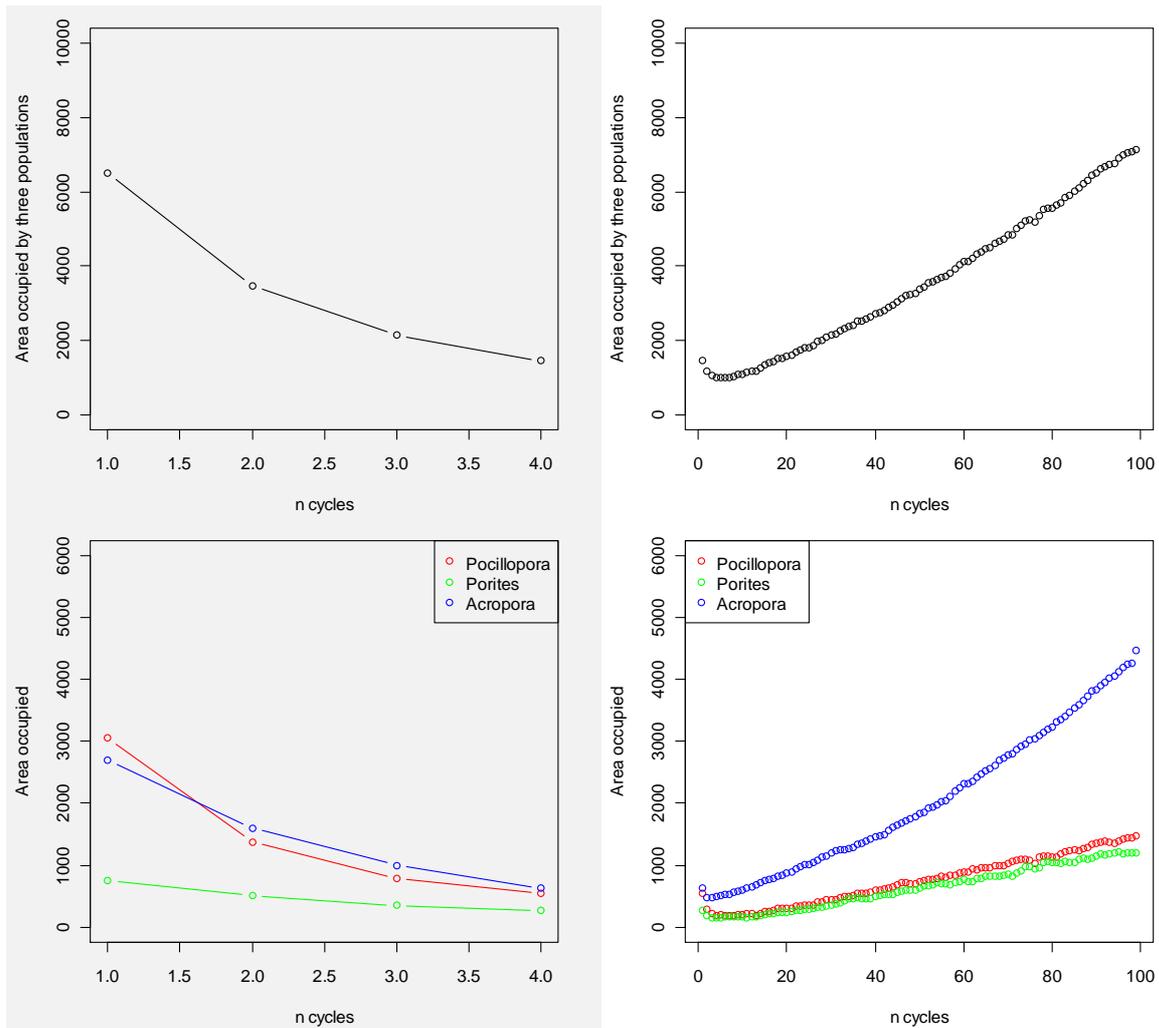
**Figure 84.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations pendant une perturbation de 18 mois (graphes grisés, 3 cycles de simulation) pour chacun des trois taxa coralliens (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]). La structure de taille est illustrée après 6 mois ( $t2-3$ ), 12 mois ( $t3-4$ ) et 18 mois ( $t4-5$ ) de simulation. La structure de taille avant la simulation de la perturbation est également illustrée à titre de comparaison (graphes blancs, cf., **Figure 81**).

### IV.3.c. Dynamique des populations en phase de résilience

Dans le but de comparer les dynamiques de résilience des populations d'*Acropora*, de *Pocillopora* et de *Porites* suite à la perturbation *Acanthaster*, une période de stabilité environnementale de 50 ans (100 cycles semestriels) a été simulée à partir de l'assemblage précédemment perturbé par la prolifération (**Figure 84**). Les paragraphes qui suivent décrivent la trajectoire, la structure de taille, ainsi que le taux de recrutement de ces trois populations sous ce scénario environnemental.

#### *Trajectoire des populations en phase de résilience*

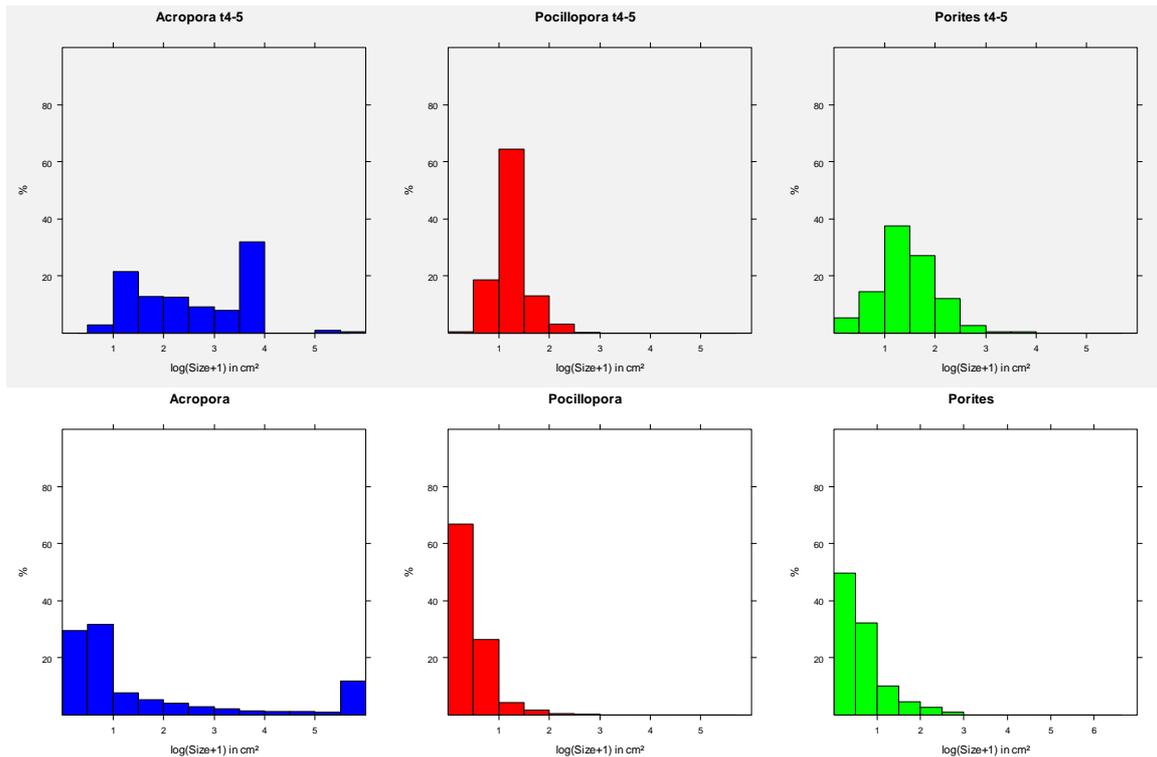
Suite à la prolifération d'*Acanthaster* simulée, l'assemblage montre une résilience en moins de 50 ans avec un retour à une valeur d'occupation de l'habitat  $> 60\%$  (**Figure 85**). La population d'*Acropora* montre la meilleure résilience, avec un retour à  $\approx 30\%$  d'occupation en moins de 40 ans (80 cycles de simulation), tandis que les populations de *Pocillopora* et de *Porites* montrent des trajectoires similaires sur les 50 années avec une occupation finale  $\approx 10\%$ . La population de *Pocillopora* montre la plus grande susceptibilité à cet événement unique de perturbation, avec une occupation de l'habitat environ deux fois moins importante qu'avant la prolifération (**Figure 85**).



**Figure 85.** Graphiques illustrant la trajectoire de résilience (surface totale occupée par les populations en  $\text{cm}^2$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) après une perturbation sous un environnement stable (graphes blancs) pendant 50 ans (axe X, 100 cycles de simulation) pour l'ensemble de l'assemblage (courbe noire) et pour chacun des trois taxa coralliens (courbes de couleur, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]). La trajectoire de déclin avant la simulation de la résilience est également illustrée à titre de comparaison (graphes grisés, cf., **Figure 83**).

### *Structure de taille des populations en phase de résilience*

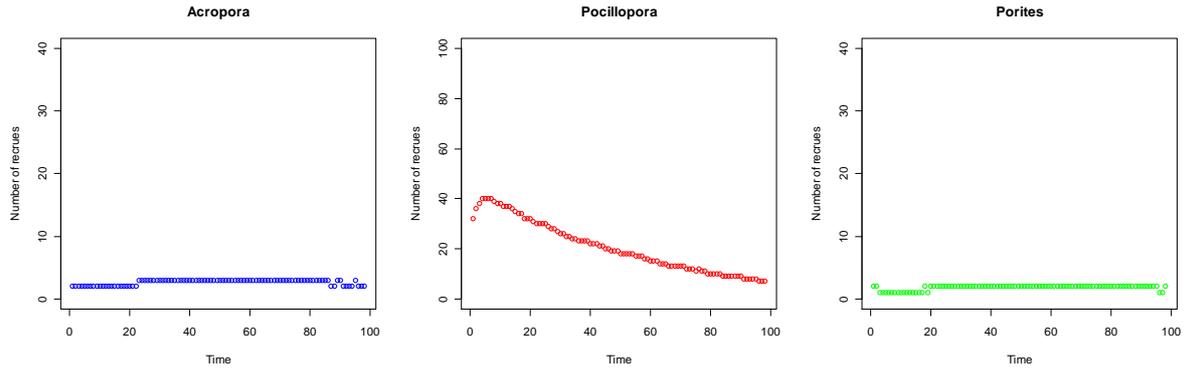
Durant les 50 années de résilience post-perturbation, les trois taxa de coraux récupèrent à nouveau leur structure de taille pré-perturbation (cf., **Figure 81**), avec notamment une réacquisition des fortes densités des colonies de petites tailles pour l'ensemble des trois taxa et une émergence des plus grandes colonies pour *Acropora* (**Figure 86**). Se reporter au **Tableau 15** pour un référentiel de l'ordre de grandeur de la taille des colonies.



**Figure 86.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations après une période de résilience de 50 ans sous un environnement stable suite à une perturbation (graphes blancs, 100 cycles de simulation) pour chacun des trois taxa coralliens (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]). La structure de taille avant la simulation de la résilience est également illustrée à titre de comparaison (graphes grisés, cf., **Figure 84**).

### *Taux de recrutement des populations en phase de résilience*

Lors de la phase de résilience, les populations de coraux montrent globalement des profils de recrutement semblables à ceux observés lors de la phase de colonisation, avec pour *Pocillopora* une diminution du nombre de recrues avec la saturation de l'habitat, et pour *Acropora* et *Porites* une augmentation avec l'essor de leur population respective et une diminution en se rapprochant de la saturation (**Figure 87**). La population de *Pocillopora* montre cependant un recrutement environ deux fois plus faible que lors de la phase de colonisation (cf., **Figure 82**), avec un recrutement qui augmente en début de simulation suite à la diminution de l'occupation de l'habitat lors de la perturbation, mais qui est rapidement restreint avec la progression vers une saturation du milieu (**Figure 85**).



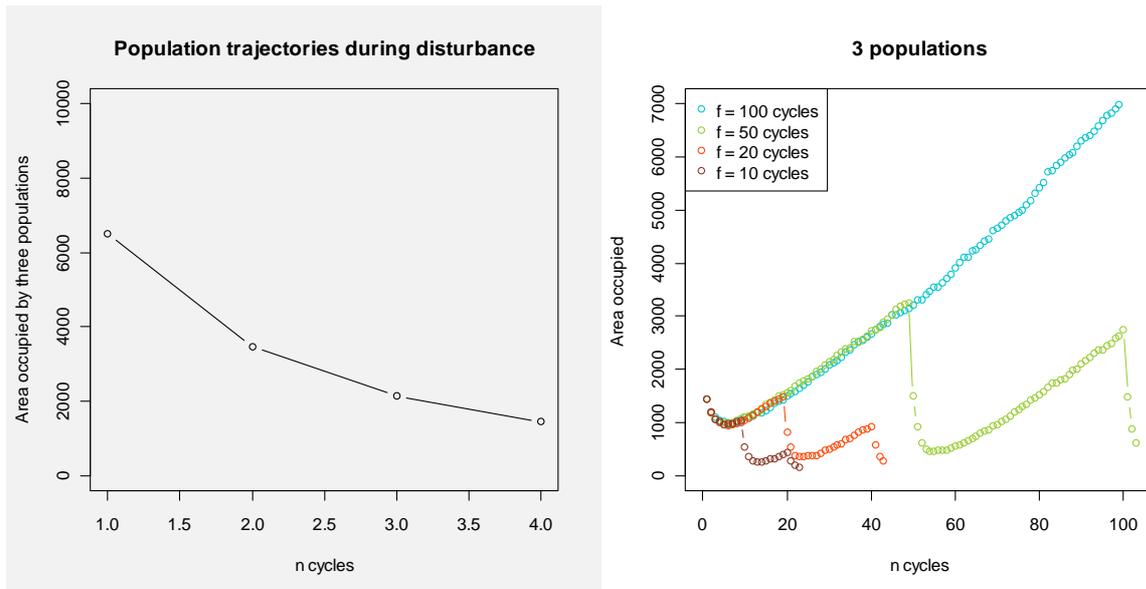
**Figure 87.** Graphiques illustrant le nombre de recrues de chaque taxon corallien (axe Y, *Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) pendant une période de résilience de 50 ans (axe X, 100 cycles de simulation) sous un environnement stable suite à une perturbation.

#### IV.3.d. Dynamique des populations sous différents régimes de perturbation

Afin d'examiner la réponse des assemblages coralliens face à différents scénarios environnementaux, la trajectoire des populations d'*Acropora*, de *Pocillopora* et de *Porites* ont été comparées face à différents régimes de perturbations (proliférations d'*Acanthaster*). Une périodicité de 50 (100 cycles), 25 (50 cycles), 10 (20 cycles) et 5 ans (10 cycles) entre deux perturbations a été simulée, et la trajectoire et la structure de taille des populations sont comparées entre les différents taxa et scénarios. La pérennité et la structure des assemblages simulés sont également discutées.

##### *Trajectoires des assemblages sous différents régimes de perturbation*

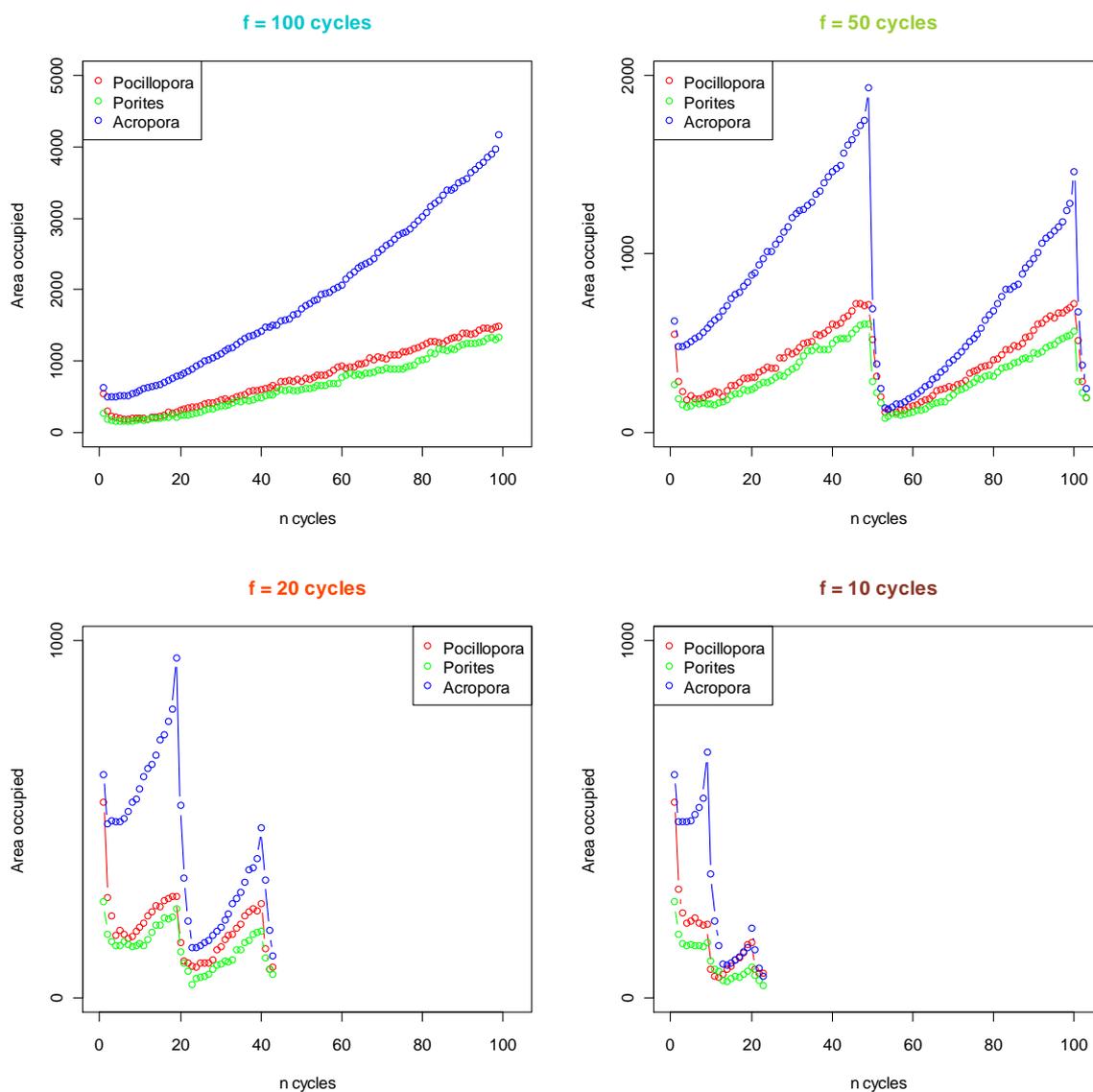
Une augmentation de la fréquence de la perturbation résulte en un effondrement de l'assemblage corallien (**Figure 88**). Seule une périodicité supérieure à  $\approx 40$  ans (80 cycles de simulations) entre deux proliférations permet de recouvrir l'état initial d'occupation de l'habitat par les coraux à  $\approx 60$  %. La récurrence des perturbations résulte en un déclin progressif des assemblages coralliens résilients et conduit inlassablement à son effondrement.



**Figure 88.** Graphiques illustrant la trajectoire de l'ensemble de l'assemblage corallien (surface totale occupée par les populations en  $\text{cm}^2$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) sous différents régimes de perturbation (graphe blanc ; axe X, périodicités de 50 [cien, 100 cycles], 25 [vert, 50 cycles], 10 [rouge, 20 cycles] et 5 ans [marron, 10 cycles]). La trajectoire de déclin durant la première phase de perturbation est également illustrée à titre de comparaison (graphe grisé, cf., **Figure 83**). A noter la taille inégale des axes Y.

### *Structure des assemblages sous différents régimes de perturbation*

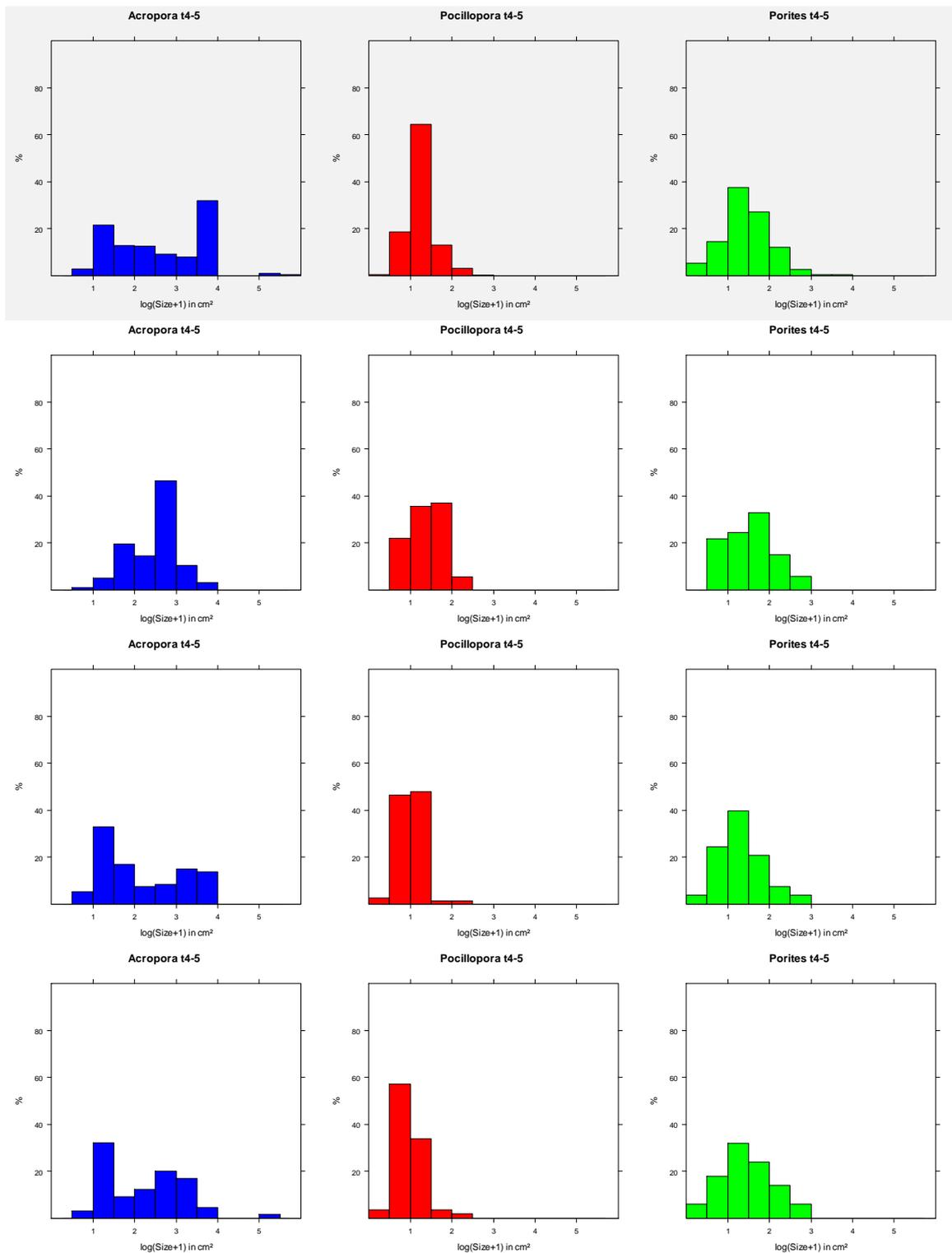
La récurrence des perturbations engendre une perte de résilience et des populations de tailles de plus en plus restreintes pour les trois taxa considérés (**Figure 89**). La population d'*Acropora* est la plus affectée, et son taux d'occupation se rapproche de plus en plus de ceux des populations de *Pocillopora* et *Porites* avec l'augmentation de la fréquence et la récurrence des perturbations. Après trois perturbations espacées d'un intervalle de stabilité de 5 ans (10 cycles), la population de *Pocillopora* domine à nouveau l'assemblage suite au déclin massif d'*Acropora*.



**Figure 89.** Graphiques illustrant la trajectoire (surface totale occupée par les populations en  $\text{cm}^2$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) de chacun des trois taxa coralliens (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) sous différents régimes de perturbation (axe X, périodicités de 50 [100 cycles], 25 [50 cycles], 10 [20 cycles] et 5 ans [10 cycles]). A noter la taille inégale des axes Y.

### *Structure de taille des populations sous différents régimes de perturbation*

En termes de structure de taille, l'augmentation de la fréquence des perturbations résulte pour tous les taxa en une réduction de la taille des colonies au sein des populations (**Figure 90**).



**Figure 90.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de chacun des trois taxa coralliens (*Acropora* [bleu], *Pocillopora* [rouge] et *Porites* [vert]) sous différents régimes de perturbation (périodicités de 25, 10 et 5 ans, de haut en bas). Pour chaque scénario, la structure de taille de l'assemblage à la fin du second phénomène de perturbation est illustrée (graphes blancs). La structure de taille de l'assemblage après la première perturbation est également illustrée à titre de comparaison (graphes grisés, cf., **Figure 84**).

## IV.4. Discussion et perspectives

### IV.4.a. Aptitudes à la colonisation

Avec un fort taux de recrutement, la population de *Pocillopora* montre une colonisation de l'habitat la plus rapide dans un environnement bénin, avec une croissance linéaire jusqu'à la saturation du milieu. La population de *Pocillopora* se caractérise cependant par de petites tailles de colonies et un recrutement qui décroît avec l'occupation du milieu, et sa colonisation de l'habitat est, après un certain temps de simulation, dépassée par la croissance de la population d'*Acropora* dont les colonies atteignent rapidement la taille maximale. Sous cet environnement stable, la population de *Porites* montre une cinétique de colonisation relativement faible et constante, et des tailles de colonies intermédiaires entre les colonies de *Pocillopora* et d'*Acropora*.

Les performances des populations simulées à l'aide du modèle concordent avec les caractéristiques des espèces telles que quantifiées sur le terrain et décrites dans le **Chapitre III** de ce manuscrit. Avec une stratégie de vie basée sur une forte reproduction (Adjeroud *et al.* 2007a ; Penin 2007), une colonisation rapide de l'habitat par le genre *Pocillopora* avait été stipulée (*cf.*, section **III.4.c.**). De même, la relative petite taille des colonies au sein de la population simulée correspond aux observations sur le récif (Adjeroud *et al.* 2007b ; la présente étude). Le genre *Acropora* montre une stratégie basée sur la compétition (*cf.*, section **III.4.c.**), avec un fort taux de croissance qui lui permet, en l'absence de perturbation, une préemption de l'habitat (Stimson 1985 ; Harriott 1999 ; Baird & Hughes 2000 ; Connell *et al.* 2004). Ces caractéristiques correspondent bien à la population simulée avec des colonies qui en environnement stable atteignent rapidement une taille maximale et permettent à ce taxon de dominer l'assemblage corallien. Le genre *Porites* se caractérise à l'inverse par un faible taux de croissance et une faible capacité de colonisation (*cf.*, section **III.4.c.**), ce qui place ce taxon en dernière position lors de la simulation de la colonisation d'un habitat vierge dans un environnement non perturbé.

#### IV.4.b. Capacités de résilience

##### *Susceptibilités au déclin*

La prolifération d'*Acanthaster* impacte fortement la trajectoire des populations simulées, avec cependant de plus grandes implications pour les taxa dominants *Acropora* et *Pocillopora*, ce qui résulte en un essor de la contribution de *Porites* au sein de l'assemblage. La prolifération résulte en un déclin de la contribution relative des plus grandes colonies pour la population d'*Acropora*, tandis qu'à l'inverse la population de *Porites* continue à montrer l'émergence de plus grandes colonies. Les trois taxa montrent une perte des plus petites colonies, ce qui résulte globalement en des populations caractérisées par des colonies de tailles intermédiaires.

Cette plus forte susceptibilité des *Acropora* et des *Pocillopora* à la prédation des *Acanthaster* a été quantifiée dans les **Chapitre II** et **III** de ce manuscrit, une susceptibilité particulièrement liée aux préférences alimentaires de ce prédateur pour les coraux (De'ath & Moran 1998 ; Kayal *et al.* sous presse). Le déclin important de la population d'*Acropora* s'explique par une perte des plus grandes colonies suite à l'augmentation importante de leur probabilité de mortalité lors de la prolifération (*cf.*, section **III.4.c.**). A l'inverse, la forte chute de *Pocillopora* semble principalement liée à la perte des plus petites colonies qui représentent une part importante de cette population. En concordance avec les observations faites dans diverses régions (McClanahan *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2008 ; Adjeroud *et al.* 2009) et avec la stratégie de vie identifiée au **Chapitre III** de ce manuscrit (*cf.*, section **III.4.c.**), la résistance de *Porites* face aux perturbations permet à cette population de montrer un essor au sein de l'assemblage corallien pendant la prolifération.

### *Potentiels de récupération*

Les populations des différents taxa montrent des résiliences contrastées suite à la perturbation, ce qui résulte en une altération de la structure de l'assemblage simulé. Tandis que les populations d'*Acropora* et de *Porites* retrouvent leur taille pré-perturbation en une quarantaine d'années, la population de *Pocillopora* occupe moins de deux fois sa taille initiale après 50 ans de simulation. Basé principalement sur un fort taux de recrutement (*cf.*, section **III.4.c.**), la résilience de cette population est limitée par une régulation du recrutement dans un habitat partiellement occupé par l'assemblage survivant (**Figure 87**, se reporter à la section **III.4.b.** sur la régulation densité-dépendante du recrutement de *Pocillopora*). La perte en *Pocillopora* est compensée par la forte résilience d'*Acropora* et l'ensemble de l'assemblage corallien retrouve son occupation initiale de l'habitat en moins de 50 ans. En termes de structure de taille, chacune des populations retrouve sa structure pré-perturbation pendant la phase de résilience.

Cet unique phénomène de perturbation altère notablement la structure de l'assemblage corallien modélisé, avec une perte durable de la population de *Pocillopora*, au profit des populations de *Porites*, et plus particulièrement d'*Acropora* qui se distingue en taille des autres populations, notamment grâce à la croissance rapide des grandes colonies survivantes suite à la perturbation. Bien qu'un fort taux de recrutement constitue généralement un atout majeur pour la résilience des populations (Connell *et al.* 2004 ; Fox 2004 ; McClanahan *et al.* 2007), cette simulation souligne que le profil des survivants peut jouer un rôle important dans la trajectoire des populations coralliennes, et que la saturation de l'habitat par les espèces compétitrices peut affecter la résilience des espèces colonisatrices.

#### IV.4.c. Conséquences d'une augmentation de la fréquence des perturbations

##### *Impact des perturbations sur la trajectoire des populations*

L'augmentation de la fréquence et la récurrence des perturbations résulte en un effondrement des populations coralliennes. *Acropora*, le taxon dominant dans cette simulation et également le plus susceptible à la prédation des *Acanthaster* (cf., **Chapitres II et III**) montre les plus forts taux de déclin, et la répétition chronique des perturbations successives engendre un réarrangement progressif de la composition taxinomique de l'assemblage pour mener à une dominance par *Pocillopora*. Les populations survivantes se caractérisent pour les trois taxa par de plus petites tailles de colonies. Une périodicité de perturbations inférieure à 40 ans s'avère incompatible avec le maintien de l'assemblage corallien simulé.

La récurrence des perturbations restreint la forte résilience initialement observée pour *Acropora*, et la taille de cette population est progressivement diminuée à la même échelle que les populations de *Pocillopora* et *Porites*. Un régime important des perturbations conduit rapidement à la perte de l'occupation de l'habitat par les scléractiniaires et mène à la dominance du taxa à plus fort taux de recrutement, *Pocillopora*. Cette observation concorde avec la théorie de la perturbation intermédiaire (*intermediate disturbance hypothesis*) proposée par Connell (1978) selon laquelle les écosystèmes fréquemment perturbés sont dominés par les espèces à stratégies opportunistes (**Figure 6**).

Dans de nombreuses régions, la dégradation de la qualité de l'habitat consécutive à l'augmentation de la diversité, de l'intensité et de la fréquence des perturbations tend ainsi à déséquilibrer les assemblages coralliens en faveur de la dominance d'un nombre restreint d'espèces résistantes ou opportunistes (*winner*s selon Loya *et al.* 2001), et engendre une perte globale de la diversité et de la productivité des communautés récifales (Nyström *et al.* 2000 ; Bellwood *et al.* 2004 ; Adjeroud *et al.* 2009 ; Carilli *et al.* 2009 ; la présente étude). Face aux changements environnementaux prédits pour les prochaines décennies (Orr *et al.* 2005 ; Hoegh-Guldberg *et al.* 2007 ; Wilkinson 2008), le sort des récifs coralliens s'annonce particulièrement préoccupant, et ceci même dans les régions qui jusqu'alors ont montré une forte résilience.

## *Rôle des perturbations dans la structure des communautés*

Avec leurs traits d'histoire de vie respectifs, les différents taxa de coraux montrent des susceptibilités et des réponses variées face aux perturbations. Afin d'être en mesure de comparer le succès des différentes stratégies sous divers scénarios environnementaux, différents régimes de perturbations ont été simulés par un travail de modélisation. Les premières sorties du modèle concordent avec les traits d'histoire de vie des espèces tels qu'observés sur le terrain, et les simulations prédisent la structure des assemblages coralliens face aux diverses conditions environnementales.

Le succès d'une stratégie basée sur la compétition au détriment de la résistance au stress (*cf.*, *Acropora*) est fondé sur de longues périodes de stabilité environnementale qui permettent à ces espèces de coloniser efficacement les habitats. A l'inverse, la prédominance d'une stratégie basée sur la résistance au stress au détriment de la vitesse de croissance et de la compétitivité (*cf.*, *Porites*) est fondée sur l'occurrence de perturbations à moyenne fréquence (ou à moyenne intensité) de façon à réguler les espèces plus susceptibles sans pour autant affecter l'espèce d'intérêt. Enfin, la dominance des espèces de type opportunistes à fort investissement dans la reproduction au détriment de la longévité (*cf.*, *Pocillopora*) repose sur l'occurrence de perturbations qui réduisent significativement les populations établies et permettent une recolonisation rapide des habitats. Cette stratégie repose cependant sur la disponibilité larvaire et donc la connectivité<sup>26</sup> entre les populations, et peut s'avérer limitée face à une fragmentation du milieu et un isolement des populations.

---

<sup>26</sup> Une forte connectivité entre les populations de *Pocillopora meandrina* a été mise en évidence par Magalon *et al.* (2005) à l'échelle de l'archipel de la Société.

#### IV.4.d. Perspectives

Le dernier volet de ce programme de recherche doctoral a permis l'élaboration d'un nouveau modèle permettant d'anticiper la trajectoire des populations coralliennes sous différents scénarios de perturbations. Une des originalités de ce modèle est qu'il se base sur des données de dynamique des populations provenant d'un suivi *in situ* sur le récif. Le modèle tel que présenté dans ce manuscrit constitue une première approche qui sera par la suite affinée afin de tenir compte de divers processus de régulation des communautés, telles que les interactions compétitives intra- et inter-spécifiques ou encore la saturation de l'habitat par densité-dépendance. Ce modèle sera également testé pour les critères de sensibilité et d'élasticité requis pour sa validation. En outre, ce modèle de dynamique des populations pourra éventuellement être complété à l'échelle des communautés récifales, notamment en tenant compte des interactions entre les coraux et leurs principaux prédateurs et compétiteurs tels qu'identifiés aux **Chapitres II** et **III** de ce manuscrit.

Une continuité des suivis de la dynamique des populations coralliennes sur les pentes externes récifales de Moorea permettra non seulement de tester la sensibilité du modèle et d'en calibrer les sorties, mais également d'affiner la résolution des prédictions en tenant compte notamment de divers facteurs biotiques et abiotiques entrant en jeu dans la régulation des populations coralliennes.

## Chapitre V. Discussion et perspectives générales

### V.1. Dynamique des communautés récifales

Les récifs coralliens des pentes externes des îles de la Société, Polynésie française, sont soumis à diverses et récurrentes perturbations naturelles (**Tableau 1**). Ces perturbations, principalement sous formes de phénomènes de blanchissement corallien, d'épisodes cycloniques et d'explosions démographiques du prédateur corallivore *Acanthaster planci*, jouent un rôle important dans la dynamique des populations coralliennes, et au-delà des communautés récifales de cette région (Bouchon 1985 ; Adjeroud *et al.* 2009 ; la présente étude). Par le passé, ces communautés avaient déjà été fortement affectées par ces perturbations de grande ampleur, à l'image de celles situées sur l'île de Moorea où la dynamique des communautés récifales est relativement bien documentée depuis plusieurs décennies (*cf.*, section **I.3.b.**). Ces suivis montrent notamment une forte capacité de résilience des récifs en termes de recouvrement corallien face à ces perturbations, avec un retour à un niveau pré-perturbation à l'échelle de la décennie (Bouchon 1985 ; Adjeroud *et al.* 2009 ; *cf.*, section **II.4.b.**). Cette capacité de résilience observée au cours des décennies passées constitue un argument positif en faveur d'un fort potentiel de rétablissement de ces récifs face aux récentes perturbations (*i.e.*, *Acanthaster* de 2003 à 2010, et cyclone de 2010), et ceci malgré leur occurrence successive et rapprochée dans le temps, et leur sévérité exceptionnelle envers les communautés coralliennes (*cf.*, **Chapitres II et III**). En outre, la pression d'herbivorie qui régule la biomasse algale (*cf.*, **Chapitre II**) et le fort taux de recrutement corallien observé sur les sites affectés constituent des signes majeurs du potentiel de résilience des récifs de cette région (*cf.*, **Chapitre III**).

Toutefois, le suivi à long terme des récifs de Moorea montre également une dérive progressive de la structure et de la composition des assemblages coralliens, avec un déclin de la contribution relative des espèces branchues plus susceptibles aux perturbations, en faveur d'espèces massives plus résistantes et persistantes dans le temps (Adjeroud *et al.* 2009, la présente étude). Tandis que les conséquences exactes de cette dérive des communautés coralliennes vers un appauvrissement de leur composition et leur diversité sont à ce jour méconnues, diverses études soulignent le lien fort entre la couverture et la composition

coralliennes et la diversité et la biomasse de différentes communautés récifales (Graham *et al.* 2008 ; Halford & Caley 2009). De même, la capacité de résilience des différentes espèces coralliennes montre des directions contrastées selon les principaux taxa, en fonction des traits d'histoire de vie respectifs (*cf.*, **Chapitre II** et **III**).

Le genre *Pocillopora* montre une stratégie purement de type opportuniste, avec un fort investissement dans la reproduction et dans la dispersion des larves, ce qui résulte en un taux probablement fort d'allo-recrutement qui sature l'habitat et montre une forte régulation densité-dépendante (*cf.*, **Chapitre III**). Les colonies de *Pocillopora* montrent une vitesse de croissance et une capacité compétitrice intermédiaire entre celles des colonies *Acropora* et *Porites*. Face à une augmentation de la fréquence et de l'intensité des perturbations, les populations de *Pocillopora* devraient pouvoir se maintenir sur les récifs de la Polynésie française tant que la connectivité et l'approvisionnement larvaire seront maintenus dans cette région (*cf.*, **Chapitre IV**).

A l'inverse, le genre *Porites* montre une stratégie de type stress-tolérante, avec un faible investissement dans la production et la dispersion des larves et un taux d'auto-recrutement probablement fort (*cf.*, **Chapitre III**). Les colonies de *Porites* montrent une faible susceptibilité à diverses perturbations, tels que les phénomènes de blanchissement (McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007b), les cyclones (Adjeroūd *et al.* 2005, 2009) et les proliférations du prédateur *Acanthaster planci* (Faure 1989 ; De'ath & Moran 1998 ; Pratchett 2007b ; Kayal *et al.* sous presse ; la présente étude), et sont en pratique difficilement extirpables une fois qu'elles sont établies au sein des habitats récifaux. Les *Porites* sont cependant de piètres compétiteurs face à diverses espèces scléactiniaires (Cox 1986 ; Connell *et al.* 2004), algales (Miller & Hay 1998 ; Lirman 2001 ; Jompa & McCook 2002), ou issues d'autres communautés benthiques (Aerts 1998), et présentent généralement de faibles taux de croissance (Harriott 1999). Sous un scénario d'instabilité environnementale, les populations de *Porites* constitueront probablement parmi les derniers scléactiniaires avant une extirpation voire un effondrement des coraux tropicaux (McClanahan *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2008 ; Adjeroūd *et al.* 2009) (*cf.*, **Chapitre IV**).

Le genre *Acropora* présente une stratégie de vie encore différente des genres *Pocillopora* et *Porites*, avec comme atout majeur une forte vitesse de croissance et une forte capacité à envahir et occuper l'espace sur le benthos (*cf.*, **Chapitre III**). *Acropora* est un très bon compétiteur face à d'autres espèces (Stimson 1985 ; Harriott 1999 ; Baird & Hughes 2000 ; Connell *et al.* 2004), mais est aisément extirpable des habitats dû à une susceptibilité particulière à diverses perturbations tels que les phénomènes de blanchissement (McClanahan *et al.* 2007 ; Penin *et al.* 2007b), les cyclones (Adjeroud *et al.* 2005, 2009) et les proliférations du prédateur *Acanthaster planci* (Faure 1989 ; De'ath & Moran 1998 ; Pratchett 2007b ; Kayal *et al.* sous presse ; la présente étude). En Polynésie française, le genre *Acropora* montre un recrutement intermédiaire entre *Pocillopora* et *Porites*, avec un taux d'allo-recrutement à priori relativement constant (*cf.*, **Chapitre III**). En raison de leur forte susceptibilité aux perturbations, les suivis à long termes montrent déjà une extirpation progressive des *Acropora* dans diverses régions du globe (McClanahan *et al.* 2007 ; Green *et al.* 2008 ; Adjeroud *et al.* 2009).

Avec leurs traits d'histoire de vie respectifs, les taxa coralliens montrent des aptitudes contrastées à prospérer sous diverses conditions environnementales (*cf.*, **Chapitre IV**), et malgré la relative plasticité de diverses fonctions comme la croissance ou la reproduction (Smith 1992 ; Idjadi & Karlson 2007), il apparait que la variabilité environnementale constitue un facteur déterminant dans le succès des stratégies de maintien des communautés coralliennes en milieu récifal (Connell *et al.* 2004; McClanahan *et al.* 2007; Green *et al.* 2008; Adjeroud *et al.* 2009 ; la présente étude). Etant donné la fonction cruciale des coraux en tant qu'ingénieurs de l'écosystème récifal (Jones *et al.* 1997 ; Stachowicz 2001), un appauvrissement de la composition taxinomique ou de la structure de taille des populations au sein des communautés coralliennes pourrait engendrer un déclin de la diversité structurale des habitats récifaux, ce qui pourrait avoir des conséquences néfastes quant aux processus de régulation et au maintien de la diversité récifale (Hacker & Gaines 1997 ; Bruno *et al.* 2003 ; Crain & Bertness 2006 ; Lenihan *et al.* 2008 ; Crabbe 2010 ; Kayal *et al.* sous presse)

Les récifs coralliens constituent des milieux riches et diversifiés qui se caractérisent par des liens complexes et intenses entre les espèces et leur environnement. Loin de représenter des havres de stabilité, les écosystèmes récifaux sont fortement soumis à diverses perturbations qui modifient la structure et orientent la trajectoire des assemblages de coraux, ce qui a d'importantes implications sur la diversité des habitats et des espèces qui y sont associées.

Dans l'ère actuelle des perturbations anthropiques et des changements climatiques globaux, l'augmentation de la fréquence, de l'intensité et de l'échelle spatiale des perturbations de différentes natures est en train de modifier la structure des assemblages coralliens à l'échelle planétaire, avec un essor des espèces les plus résistantes au détriment des autres espèces. Ces perturbations ont ainsi tendance à engendrer séquentiellement un appauvrissement graduel des communautés coralliennes avec une perte progressive des espèces les plus susceptibles, une érosion de plus en plus importante de la diversité des coraux, une perte de la diversité des habitats récifaux et une perte de la diversité et de la productivité des communautés récifales associées. Ces effets « en cascade » génèrent à leur tour une perte des fonctions écologiques et des changements de phase (d'une dominance corallienne à une dominance souvent algale), et mènent progressivement au déclin des communautés récifales. Ces menaces sur les écosystèmes récifaux pèsent plus généralement sur l'ensemble des milieux naturels, même ceux jusqu'alors relativement épargnés, menaçant le maintien de la biodiversité à l'échelle planétaire.

A l'exemple des issues soulevées dans le présent manuscrit, le déclin global de la biodiversité, tel qu'observé aujourd'hui et depuis déjà plusieurs décennies, risque d'engendrer graduellement et dans les décennies à venir, une perte des fonctions écologiques et une altération durable, voire permanente de nombreux écosystèmes naturels. Ce déclin devrait affecter l'habitat, l'alimentation, le comportement, et le mode de vie de la majorité, voir de l'ensemble des espèces présentes sur notre planète, et particulièrement de celle parmi les plus vulnérables et cependant les plus ubiquistes de tous, l'humain.

## V.2. Perspectives de recherche

Ce programme de recherche doctoral a constitué une opportunité unique pour une investigation intensive et détaillée de la dynamique des populations de coraux. Cette étude a permis d'appréhender divers aspects du fonctionnement écologique des populations coralliennes et des principales communautés récifales sur les pentes externes des récifs des îles de Moorea et de Raiatea, dans l'archipel de la Société en Polynésie française. Ce travail a permis l'étude des récifs coralliens en dehors des majeures pressions anthropiques rencontrées dans de nombreuses régions, et de considérer le rôle de perturbations naturelles de grande ampleur dans la dynamique des communautés récifales.

Durant ce suivi de la dynamique des populations coralliennes et des communautés associées des pentes externes de Moorea et Raiatea, les récifs étudiés ont été fortement affectés par des perturbations naturelles (prolifération du prédateur *Acanthaster planci* et cyclone), avec pour résultat une mortalité massive des coraux. Ce travail a permis d'examiner la susceptibilité et la réponse des populations face à diverses conditions environnementales et perturbations, et d'évaluer l'importance des traits d'histoire de vie des espèces. Une perspective intéressante à ce travail serait d'examiner les processus de recolonisation qui font suite aux récentes perturbations. Dans ce contexte, la poursuite des suivis mis en place à Moorea permettrait notamment de comparer la dynamique de résilience avec la dynamique de déclin quantifiée dans le présent manuscrit, et de tester la justesse et la précision du modèle mathématique que nous avons développé dans le cadre de cette thèse. En parallèle, d'autres paramètres de la dynamique des populations que nous n'avons pu prendre en compte dans le présent travail, tels que la sensibilité des colonies à différents types de stress ou encore les taux de fécondités, restent à être quantifiés afin d'améliorer notre compréhension des performances et de la régulation des assemblages coralliens. En outre, les caractéristiques singulières, les stratégies de vies et les fonctions écologiques propres aux différentes espèces, ainsi que les interactions entre les différentes communautés récifales restent à être étudiées plus amplement afin d'appréhender le fonctionnement écologique et les mécanismes de maintien de la biodiversité.

A l'image de nombreux écosystèmes naturels sur notre planète, l'investigation du fonctionnement écologique des récifs coralliens montre de plus en plus l'extrême complexité des processus de régulation des communautés, ainsi que leur forte vulnérabilité et susceptibilité aux changements environnementaux.

## Chapitre VI. Bibliographie

- Abdul Ghaffar M.A., Ng M.Y., Abdul Adzis K.A. & Arshad A. (2006). Linking the feeding regime of *Chaetodon octofasciatus* to the coral health in Redang Island, Malaysia. *Coastal Marine Science*, 30, 276-282.
- Adjeroud M. (1996). Biodiversité dans un écosystème corallien insulaire (Moorea, Polynésie française) : analyse de la répartition spatiale de la biodiversité des peuplements mégabenthiques et relation avec les facteurs environnementaux. Université Paris VI Pierre et Marie Curie Paris, Paris, 380 p.
- Adjeroud M. (1997). Factors influencing spatial patterns on coral reefs around Moorea, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 159, 105-119.
- Adjeroud M., Andréfouët S. & Payri C. (2001). Mass mortality of macrobenthic communities in the lagoon of Hikueru atoll (French Polynesia) *Coral Reefs*, 19, 287-291.
- Adjeroud M., Augustin D., Galzin R. & Salvat B. (2002). Natural disturbances and interannual variability on coral reef communities on the outer slope of Tiahura (Moorea, French Polynesia): 1991 to 1997. *Marine Ecology Progress Series*, 237, 121-131.
- Adjeroud M., Chancerelle Y., Schrimm M., Perez T., Lecchini D., Galzin R. & Salvat B. (2005). Detecting the effects of natural disturbances on coral assemblages in French Polynesia: A decade survey at multiple scales. *Aquatic Living Resources*, 18, 111-123.
- Adjeroud M., Michonneau F., Edmunds P.J., Chancerelle Y., Lison de Loma T., Penin L., Thibaut L., Vidal-Dupiol J., Salvat B. & Galzin R. (2009). Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs*, 28, 775-780.
- Adjeroud M., Penin L. & Carroll A. (2007a). Spatio-temporal heterogeneity in coral recruitment around Moorea, French Polynesia: implications for population maintenance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 341, 204-218.
- Adjeroud M., Pratchett M.S., Kospartov M.C., Lejeusne C. & Penin L. (2007b). Small-scale variability in the size structure of scleractinian corals around Moorea, French Polynesia: patterns across depths and locations. *Hydrobiologia*, 589, 117-126.
- Aerts L.A.M. (1998). Sponge/coral interactions in Caribbean reefs: analysis of overgrowth patterns in relation to species identity and cover. *Marine Ecology Progress Series*, 175, 241-249.
- Anthony K.R.N. & Connolly S.R. (2007). Bleaching, energetics, and coral mortality risk: Effects of temperature, light, and sediment regime. *Limnology and Oceanography* 52, 716-726.
- Babcock R.C. (1991). Comparative demography of three species of scleractinian corals using age- and size-dependent classifications. *Ecological Monographs*, 61, 225-244.
- Baird A.H. & Hughes T.P. (2000). Competitive dominance by tabular corals: an experimental analysis of recruitment and survival of understory assemblages. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 251, 117-132.
- Bak R.P.M. & Engel M.S. (1979). Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Marine Biology*, 54, 341-352.
- Bak R.P.M. & Meesters E.H. (1998). Coral population structure: the hidden information of colony size-frequency distributions. *Marine Ecology Progress Series*, 162, 301-306.

- Bakun A. (2006). Wasp-waist populations and marine ecosystem dynamics: navigating the “predator pit” topographies. *Progress in Oceanography*, 68, 271-288.
- Bellwood D., Hughes T., Folke C. & Nyström M. (2004). Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429, 827-833.
- Ben-Haim Y. & Rosenberg E. (2002). A novel *Vibrio* sp. pathogen of the coral *Pocillopora damicornis*. *Marine Biology*, 141, 47-55.
- Berumen M.L. & Pratchett M.S. (2006). Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs*, 25, 647-653.
- Birkeland C. (1977). The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communities to the survival of coral recruits. *Proceedings of Third International Coral Reef Symposium* Miami, 15-21.
- Birkeland C. (1982). Terrestrial runoff as a cause of outbreaks of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea). *Marine Biology*, 69, 175-185.
- Bouchon-Navaro Y. (1981). Quantitative Distribution of the Chaetodontidae on a Reef of Moorea Island (French Polynesia). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 55, 145-157.
- Bouchon C. (1985). Quantitative study of Scleractinian coral communities of Tiahura reef. *Fifth International Coral Reef Congress* Tahiti, 6, 279-284.
- Box S.J. & Mumby P.J. (2007). Effect of macroalgal competition on growth and survival of juvenile Caribbean corals. *Marine Ecology Progress Series*, 342, 139-149.
- Brodie J., Fabricius K., De'ath G. & Okaji K. (2005). Are increased nutrient inputs responsible for more outbreaks of crown-of-thorns starfish? An appraisal of the evidence. *Marine Pollution Bulletin*, 51, 266-278.
- Bruno J.F., Stachowicz J.J. & Bertness M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 119-125.
- Brzeziecki B. & Kienast F. (1994). Classifying the life-history strategies of trees on the basis of the Grimian model. *Forest Ecology and Management*, 69, 167-187.
- Cadoret L., Legendre P., Adjeroud M. & Galzin R. (1995). Répartition spatiale des Chaetodontidae dans différents secteurs récifaux de l'île de Moorea, Polynésie française. *Écoscience*, 2, 129-140.
- Caley M.J., Carr M.H., Hixon M.A., Hughes T.P., Jones G.P. & Menge B.A. (1996). Recruitment and the local dynamics of open marine populations. *Annual Review of Ecology Systematic*, 27, 477-500.
- Carilli J.E., Norris R.D., Black B.A., Walsh S.M. & McField M. (2009). Local stressors reduce coral resilience to bleaching. *PLoS ONE*, 4, e6324.
- Carlson D.B. (2001). Depth-related patterns of coral recruitment and cryptic suspension-feeding invertebrates on Guana Island, British Virgin Islands. *Bulletin of Marine Science*, 68, 525-541.
- Cetina-Heredia P. & Connolly S.R. (sous presse). A simple approximation for larval retention around reefs. *Coral Reefs*.
- Chabanet P., Adjeroud M., Andréfouët S., Bozec Y.-M., Ferraris J., Garcia-Charton J.-A. & Schrimm M. (2005). Human-induced physical disturbances and their indicators on coral reef habitats: a multi-scale approach. *Aquatic Living Resources*, 18, 215-230.
- Chadwick-Furman N.E., Goffredo S. & Loya Y. (2000). Growth and population dynamic model of the reef coral *Fungia granulosa* Klunzinger, 1879 at Eilat, northern Red Sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 249, 199-218.
- Chancerelle Y. (1996). Caractérisation des paysages récifaux sous-marins de l'île de Moorea (Polynésie française). Université Française du Pacifique, Tahiti, 165 p.

- Chazottes V., Champion-Alsumard T.L. & Peyrot-Clausade M. (1995). Bioerosion rates on coral reefs: interactions between macroborers, microborers and grazers (Moorea, French Polynesia). *Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology*, 113, 189-198.
- Chazottes V., Champion-Alsumard T.L., Peyrot-Clausade M. & Cuet P. (2002). The effects of eutrophication-related alterations to coral reef communities on agents and rates of bioerosion (Reunion Island, Indian Ocean). *Coral Reefs*, 21, 375-390.
- Cheal A.J., Coleman G., Delean S., Miller I., Osborne K. & Sweatman H. (2002). Responses of coral and fish assemblages to a severe but short-lived tropical cyclone on the Great Barrier Reef, Australia. *Coral Reefs*, 21, 131-142.
- Chesson P. & Kuang J.J. (2008). The interaction between predation and competition. *Nature*, 456, 235-238.
- Chornesky E.A. (1989). Repeated reversals during spatial competition between corals. *Ecology*, 70, 843-855.
- Christiansen N.A., Ward S., Harii S. & Tibbetts I.R. (2009). Grazing by a small fish affects the early stages of a post-settlement stony coral. *Coral Reefs*, 28, 47-51.
- Cole A.J., Lawton R.J., Pratchett M.S. & Wilson S.K. (2011). Chronic coral consumption by butterflyfishes. *Coral Reefs*, 30, 85-93.
- Cole A.J. & Pratchett M.S. (2011). Inter-specific variation in susceptibility to grazing among common reef corals. *Marine Ecology Progress Series*, 422, 155-164.
- Collins A.G., Schuchert P., Marques A.C., Jankowski T., Medina M. & Schierwater B. (2006). Medusozoan phylogeny and character evolution clarified by new large and small subunit rDNA data and an assessment of the utility of phylogenetic mixture models. *Systematic Biology*, 55, 97-115.
- Connell J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199, 1302-1310.
- Connell J.H. (1997). Disturbance and recovery of coral assemblages. *Coral Reefs*, 16, S101-S113.
- Connell J.H., Hughes T.P., Wallace C.C., Tanner J.E., Harms K.E. & Kerr A.M. (2004). A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecological Monographs*, 74, 179-210.
- Connolly S.R. & Baird A.H. (2010). Estimating dispersal potential for marine larvae: dynamic models applied to scleractinian corals. *Ecology*, 91, 3572-3583.
- Cox E.F. (1986). The effects of a selective corallivore on growth rates and competition for space between two species of Hawaiian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 101, 161-174.
- Crabbe M.J.C. (2010). Topography and spatial arrangement of reef-building corals on the fringing reefs of North Jamaica may influence their response to disturbance from bleaching. *Marine Environmental Research*, 69, 158-162.
- Crain C.M. & Bertness M.D. (2006). Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *BioScience*, 56, 211-218.
- Cury P. & Shannon L. (2004). Regime shifts in upwelling ecosystems: observed changes and possible mechanisms in the northern and southern Benguela. *Progress in Oceanography*, 60, 223-243.
- De'ath G. & Moran P.J. (1998). Factors affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: 2: Feeding preferences. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 220, 107-126.
- Doherty P. & Fowler T. (1994). An empirical test of recruitment limitation in a coral reef fish. *Science*, 263, 935-939.

- Dulvy N.K., Freckleton R.P. & Polunin N.V.C. (2004). Coral reef cascades and the indirect effects of predator removal by exploitation. *Ecology Letters*, 7, 410-416.
- Dunstan P.K. & Johnson C.R. (1998). Spatio-temporal variation in coral recruitment at different scales on Heron Reef, southern Great Barrier Reef. *Coral Reefs*, 17, 71-81.
- Eakin C.M. & Glynn P.W. (1996). Low tidal exposures and reef mortalities in the eastern Pacific. *Coral Reefs*, 15, 120.
- Edmunds P.J. (2010). Population biology of *Porites astreoides* and *Diploria strigosa* on a shallow Caribbean reef. *Marine Ecology Progress Series*, 418, 87-104.
- Ellison A.M., Bank M.S., Clinton B.D., Colburn E.A., Elliott K., Ford C.R., Foster D.R., Kloeppe B.D., Knoepp J.D., Lovett G.M., Mohan J., Orwig D.A., Rodenhouse N.L., Sobczak W.V., Stinson K.A., Stone J.K., Swan C.M., Thompson J., Holle B.V. & Webster J.R. (2005). Loss of foundation species: consequences for the structure and dynamics of forested ecosystems. *Front Ecol Environ*, 3, 479-486.
- Emlen J.M. (1966). The role of time and energy in food preference. *The American Naturalist*, 100, 611-617.
- Estes J.A., Tinker M.T., Williams T.M. & Doak D.F. (1998). Killer whale predation on sea otters linking oceanic and nearshore ecosystems. *Science*, 282, 473-476.
- Fabricius K.E., Okaji K. & De'ath G. (2010). Three lines of evidence to link outbreaks of the crown-of-thorns seastar *Acanthaster planci* to the release of larval food limitation. *Coral Reefs*, 29, 593-605.
- Faure G. (1989). Degradation of coral reefs at Moorea island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*. *Journal of Coastal Research*, 5, 295-305.
- Fearon R.J. & Cameron A.M. (1997). Preliminary evidence supporting the ability of hermatypic corals to affect adversely larvae and early settlement stages of hard coral competitors. *Journal of Chemical Ecology*, 23, 1769-1780.
- Feary D.A., McCormick M.I. & Jones G.P. (2009). Growth of reef fishes in response to live coral cover. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 373, 45-49.
- Fong P. & Glynn P.W. (1998). A dynamic size-structured population model: does disturbance control size structure of a population of the massive coral *Gardineroseris planulata* in the Eastern Pacific? *Marine Biology*, 130, 663-674.
- Fong P. & Glynn P.W. (2000). A regional model to predict coral population dynamics in response to El Niño-Southern Oscillation. *Ecological Applications*, 10, 842-854.
- Foster N.L., Baums I.B. & Mumby P.J. (2007). Sexual vs. asexual reproduction in an ecosystem engineer: the massive coral *Montastraea annularis*. *Journal of Animal Ecology*, 76, 384-391.
- Fox H.E. (2004). Coral recruitment in blasted and unblasted sites in Indonesia: assessing rehabilitation potential. *Marine Ecology Progress Series*, 269, 131-139.
- Fox H.E., Pet J.S., Dahuri R. & Caldwell R.L. (2003). Recovery in rubble fields: long-term impacts of blast fishing. *Marine Pollution Bulletin*, 46, 1024-1031.
- Fukami H., Chen C.A., Budd A.F., Collins A., Wallace C., Chuang Y.-Y., Chen C., Dai C.-F., Iwao K., Sheppard C. & Knowlton N. (2008). Mitochondrial and nuclear genes suggest that stony corals are monophyletic but most families of stony corals are not (Order Scleractinia, Class Anthozoa, Phylum Cnidaria). *PLoS ONE*, 3, e3222.
- Gleason M.G. (1993). Effects of disturbance on coral communities: bleaching in Moorea, French Polynesia. *Coral Reefs*, 12, 193-201.
- Glynn P.W. (1990). Feeding ecology of selected coral-reef macroconsumers: patterns and effects on coral community structure. *Coral Reefs* (ed. Dubinski Z) Amsterdam, p. 365-400.
- Grabowski J.H., Hughes A.R. & Kimbro D.L. (2008). Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology*, 89, 3413-3422.

- Graham N.A.J., McClanahan T.R., MacNeil M.A., Wilson S.K., Polunin N.V.C., Jennings S., Chabanet P., Clark S., Spalding M.D., Letourneur Y., Bigot L., Galzin R., Öhman M.C., Garpe K.C., Edwards A.J. & Sheppard C.R.C. (2008). Climate warming, marine protected areas and the ocean-scale integrity of coral reef ecosystems. *PLoS ONE*, 3, e3039.
- Green D.H., Edmunds P.J. & Carpenter R.C. (2008). Increasing relative abundance of *Porites astreoides* on Caribbean reefs mediated by an overall decline in coral cover. *Marine Ecology Progress Series*, 359, 1-10.
- Grime J.P. (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26-31.
- Grime J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-1194.
- Guillemot N., Chabanet P. & Pape O.L. (2010). Cyclone effects on coral reef habitats in New Caledonia (South Pacific). *Coral Reefs*, 29, 445-453.
- Gurevitch J., Morrison J.A. & Hedges L.V. (2000). The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *The American Naturalist*, 155, 435-453.
- Hacker S.D. & Gaines S.D. (1997). Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78, 1990-2003.
- Halford A.R. & Caley M.J. (2009). Towards an understanding of resilience in isolated coral reefs. *Global Change Biology*, 15, 3031-3045.
- Hall V.R. & Hughes T.P. (1996). Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology*, 77, 950-963.
- Harmelin-Vivien M.L. & Bouchon-Navaro Y. (1983). Feeding diets and significance of coral feeding among Chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). *Coral Reefs*, 2, 119-127.
- Harriott V.J. (1999). Coral growth in subtropical eastern Australia. *Coral Reefs*, 18, 281-291.
- Harriott V.J. & Banks S.A. (2002). Latitudinal variation in coral communities in eastern Australia: a qualitative biophysical model of factors regulating coral reefs. *Coral Reefs*, 21, 83-94.
- Heithaus M.R., Frid A., Wirsing A.J. & Worm B. (2008). Predicting ecological consequences of marine top predator declines. *Trends in Ecology & Evolution*, 23, 202-210.
- Hiatt R.W. & Strasburg D.W. (1960). Ecological relationships of the fish fauna on coral reefs of the Marshall Islands. *Ecological Monographs*, 30, 65-127.
- Hoegh-Guldberg O., Mumby P.J., Hooten A.J., Steneck R.S., Greenfield P., Gomez E., Harvell C.D., Sale P.F., Edwards A.J., Caldeira K., Knowlton N., Eakin C.M., Iglesias-Prieto R., Muthiga N., Bradbury R.H., Dubi A. & Hatziolos M.E. (2007). Coral reefs under rapid climate change and ocean acidification. *Science*, 318, 1737-1742.
- Houk P., Bograd S. & Woesik R.V. (2007). The transition zone chlorophyll front can trigger *Acanthaster planci* outbreaks in the Pacific Ocean: historical confirmation. *Journal of Oceanography*, 63, 149-154.
- Hughes T.P. (1984). Population dynamics based on individual size rather than age: a general model with a reef coral example. *The American Naturalist*, 123, 778-795.
- Hughes T.P. (1994). Catastrophes, phase shifts, and large-scale degradation of a Caribbean coral reef. *Science*, 265, 1547-1551.
- Hughes T.P., Ayre D. & Connell J.H. (1992). The evolutionary ecology of corals. *Trends in Ecology & Evolution*, 7, 292-295.
- Hughes T.P., Baird A.H., Bellwood D.R., Card M., Connolly S.R., Folke C., Grosberg R., Hoegh-Guldberg O., Jackson J.B.C., Kleypas J., Lough J.M., Marshall P., Nyström

- M., Palumbi S.R., Pandolfi J.M., Rosen B. & Roughgarden J. (2003). Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. *Science*, 301, 929-933.
- Hughes T.P., Baird A.H., Dinsdale E.A., Moltschaniwskyj N.A., Pratchett M.S., Tanner J.E. & Willis B.L. (1999). Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. *Nature*, 397, 59-63.
- Hughes T.P. & Connell J.H. (1987). Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *The American Naturalist*, 129, 818-829.
- Hughes T.P., Rodrigues M.J., Bellwood D.R., Ceccarelli D., Hoegh-Guldberg O., McCook L., Moltschaniwskyj N., Pratchett M.S., Steneck R.S. & Willis B. (2007). Phase shifts, herbivory, and the resilience of coral reefs to climate change. *Current Biology*, 17, 360-365.
- Huston M.A. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113, 81-101.
- Idjadi J.A. & Karlson R.H. (2007). Spatial arrangement of competitors influences coexistence of reef-building corals. *Ecology*, 88, 2449-2454.
- Johnson C.R., Sutton D.C., Olson R.R. & Giddins R. (1991). Settlement of crown-of-thorns starfish: role of bacteria on surfaces of coralline algae and a hypothesis for deepwater recruitment. *Marine Ecology Progress Series*, 71, 143-162.
- Jompa J. & McCook L.J. (2002). The effects of nutrients and herbivory on competition between a hard coral (*Porites cylindrica*) and a brown alga (*Lobophora variegata*). *Limnology and Oceanography*, 47, 527-534.
- Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1997). Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*, 78, 1946-1957.
- Karlson R.H., Cornell H.V. & Hughes T.P. (2004). Coral communities are regionally enriched along an oceanic biodiversity gradient. *Nature*, 429, 867-870.
- Kayal M. (2006). Coral recruitment in Singapore : early growth and survivorship on loose and stable substrate, a step for reef rehabilitation. Department of Biological Sciences, National University of Singapore, Singapore, 26 p.
- Kayal M., Lenihan H.S., Pau C., Penin L. & Adjeroud M. (sous presse). Associational refuges among corals mediate impacts of a crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreak. *Coral Reefs*.
- Keesing J.K. & Halford A.R. (1992). Field measurement of survival rates of juvenile *Acanthaster planci*: techniques and preliminary results. *Marine Ecology Progress Series*, 85, 107-114.
- Keesing J.K. & Lucas J.S. (1992). Field measurement of feeding and movement rates of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* (L.). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 156, 89-104.
- Kettle B.T. & Lucas J.S. (1987). Biometric relationships between organ indices, fecundity, oxygen consumption and body size in *Acanthaster planci* (L.) (Echinodermata ; Asteroidea). *Bulletin Of Marine Science*, 41, 541-551.
- Kulbicki M. & Bozec Y.M. (2005). The use of butterflyfish (Chaetodontidae) species richness as a proxy of total species richness of reef fish assemblages in the Western and Central Pacific. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 15, S127-S141.
- Kvitek R.G., Oliver J.S., DeGange A.R. & Anderson B.S. (1992). Changes in Alaskan soft-bottom prey communities along a gradient in sea otter predation. *Ecology*, 73, 413-428.
- Lapid E.D. & Chadwick N.E. (2006). Long-term effects of competition on coral growth and sweeper tentacle development. *Marine Ecology Progress Series*, 313, 115-123.

- Lenihan H.S., Adjeroud M., Kotchen M., Hench J. & Nakamura T. (2008). Reef structure regulates small-scale spatial variation in coral bleaching. *Marine Ecology Progress Series*, 370, 127-141.
- Lesser M.P. (2007). Coral reef bleaching and global climate change: Can corals survive the next century? *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 5259-5260.
- Lewis S.M., Norris J.N. & Searles R.B. (1987). The regulation of morphological plasticity in tropical reef algae by herbivory. *Ecology*, 68, 636-641.
- Lins de Barros M.M. & Pires D.d.O. (2006a). Aspects of the life history of *Siderastrea stellata* in the tropical Western Atlantic, Brazil. *Invertebrate Reproduction and Development*, 49, 237-244.
- Lins de Barros M.M. & Pires D.d.O. (2006b). Colony size-frequency distributions among different populations of the scleractinian coral *Siderastrea stellata* in Southwestern Atlantic: implications for life history patterns. *Brazilian Journal of Oceanography*, 54, 213-223.
- Lirman (2001). Competition between macroalgae and corals: effects of herbivore exclusion and increased algal biomass on coral survivorship and growth. *Coral Reefs*, 19, 392-399.
- Lopez-Perez R.A., Mora-Perez M.G. & Leyte-Morales G.E. (2007). Coral (Anthozoa: Scleractinia) recruitment at Bahias de Huatulco, Western Mexico: implications for coral community structure and dynamics. *Pacific Science*, 61, 355–369.
- Loya Y., Sakai K., Yamazato K., Nakano Y., Sambali H. & Woesik R.v. (2001). Coral bleaching: the winners and the losers. *Ecology Letters*, 4, 122 - 131.
- MacArthur R.H. & Pianka E.R. (1966). On optimal use of a patchy environment. *American Naturalist*, 100, 603-609.
- Magalon H., Adjeroud M. & Veuille M. (2005). Patterns of genetic variation do not correlate with geographical distance in the reef-building coral *Pocillopora meandrina* in the South Pacific. *Molecular Ecology*, 14, 1861-1868.
- Mapstone B.D., Andrew N.L., Chancerelle Y. & Salvat B. (2007). Mediating effects of sea urchins on interactions among corals, algae and herbivorous fish in the Moorea lagoon, French Polynesia. *Marine Ecology Progress Series*, 332, 143-153.
- McClanahan T.R. (1994). Coral-eating snail *Drupella cornus* population increases in Kenyan coral reef lagoons. *Marine Ecology Progress Series*, 115, 131-137.
- McClanahan T.R., Atweberhan M., Graham N.A.J., Wilson S.K., Sebastián C.R., Guillaume M.M.M. & Bruggemann J.H. (2007). Western Indian Ocean coral communities: bleaching responses and susceptibility to extinction. *Marine Ecology Progress Series*, 337, 1-13.
- McClanahan T.R., Polunin N.V.C. & Done T.J. (2002). Resilience of coral reefs. *Conservation Ecology*, 6, 18.
- McCormick M.I. (1994). Comparison of field methods for measuring surface topography and their associations with a tropical reef fish assemblage. *Marine Ecology Progress Series*, 112, 87-96.
- Meesters E., Hilterman M., Kardinaal E., Vries M.d. & Bak R. (2001). Colony-size frequency distributions of scleractinian coral populations: spatial and interspecific variation. *Marine Ecology Progress Series*, 209, 43-54.
- Menge B.A. & Sutherland J.P. (1987). Community regulation: variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *The American Naturalist*, 130, 730-757.
- Miller M.W. & Hay M.E. (1996). Coral-seaweed-grazer-nutrient interactions on temperate reefs. *Ecological Monographs*, 66, 323-344.

- Miller M.W. & Hay M.E. (1998). Effects of fish predation and seaweed competition on the survival and growth of corals. *Oecologia*, 113, 231-238.
- Mora C. (2008). A clear human footprint in the coral reefs of the Caribbean. *Proceedings of the Royal Society B*, 275, 767-773
- Moran P.J. (1990). *Acanthaster planci* (L.): biographical data. *Coral Reefs*, 9, 95-96.
- Mumby P.J. (2006). The impact of exploiting grazers (Scaridae) on the dynamics of Caribbean coral reefs. *Ecological Applications*, 16, 747-769.
- Mumby P.J. (2009). Herbivory versus corallivory: are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? *Coral Reefs*, 28, 683-690.
- Mumby P.J., Dahlgren C.P., Harborne A.R., Kappel C.V., Micheli F., Brumbaugh D.R., Holmes K.E., Mendes J.M., Broad K., Sanchirico J.N., Buch K., Box S., Stoffle R.W. & Gill A.B. (2006). Fishing, trophic cascades, and the process of grazing on coral reefs. *Science*, 311, 98-101.
- Mumby P.J. & Harborne A.R. (2010). Marine reserves enhance the recovery of corals on caribbean reefs. *PLoS ONE*, 5, e8657.
- Mumby P.J., Harborne A.R., Williams J., Kappel C.V., Brumbaugh D.R., Micheli F., Holmes K.E., Dahlgren C.P., Paris C.B. & Blackwell P.G. (2007a). Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 8362-8367.
- Mumby P.J. & Hastings A. (2008). The impact of ecosystem connectivity on coral reef resilience. *Journal of Applied Ecology*, 45, 854-862.
- Mumby P.J., Hastings A. & Edwards H.J. (2007b). Thresholds and the resilience of Caribbean coral reefs. *Nature*, 450, 98-101.
- Myers R.A., Baum J.K., Shepherd T.D., Powers S.P. & Peterson C.H. (2007). Cascading effects of the loss of apex predatory sharks from a coastal ocean. *Science*, 315, 1846-1850.
- Norström A.V., Lokrantz J., Nyström M. & Yap H.T. (2007). Influence of dead coral substrate morphology on patterns of juvenile coral distribution. *Marine Biology*, 150, 1145-1152
- Nugues M.M. & Roberts C.M. (2003). Coral mortality and interaction with algae in relation to sedimentation. *Coral Reefs*, 22, 507-516.
- Nyström M., Folke C. & Moberg F. (2000). Coral reef disturbance and resilience in a human-dominated environment. *Trends in Ecology & Evolution*, 15, 413-417.
- Öhman M.C. & Rajasuriya A. (1998). Relationships between habitat structure and fish communities on coral and sandstone reefs. *Environmental Biology of Fishes*, 53, 19-31.
- Orr J.C., Fabry V.J., Aumont O., Bopp L., Doney S.C., Feely R.A., Gnanadesikan A., Gruber N., Ishida A., Joos F., Key R.M., Lindsay K., Maier-Reimer E., Matear R., Monfray P., Mouchet A., Najjar R.G., Plattner G.-K., Rodgers K.B., Sabine C.L., Sarmiento J.L., Schlitzer R., Slater R.D., Totterdell I.J., Weirig M.-F., Yamanaka Y. & Yool A. (2005). Anthropogenic ocean acidification over the twenty-first century and its impact on calcifying organisms. *Nature*, 437, 681-686.
- Overholtzera K.L. & Motta P.J. (2000). Effects of mixed-species foraging groups on the feeding and aggression of juvenile parrotfishes. *Environmental Biology of Fishes*, 58, 345-354.
- Pandolfi J.M., Bradbury R.H., Sala E., Hughes T.P., Bjorndal K.A., Cooke R.G., McArdle D., McClenachan L., Newman M.J.H., Paredes G., Warner R.R. & Jackson J.B.C. (2003). Global trajectories of the long-term decline of coral reef ecosystems. *Science*, 301, 955-958
- Parry G.D. (1981). The meanings of r- and K-selection. *Oecologia*, 48, 260-264.

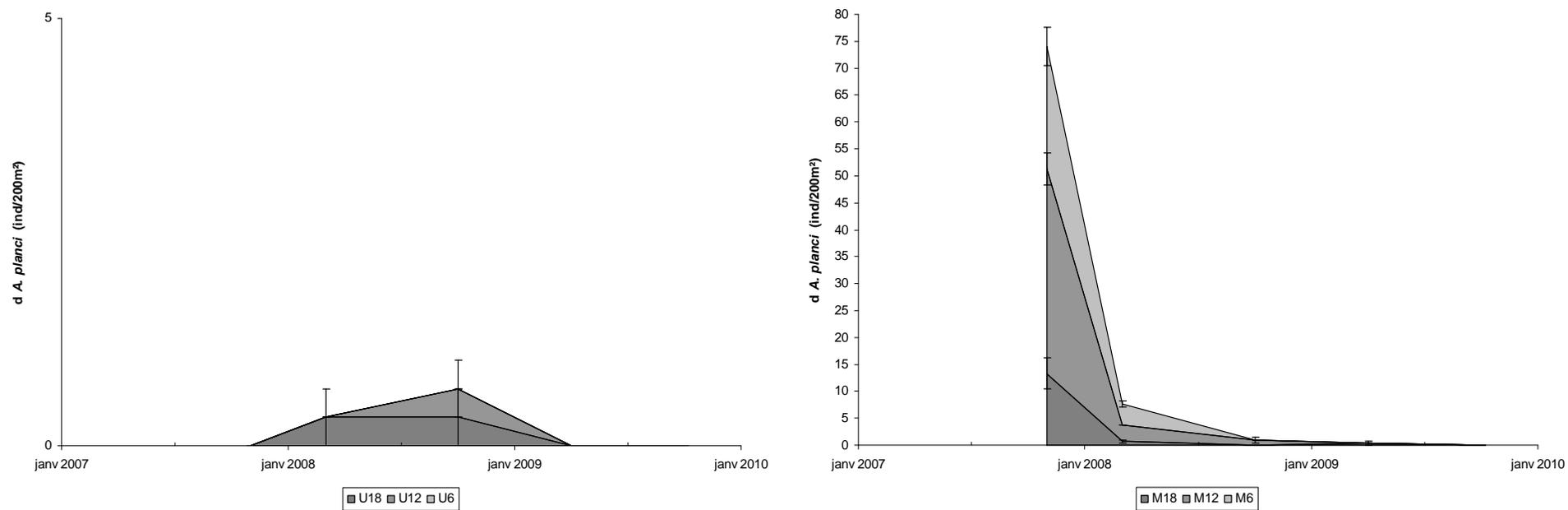
- Penin L. (2007). Maintien des populations de coraux scléactiniaires en milieu insulaire fragmenté (archipel de la Société, Polynésie française) : influence du recrutement et de la mortalité post-fixation. Université Paris VI Pierre et Marie Curie, Paris, 199 p.
- Penin L., Adjeroud M., Pratchett M.S. & Hughes T.P. (2007a). Spatial distribution of juvenile and adult corals around Moorea (French Polynesia): implications for population regulation. *Bulletin of Marine Science*, 80, 379-389.
- Penin L., Adjeroud M., Schrimm M. & Lenihan H. (2007b). High spatial variability in coral bleaching around Moorea (French Polynesia): patterns across locations and water depths. *Comptes Rendus Biologies*, 330, 171-181.
- Penin L., Michonneau F., Baird A.H., Connolly S.R., Pratchett M.S., Kayal M. & Adjeroud M. (2010). Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. *Marine Ecology Progress Series*, 408, 55-64.
- Penin L., Michonneau F., Carroll A. & Adjeroud M. (2011). Effects of predators and grazers exclusion on early post-settlement coral mortality. *Hydrobiologia*, 663, 259-264.
- Pianka E. (1972). r and K selection or b and d selection? . *The American Naturalist*, 106, 581-588.
- Pianka E.R. (1970). On r- and K-selection. *The American Naturalist*, 104, 592-597.
- Pratchett M.S. (2005a). Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. *Marine Biology* 148, 373-382.
- Pratchett M.S. (2005b). Dynamics of an outbreak population of *Acanthaster planci* at Lizard Island, northern Great Barrier Reef (1995–1999). *Coral Reefs*, 24, 453-462.
- Pratchett M.S. (2007a). Dietary selection by coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) on the Great Barrier Reef, Australia. *The Raffles Bulletin of Zoology*, Supplement No. 14, 171-176.
- Pratchett M.S. (2007b). Feeding preferences of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) under controlled conditions of food availability. *Pacific Science*, 61, 113-120.
- Pratchett M.S., Schenk T.J., Baine M., Syms C. & Baird A.H. (2009). Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea. *Marine Environmental Research*, 67, 230-236.
- Pratchett M.S., Wilson S.K. & Baird A.H. (2006). Declines in the abundance of *Chaetodon* butterflyfishes following extensive coral depletion. *Journal of Fish Biology*, 69, 1269-1280.
- Prugh L.R., Stoner C.J., Epps C.W., Bean W.T., Ripple W.J., Laliberte A.S. & Brashares J.S. (2009). The rise of the mesopredator. *BioScience*, 59, 779-791.
- Randall J.E. (1974). The effect of fishes on coral reefs. *Proceedings of the 2nd International Coral Reef Symposium Great Barrier Reef*, 159-166.
- Raymundo L.J. & Maypa A.P. (2004). Getting bigger faster: mediation of size-specific mortality via fusion in juvenile coral transplants. *Ecological Applications*, 14, 281–295.
- Real L.A. (1977). The kinetics of functional response. *The American Naturalist*, 111, 289-300.
- Richardson L.L. (1998). Coral diseases: what is really known? *Trends in Ecology and Evolution*, 13, 438-443.
- Riegl B., Purkis S.J., Keck J. & Rowlands G.P. (2009). Monitored and modeled coral population dynamics and the refuge concept. *Marine Pollution Bulletin*, 58, 24-38.
- Rinkevich B. & Loya Y. (1983). Intraspecific competitive networks in the Red Sea coral *Stylophora pistillata*. *Coral Reefs*, 1, 161-172.

- River G.F. & Edmunds P.J. (2001). Mechanisms of interaction between macroalgae and scleractinians on a coral reef in Jamaica. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 261, 159-172.
- Rogers C.S. (1979). The effect of Shading on coral reef structure and function. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 41, 269-288.
- Rotjan R.D. & Lewis S.M. (2005). Selective predation by parrotfishes on the reef coral *Porites astreoides*. *Marine Ecology Progress Series*, 305, 193–201.
- Rotjan R.D. & Lewis S.M. (2008). Impact of coral predators on tropical reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 367, 73-91.
- Rousseau Y., Galzin R. & Maréchal J.-P. (2010). Impact of hurricane *Dean* on coral reef benthic and fish structure of Martinique, French West Indies. *Cybium*, 34, 243-256.
- Rylaarsdam K.W. (1983). Life histories and abundance patterns of colonial corals on Jamaican reefs. *Marine Ecology Progress Series*, 13, 249-260.
- Sammarco P.W. (1980). *Diadema* and its relationship to coral spat mortality: grazing, competition, and biological disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 45, 245-272.
- Sano M. (1989). Feeding habits of Japanese butterflyfishes (Chaetodontidae). *Environmental Biology of Fishes*, 25, 195-203.
- Sato M. (1985). Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). *Coral Reefs*, 4, 27-33.
- Schierwater B., Eitel M., Jakob W., Osigus H.-J., Hadrys H., Dellaporta S.L., Kolokotronis S.-O. & DeSalle R. (2009). Concatenated analysis sheds light on early Metazoan evolution and fuels a modern “Urmetazoon” hypothesis. *PLoS Biology*, 7, e1000020.
- Schmitt R.J., Holbrook S.J., Brooks A.J. & Lape J.C.P. (2009). Intraguild predation in a structured habitat: distinguishing multiple-predator effects from competitor effects. *Ecology*, 90, 2434-2443.
- Scott B.D. & Jitts H.R. (1977). Photosynthesis of phytoplankton and Zooxanthellae on a coral reef. *Marine Biology*, 41, 307-315.
- Shantz A.A., Stier A.C. & Idjadi J.A. (2011). Coral density and predation affect growth of a reef-building coral. *Coral Reefs*, (en ligne).
- Shima J.S. & Osenberg C.W. (2003). Cryptic density dependence: effects of covariation between density and site quality in reef fish. *Ecology*, 84, 46-52.
- Smith J.E., Hunter C.L. & Smith C.M. (2010). The effects of top-down versus bottom-up control on benthic coral reef community structure. *Oecologia*, 163, 497-507.
- Smith J.E., Shaw M., Edwards R.A., Obura D., Pantos O., Sala E., Sandin S.A., Smriga S., Hatay M. & Rohwer F.L. (2006). Indirect effects of algae on coral: algae-mediated, microbe-induced coral mortality. *Ecology Letters*, 9, 835-845.
- Smith S.R. (1992). Patterns of coral recruitment and post-settlement mortality on Bermuda's reefs: comparisons to Caribbean and Pacific reefs. *American Zoologist*, 32, 663-673.
- Southwood T.R.E. (1977). Habitat, the templet for ecological strategies? *Journal of Animal Ecology*, 46, 336-365.
- Spalding M.D. & Jarvis G.E. (2002). The impact of the 1998 coral mortality on reef fish communities in the Seychelles. *Marine Pollution Bulletin*, 44, 309-321.
- Stachowicz J.J. (2001). Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *BioScience*, 51, 235-246.
- Steele A. (1997). Population regulation by post-settlement mortality in two temperate reef fishes. *Oecologia*, 112, 64-74.
- Stewart H.L., Holbrook S.J., Schmitt R.J. & Brooks A.J. (2006). Symbiotic crabs maintain coral health by clearing sediments. *Coral Reefs*, 25, 609-615.

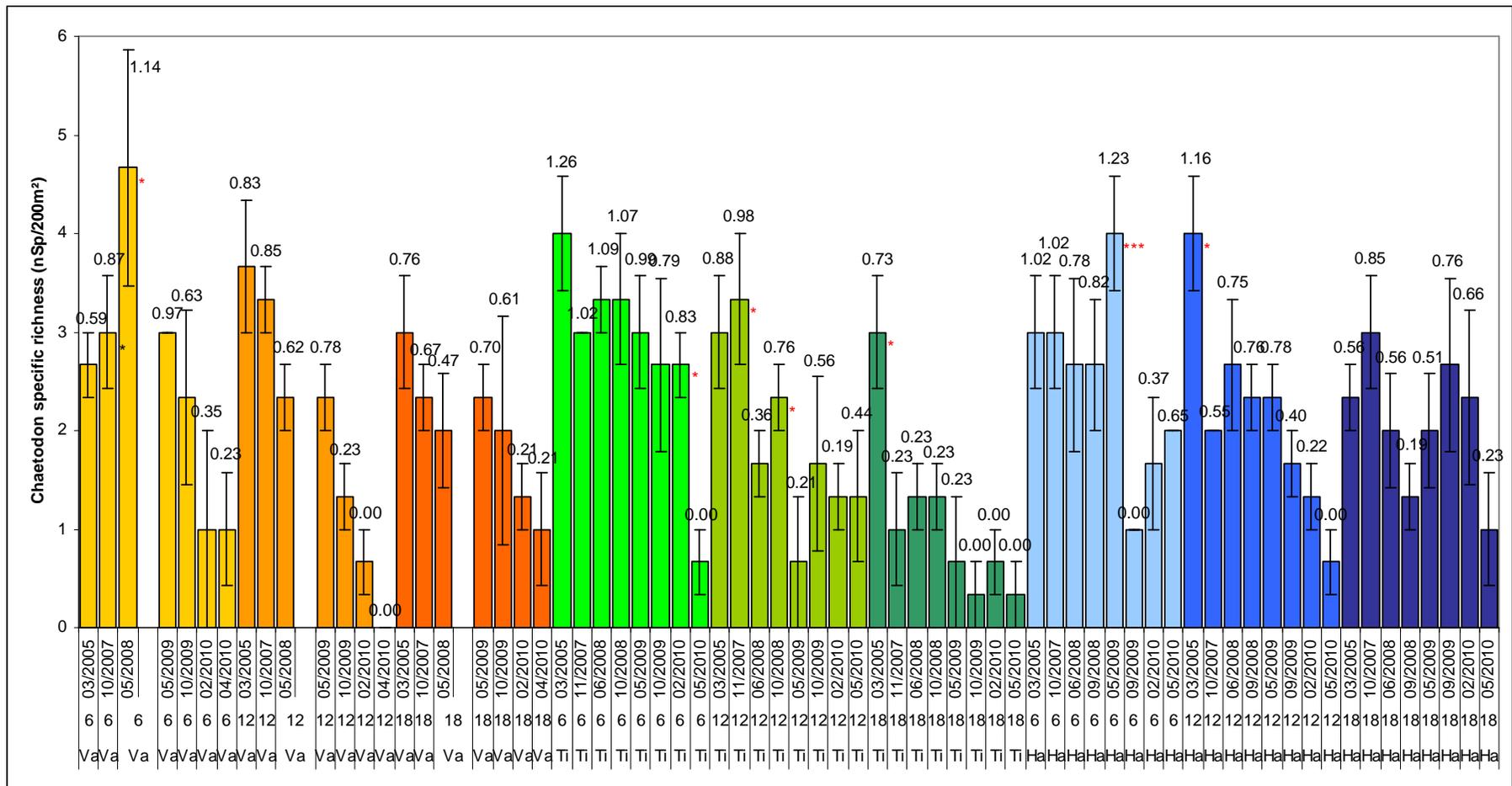
- Stier A.C., McKeon C.S., Osenberg C.W. & Shima J.S. (2010). Guard crabs alleviate deleterious effects of vermetid snails on a branching coral. *Coral Reefs*, 29, 1019-1022.
- Stimson J. (1985). The effect of shading by the table coral *Acropora hyacinthus* on understory corals. *Ecology*, 66, 40-53.
- Tanner J.E. (1995). Competition between scleractinian corals and macroalgae: an experimental investigation of coral growth, survival and reproduction. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 190, 151-168.
- Tanner J.E. (1997). Interspecific competition reduces fitness in scleractinian corals. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 214, 19-34.
- Tanner J.E. (1999). Density-dependent population dynamics in clonal organisms: a modelling approach. *Journal of Animal Ecology*, 68, 390-399.
- Tanner J.E., Hughes T.P. & Connell J.H. (1994). Species coexistence, keystone species, and succession: a sensitivity analysis. *Ecology*, 75, 2204-2219.
- Tanner J.E., Hughes T.P. & Connell J.H. (1996). The role of history in community dynamics: a modelling approach. *Ecology*, 77, 108-117.
- Valavi H., Savari A., Yavari V., Kochanian P., Safahieh A. & Sedighi O. (2010). Efficiency of coral reef bio-indicators in the northern part of the Persian Gulf. *Research Journal of Environmental Sciences*, 4, 237-249.
- Valentine J.P. & Edgar G.J. (2010). Impacts of a population outbreak of the urchin *Tripneustes gratilla* amongst Lord Howe Island coral communities. *Coral Reefs*, 29, 399-410.
- Venera-Ponton D.E., Diaz-Pulido G., McCook L.J. & Rangel-Campo A. (2011). Macroalgae reduce growth of juvenile corals but protect them from parrotfish damage. *Marine Ecology Progress Series*, 421, 109-115.
- Vermeij M.J.A. (2006). Early life-history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life-history strategy. *Coral Reefs*, 25, 59-71.
- Veron J.E.N. (2000). Corals of the world. Australian Institute of Marine Science, Townsville, 1500 p.
- Whittaker R.H. & Goodman D. (1979). Classifying species according to their demographic strategy. I. Population fluctuations and environmental heterogeneity. *The American Naturalist*, 113, 185-200.
- Wilkinson C. (2008). Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Rainforest Research Center, Townsville, 304 p.
- Winemiller K.O. (2005). Life history strategies, population regulation, and implications for fisheries management. *Canadian journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 62, 872-885.
- Winemiller K.O. & Rose K.A. (1992). Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Canadian journal of fisheries and Aquatic Sciences*, 49, 2196-2218.
- Yamaguchi M. (1974). Growth of Juvenile *Acanthaster planci* (L.) in the Laboratory. *Pacific Science*, 28, 123-138.
- Zann L., Brodie J., Berryman C. & Naqasima M. (1987). Recruitment, ecology, growth and behavior of juvenile *Acanthaster planci* (L.) (Echinodermata: Asteroidea). *Bulletin Of Marine Science*, 41, 561-575.

## Chapitre VII. Annexes

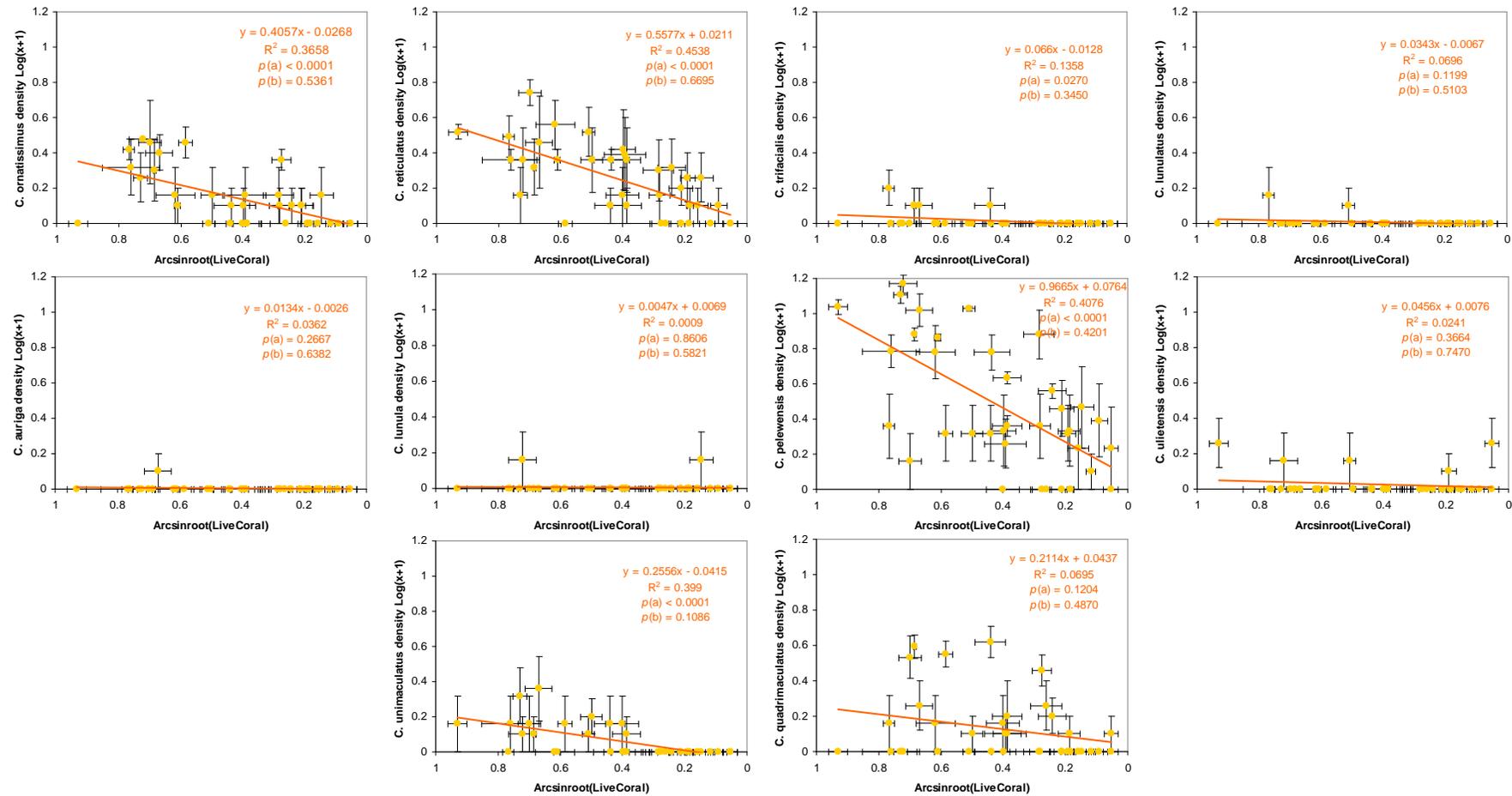
### VII.1. Annexe des figures



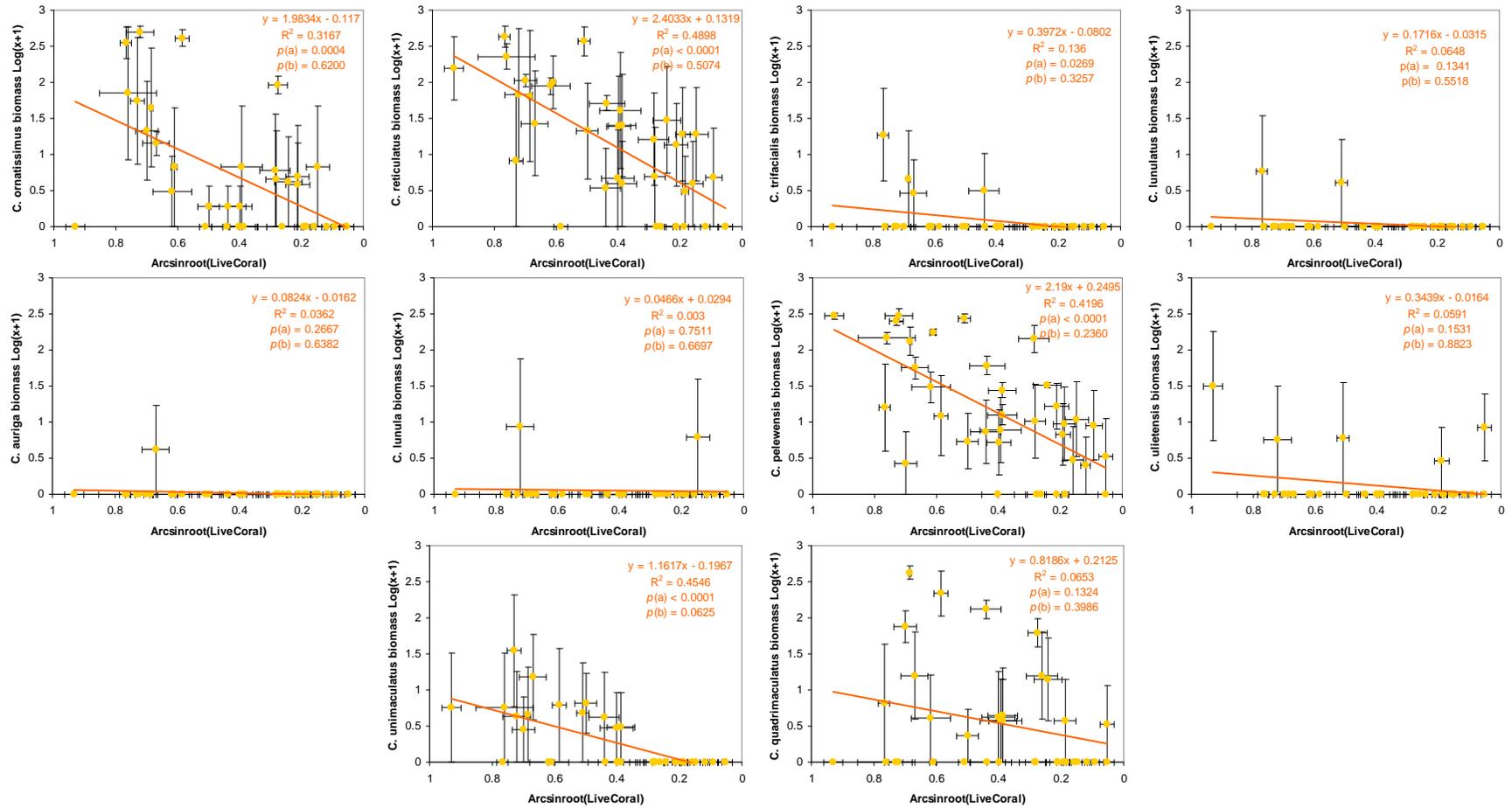
**Figure A1.** Graphiques illustrant la dynamique (axe X, date) des densités d'*Acanthaster* (moyenne  $\pm$  SE, ind.200 m<sup>-2</sup>) aux stations de l'île de Raiatea (Uturoa [U] et Miri Miri [M]). Les courbes de densité sont cumulées pour les 3 profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité totale observée sur chaque site à chaque comptage. Se reporter à la **Figure 13** pour les graphes des stations de l'île de Moorea.



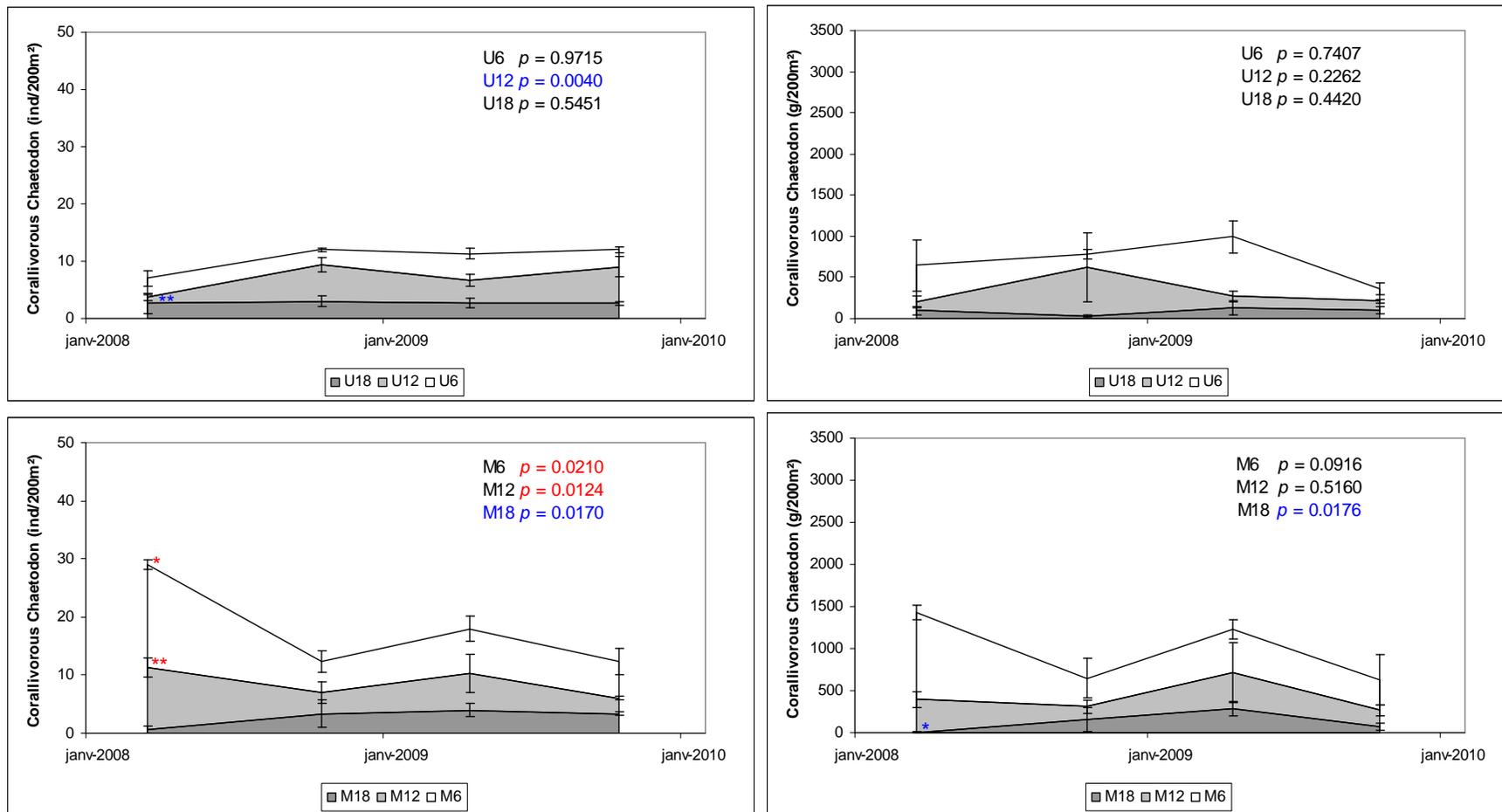
**Figure A2.** Graphique illustrant la richesse spécifique des assemblages de *Chaetodon* corallivores sur les stations de Moorea (combinaison des sites Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha], et des profondeurs 6, 12 et 18 m) entre 2005 et 2010. Chaque station est représentée avec une couleur distincte par souci de clarté. Les stations du site Vaipahu comptent 7 comptages tandis que celles des sites Tiahura et Haapiti en comptent 8. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les astérisques de couleur rouge indiquent les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Les valeurs moyennes de l'indice de diversité  $H'$  de Shannon sont indiquées au dessus des histogrammes.



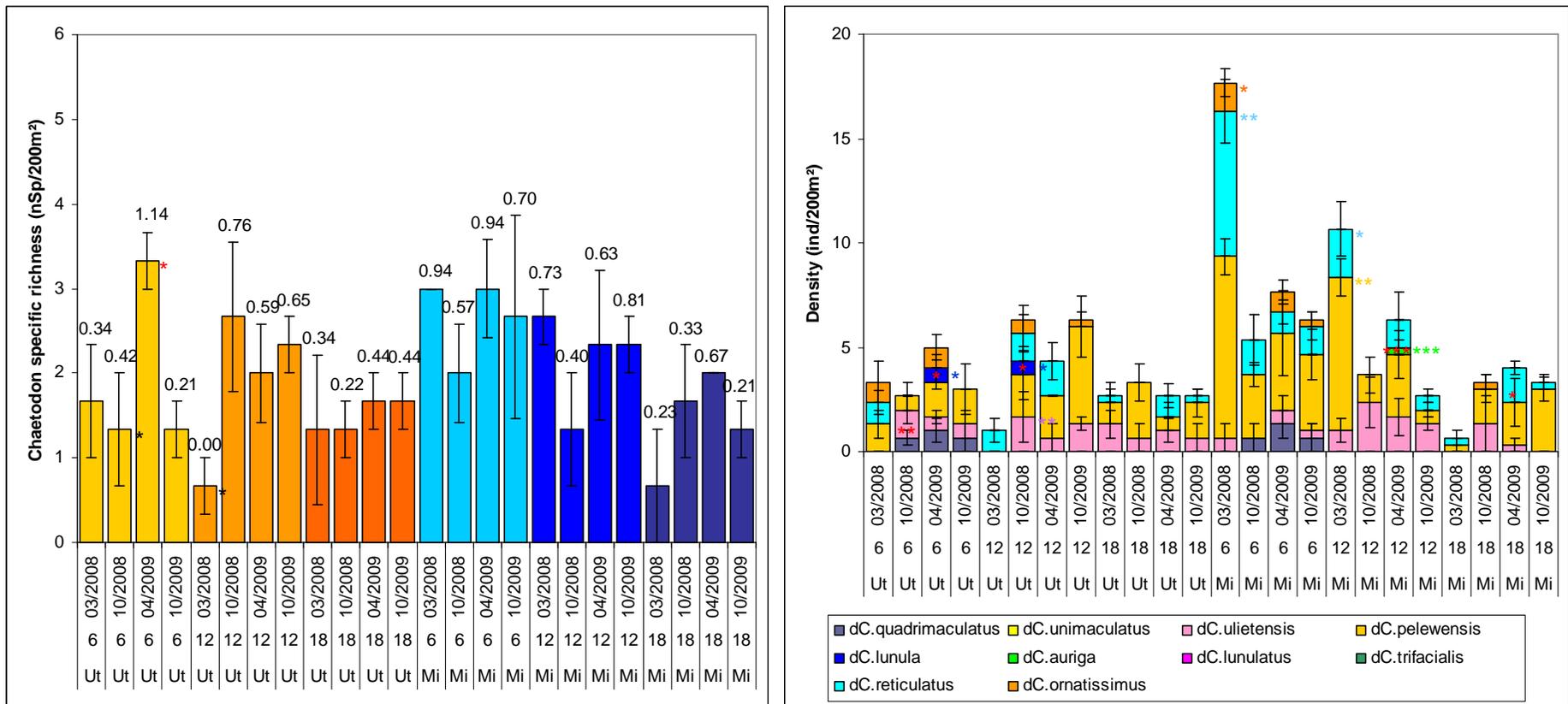
**Figure A3.** Graphiques illustrant la relation entre la densité (ind.200 m<sup>-2</sup>) des différentes espèces de *Chaetodon* corallivores (dans l'ordre *C. ornatissimus*, *C. reticulatus*, *C. trifacialis*, *C. lunulatus*, *C. auriga*, *C. lunula*, *C. pelewensis*, *C. ulietensis*, *C. unimaculatus* et *C. quadrimaculatus* ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\text{log}[y+1]$ ) et le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\text{arcsin}\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



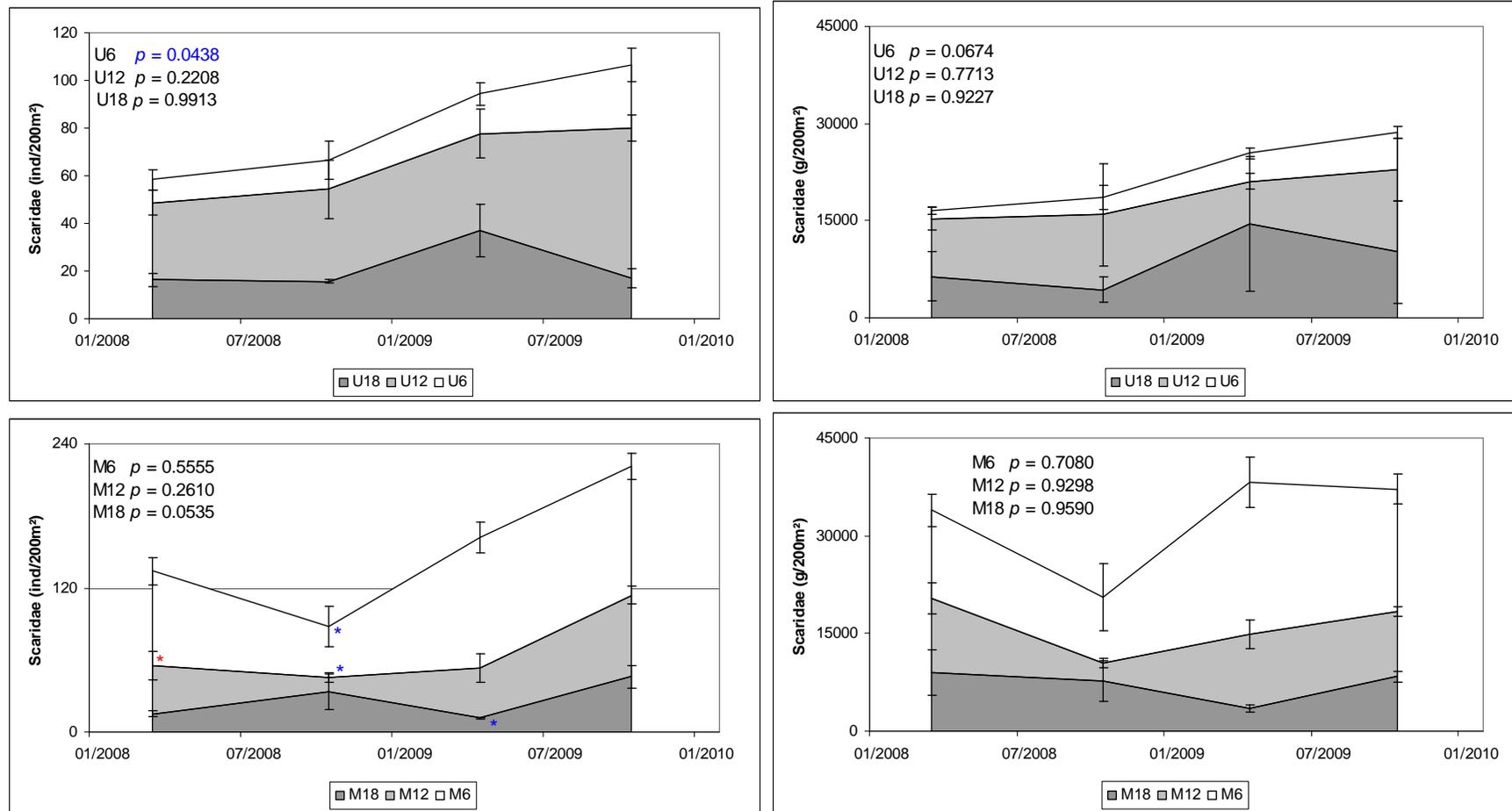
**Figure A4.** Graphiques illustrant la relation entre la biomasse ( $\text{g.200 m}^{-2}$ ) des différentes espèces de *Chaetodon* corallivores (dans l'ordre *C. ornatissimus*, *C. reticulatus*, *C. trifacialis*, *C. lunulatus*, *C. auriga*, *C. lunula*, *C. pelewensis*, *C. ulietensis*, *C. unimaculatus* et *C. quadrimaculatus* ; axe Y, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\text{log}[y+1]$ ) et le recouvrement en corail vivant (axe X, moyenne  $\pm$  SE, données transformées en  $\text{arcsin}\sqrt{x}$ ) aux stations de Moorea. Les formules des droites de régression linéaire, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 36$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage (2005, 2008, 2009 ou 2010) sur un site (Vaipahu, Tiahura ou Haapiti) en une profondeur (6, 12 ou 18 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



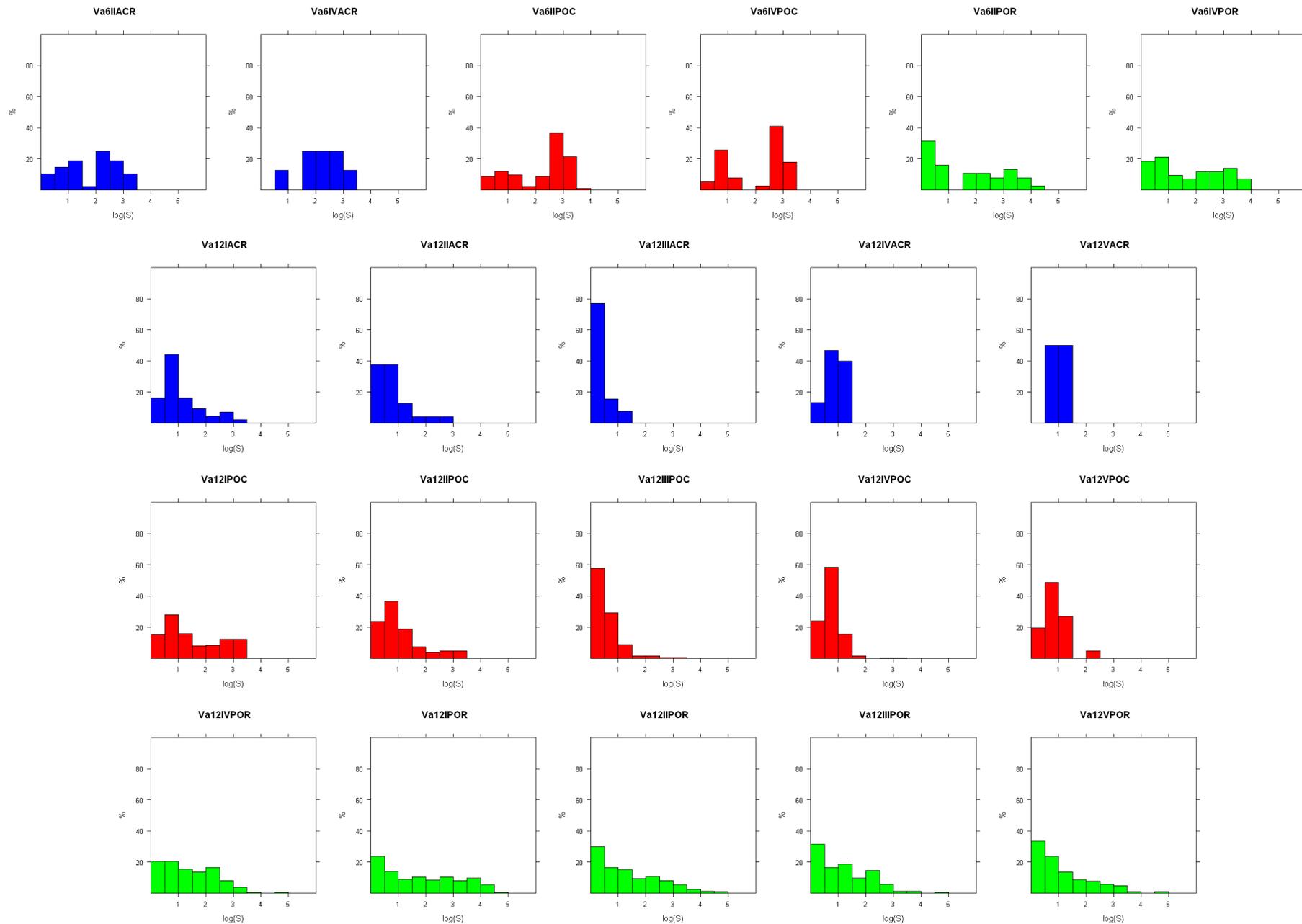
**Figure A5.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) en densité (graphes de gauche, moyenne  $\pm$  SE) et en biomasse (graphes de droite, moyenne  $\pm$  SE) des poissons corallivores du genre *Chaetodon* aux stations de l'île de Raiatea (Uturoa [U] et Miri Miri [M]). Les courbes sont cumulées sur les 3 profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité et la biomasse totale observée sur chaque site à chaque comptage (somme des valeurs issues des comptages aux 3 profondeurs). Les astérisques indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Afin d'illustrer les tendances sur la globalité de la période d'observation, la significativité  $p$  de la comparaison des valeurs entre la première et la dernière observation est indiquée pour chaque station. Les transitions significatives positives (augmentations) sont indiquées en bleu et les transitions significatives négatives (diminutions) en rouge. Se reporter à la **Figure 27** pour les graphes des stations de l'île de Moorea.

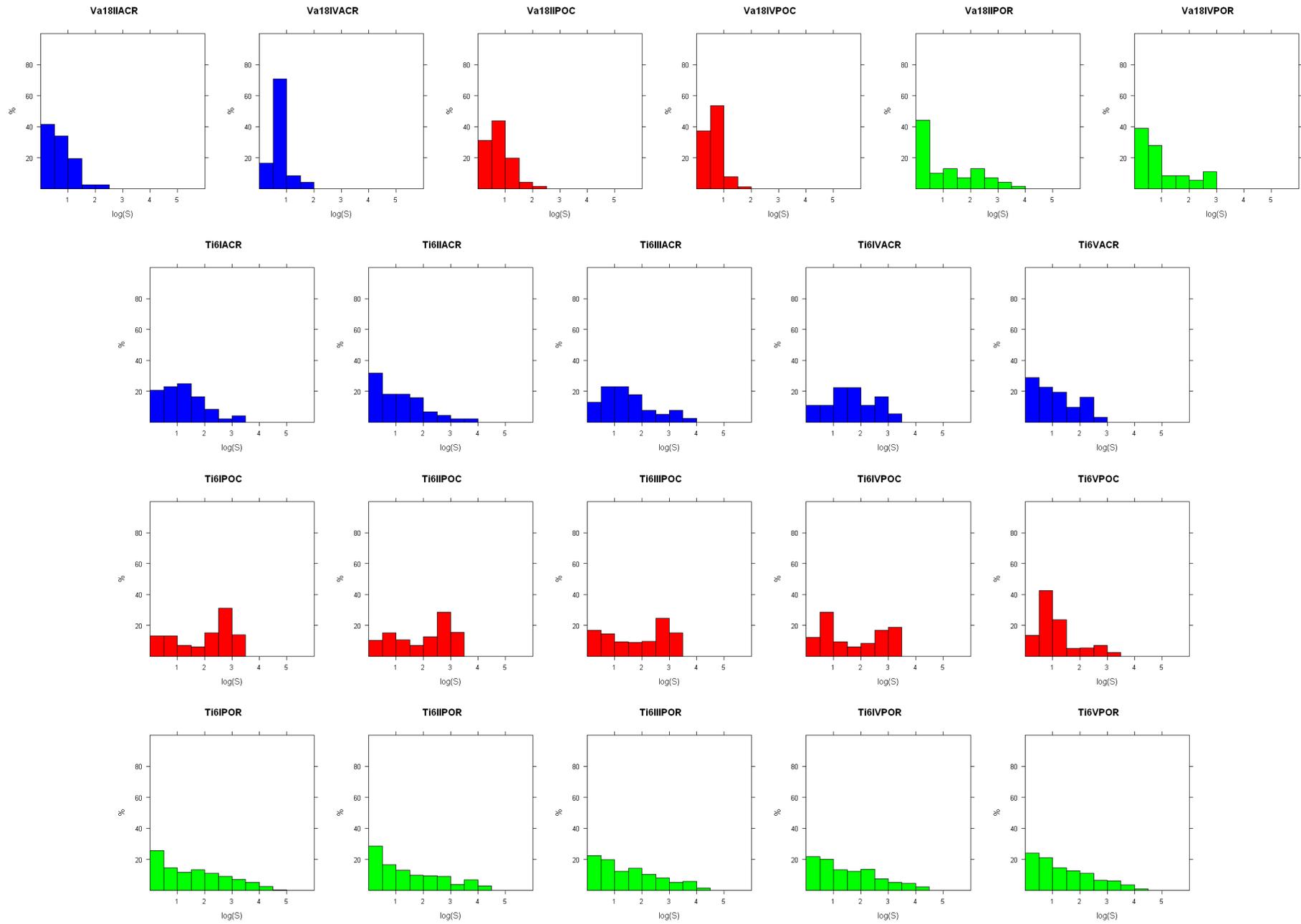


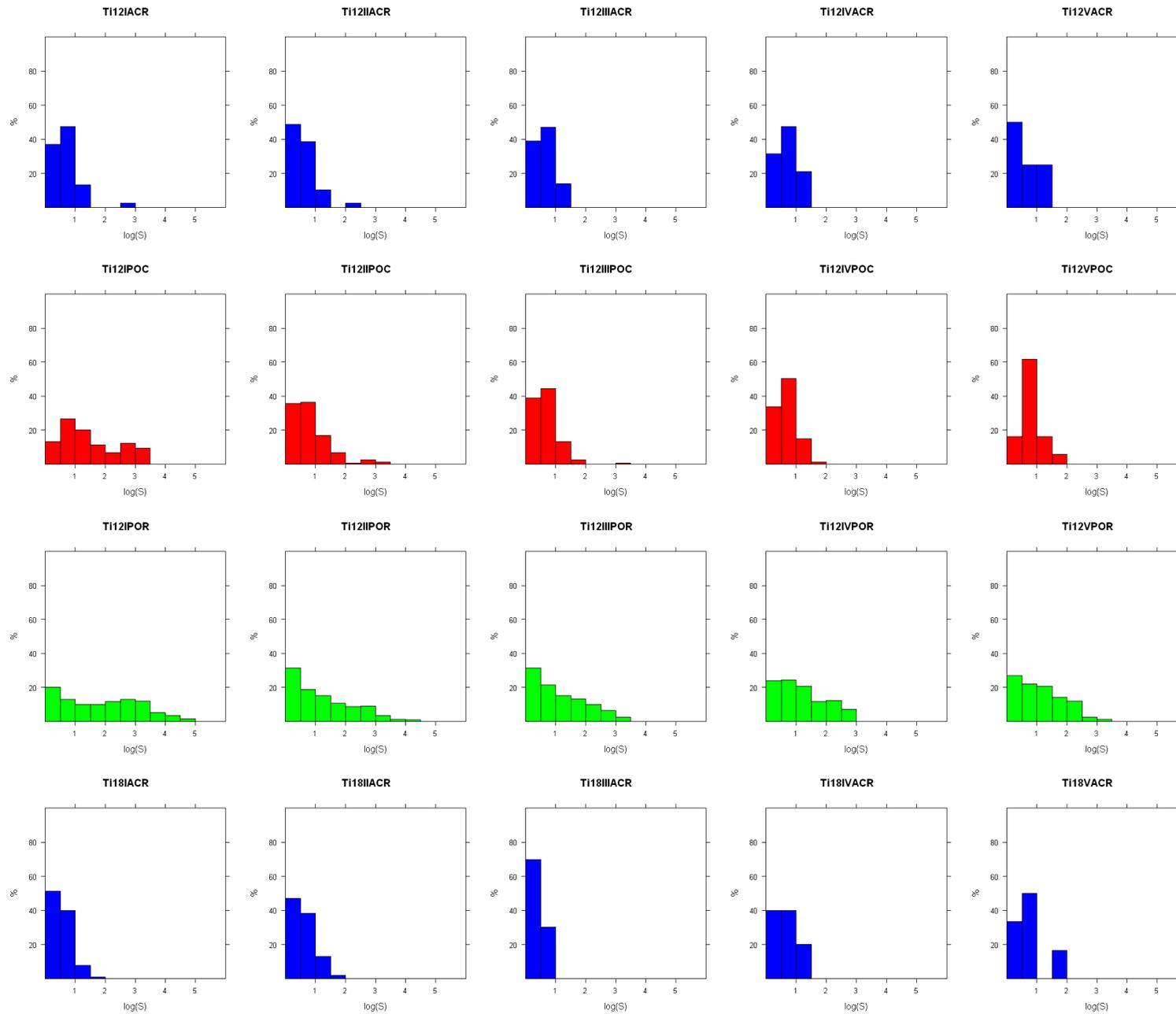
**Figure A6.** Graphiques illustrant la richesse spécifique (graphe de gauche) et les densités des différentes espèces (graphe de droite) des assemblages de *Chaetodon* corallivores aux stations de Raiatea (Uturoa [Ut] et Miri Miri [Mi]) en 2008 et 2009. Les valeurs moyennes de l'indice de diversité  $H'$  de Shannon sont indiquées au dessus des histogrammes sur le graphe de gauche. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Les astérisques de couleur rouge sur le graphe de droite indiquent l'observation d'espèces sur des stations où elles n'étaient pas présentes à l'échantillonnage précédent.

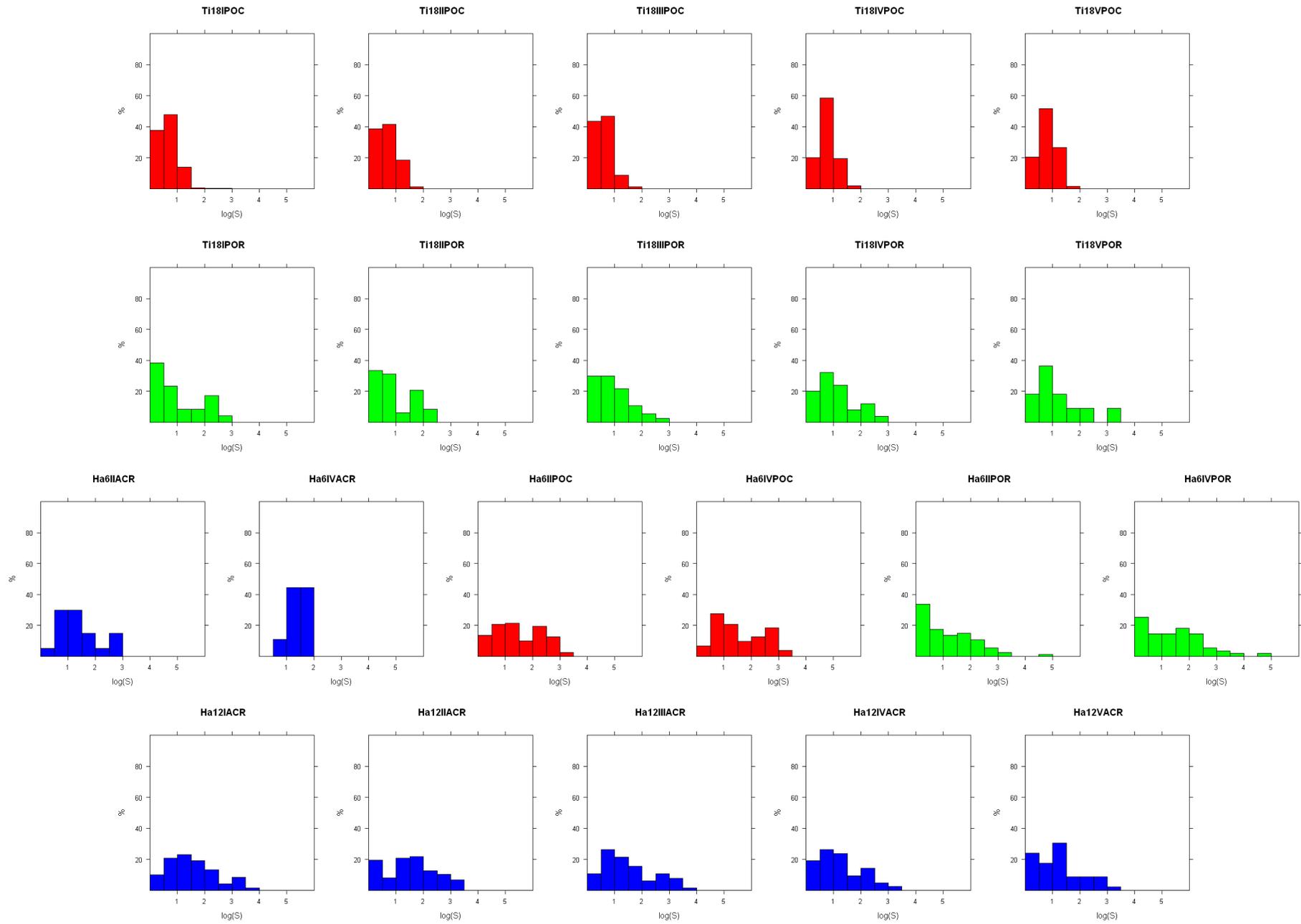


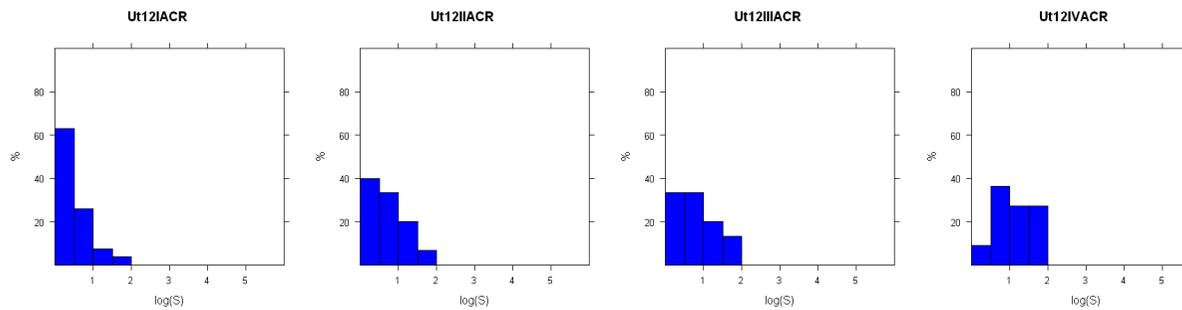
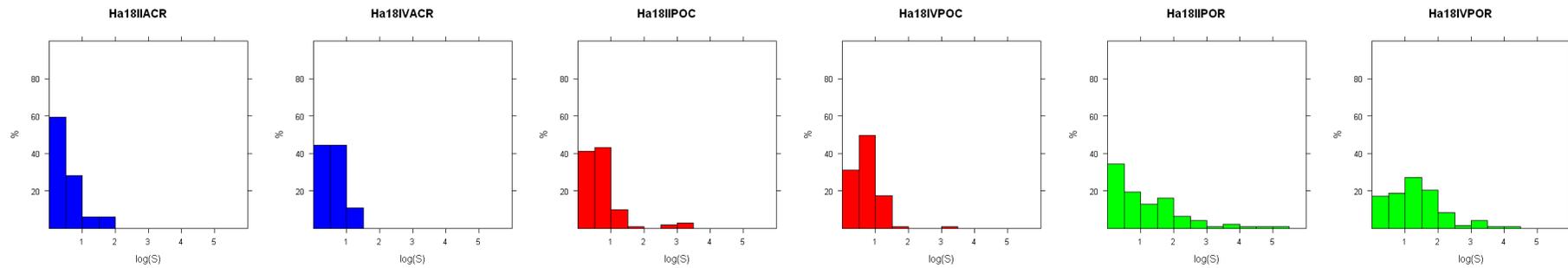
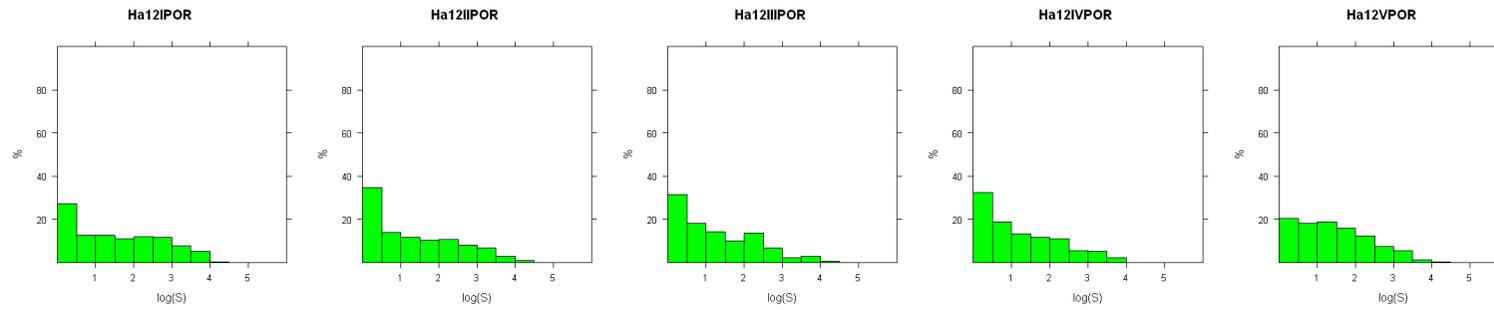
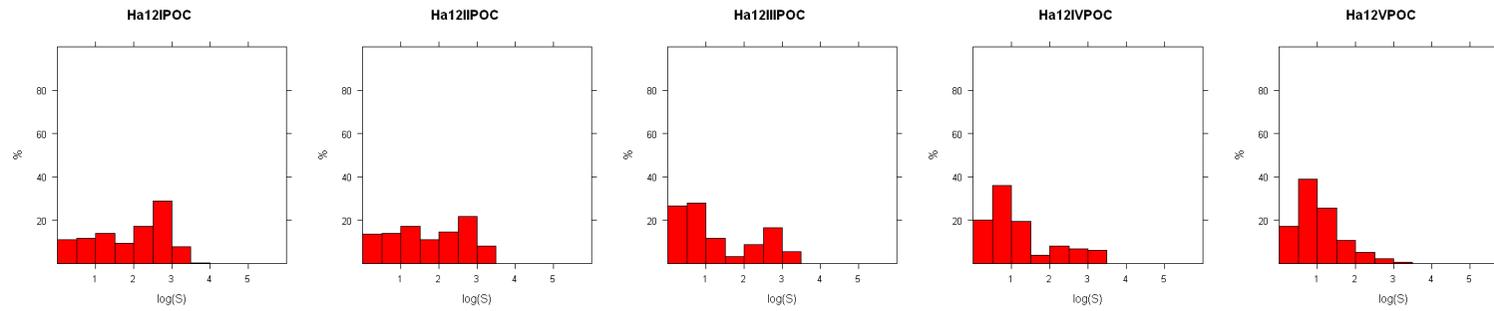
**Figure A7.** Graphiques illustrant la dynamique (temps, axe X) en densité (gauche, ind.200 m<sup>-2</sup>, moyenne ± SE) et en biomasse (droite, g.200 m<sup>-2</sup>, moyenne ± SE) des poissons herbivores de la famille Scaridae sur les stations de Raiatea (dans l'ordre Uturoa [U] et Miri Miri [M]). Les courbes sont cumulées sur les 3 profondeurs (de haut en bas 6, 12 et 18 m) de façon à illustrer la densité et la biomasse totale observée sur chaque site à chaque comptage (somme des valeurs issues des comptages aux trois profondeurs). Les astérisques indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Afin d'illustrer les tendances sur l'ensemble de la période d'observation, la significativité  $p$  de la comparaison des valeurs entre la première et la dernière observation est indiquée pour chaque station. Les transitions significatives positives (augmentations) sont indiquées en bleu et les transitions significatives négatives (diminutions) en rouge. Se reporter à la **Figure 33** pour les graphes des stations de l'île de Moorea.

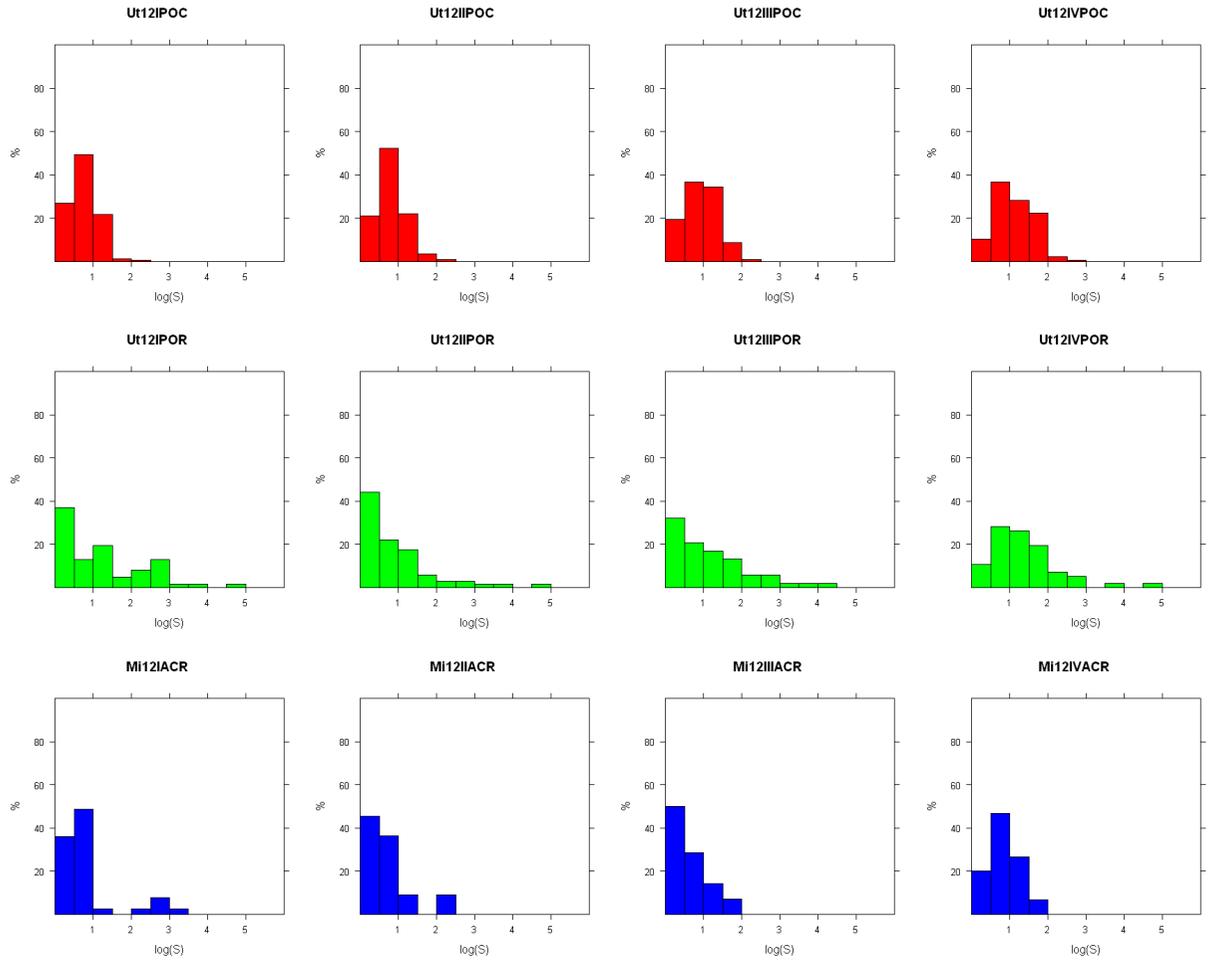


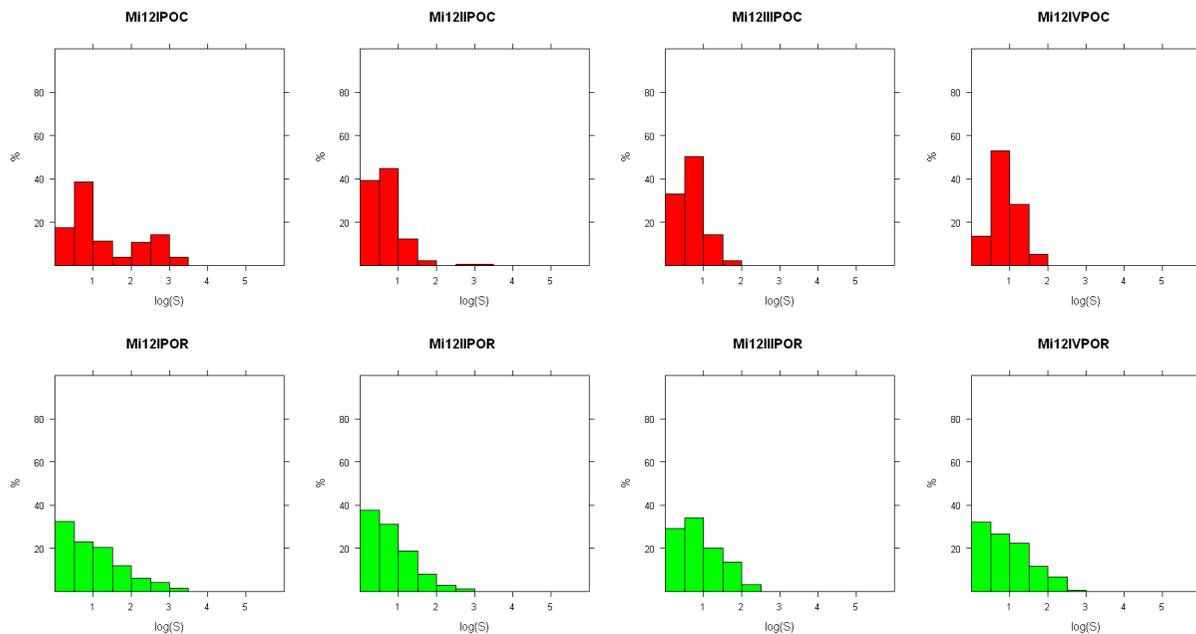




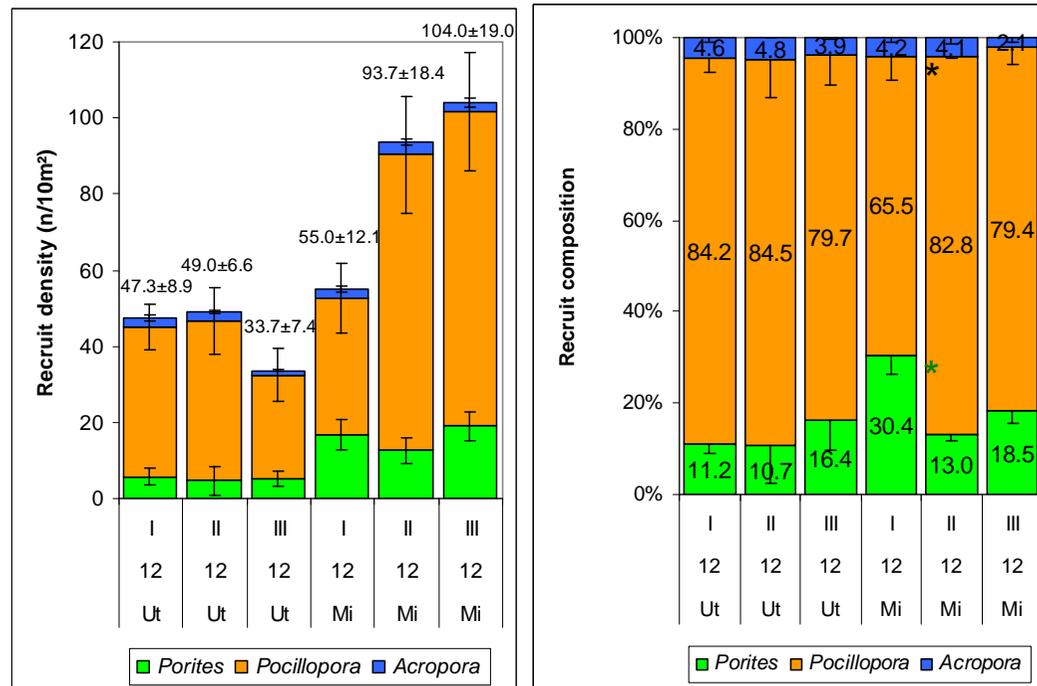




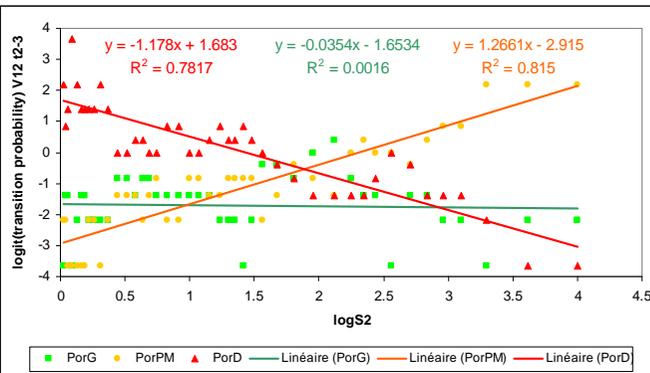
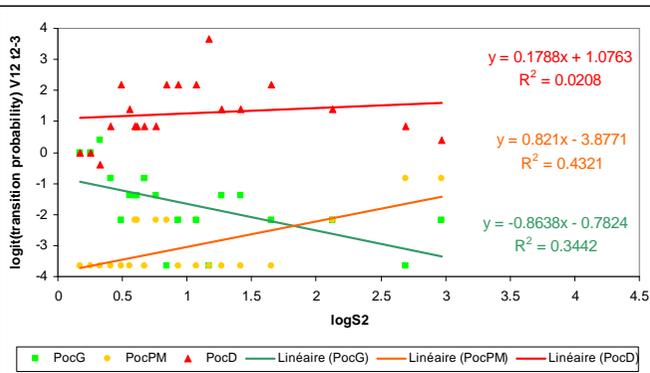
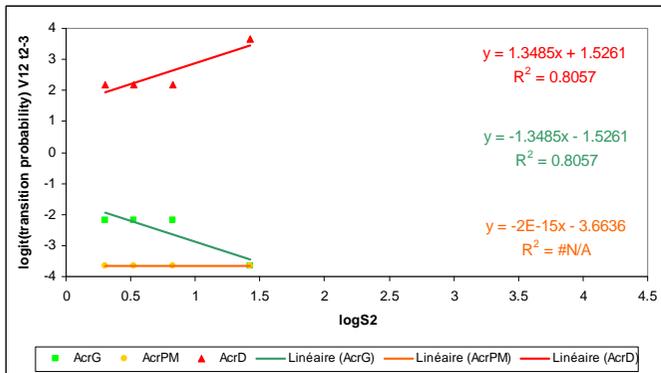
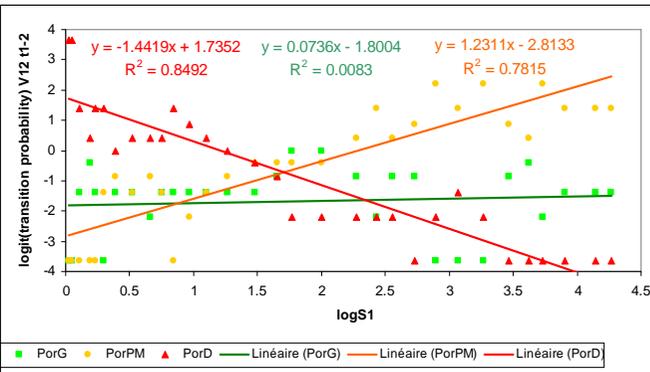
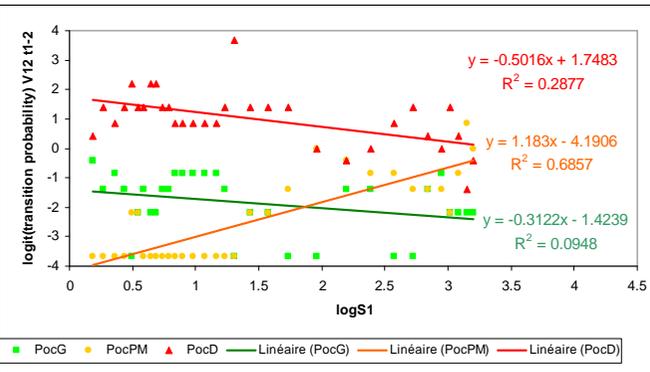
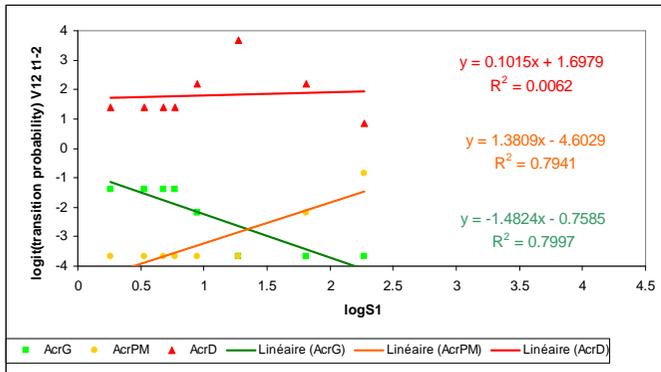
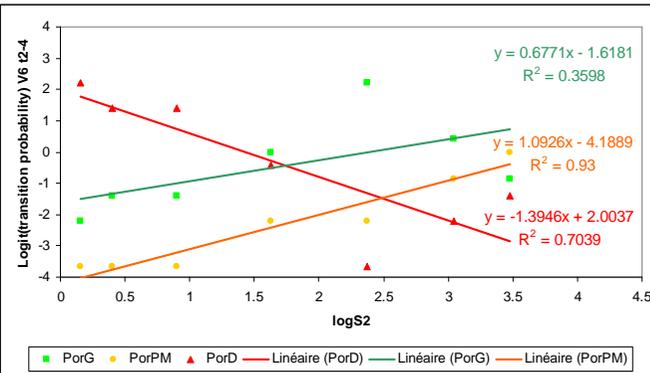
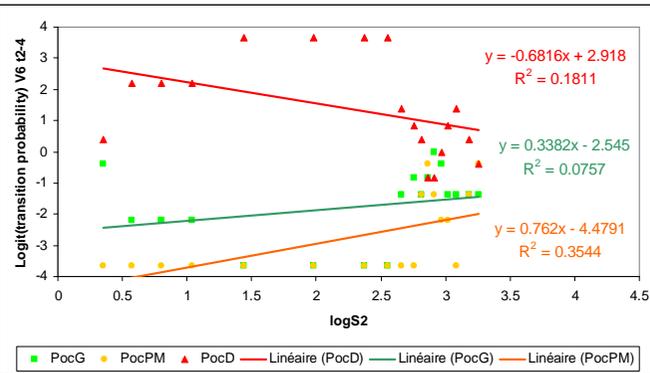
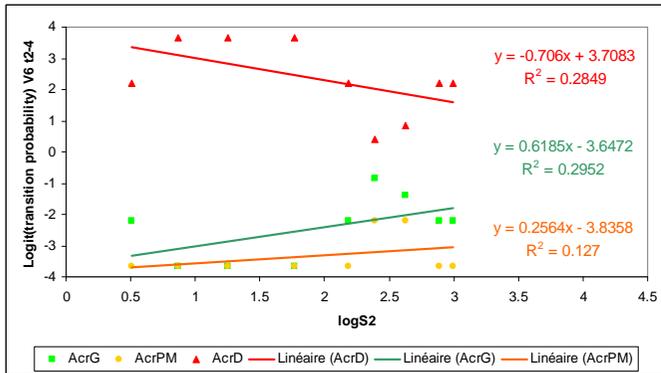


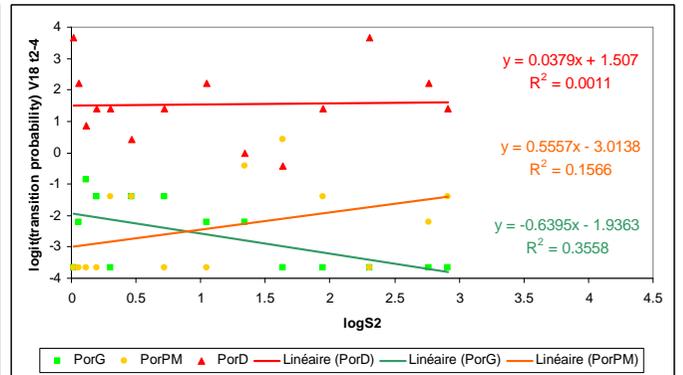
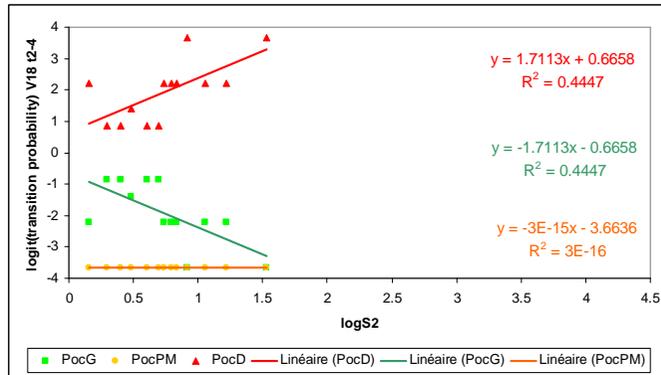
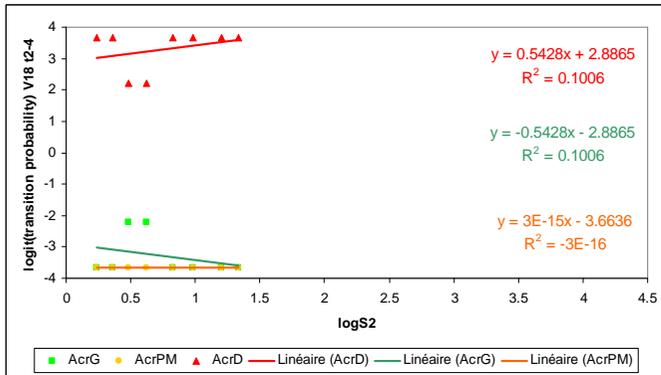
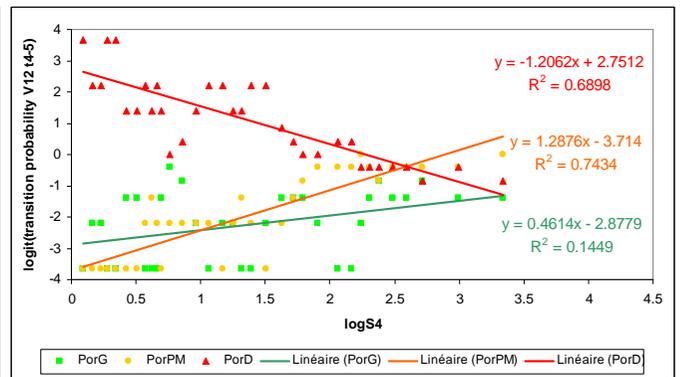
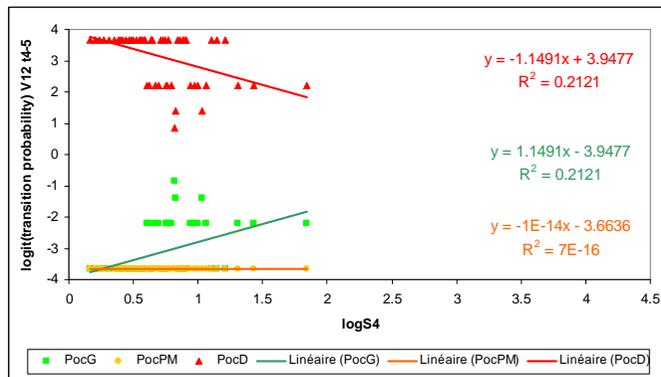
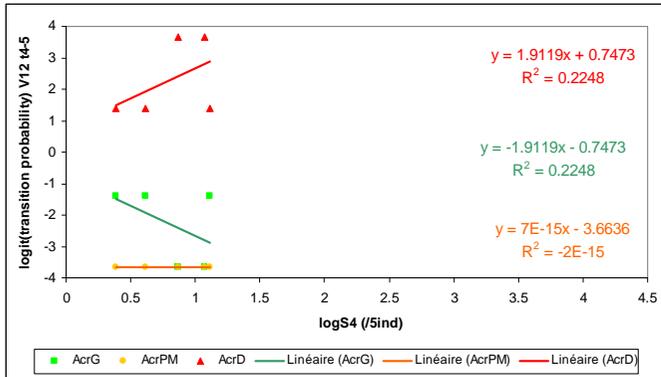
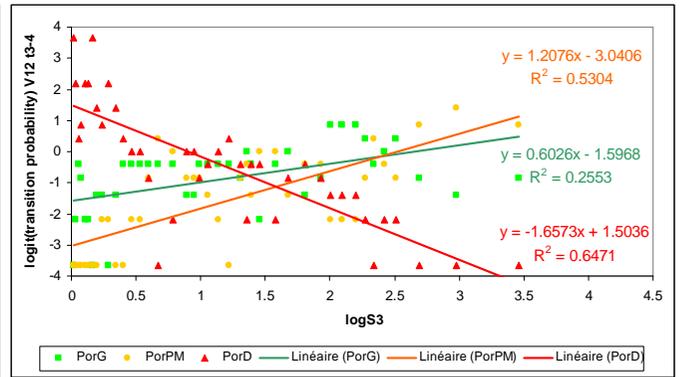
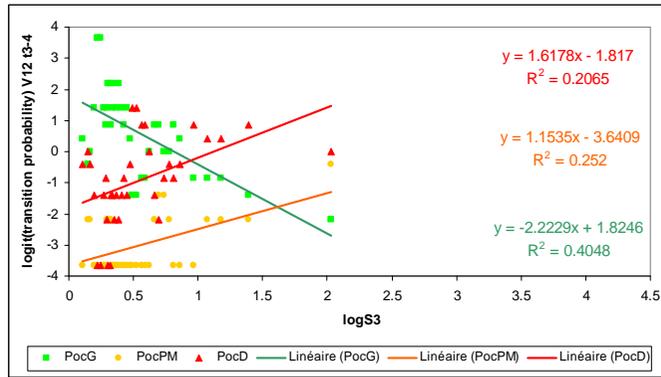
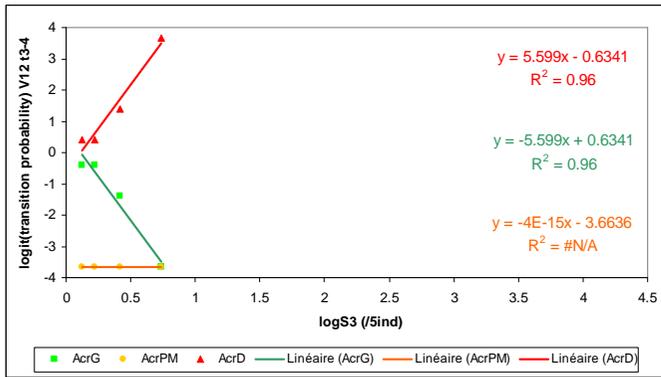


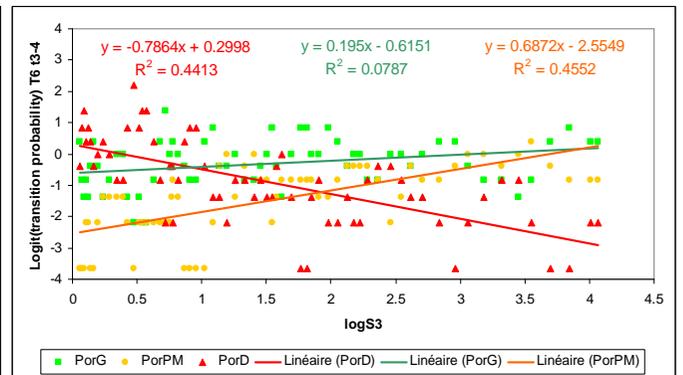
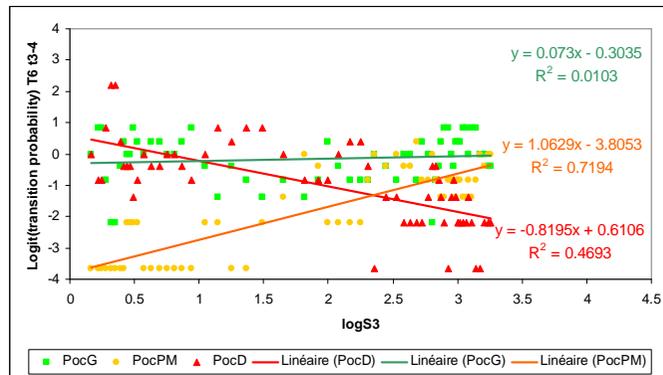
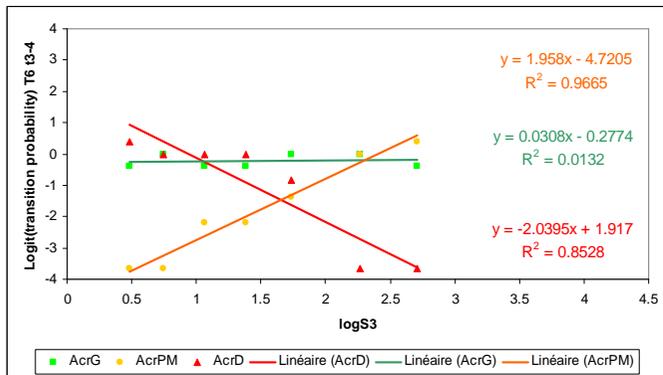
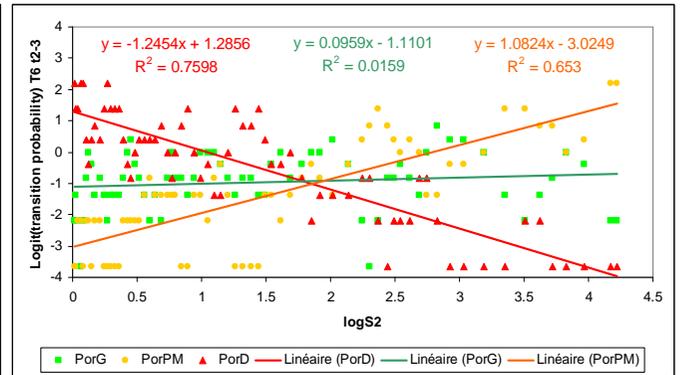
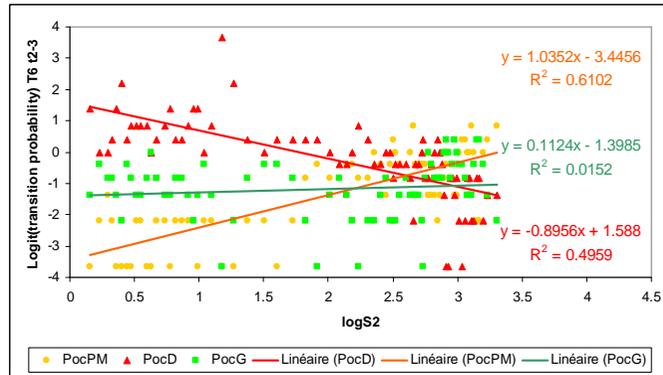
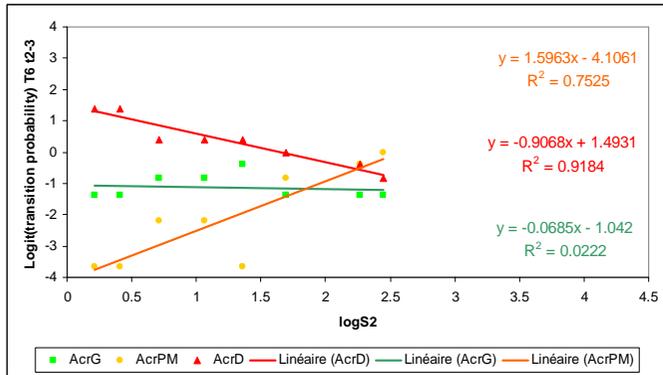
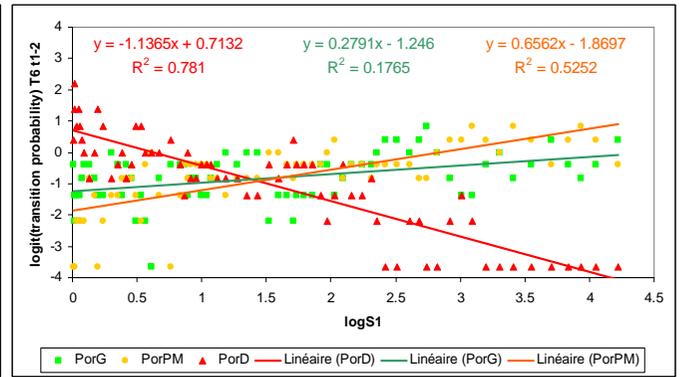
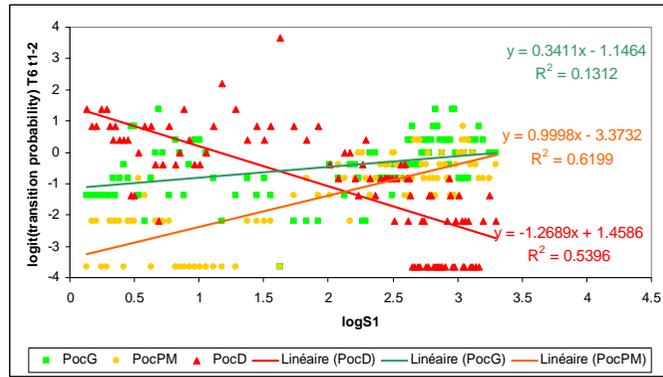
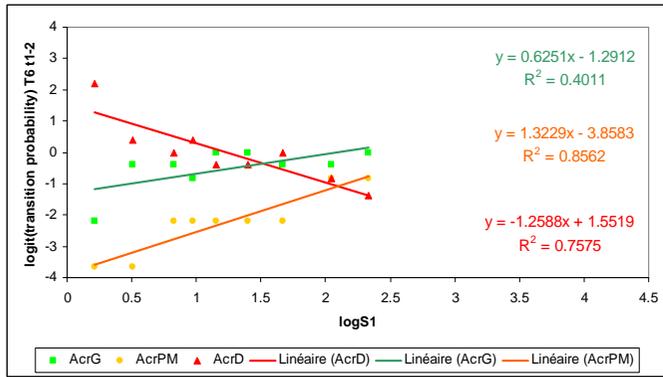
**Figure A8.** Graphiques illustrant la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [ACR], *Pocillopora* [POC] et *Porites* [POR]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]) et de Raiatea (Uturoa [Ut] et Miri Miri [Mi]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées dans le **Tableau A1**.

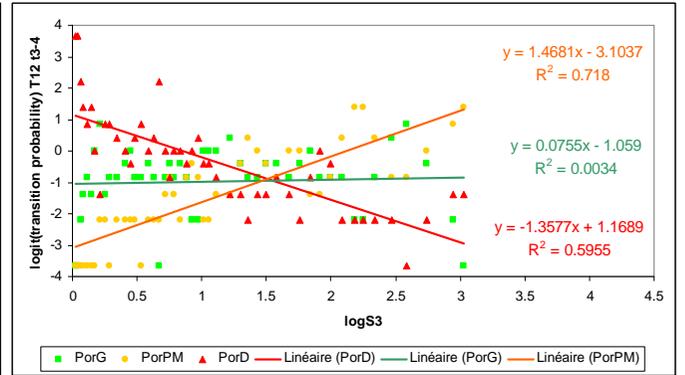
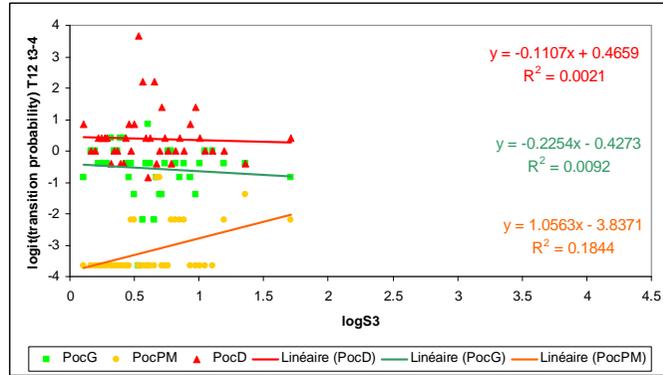
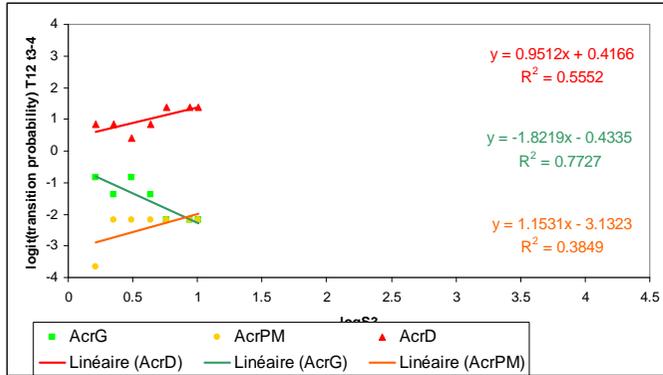
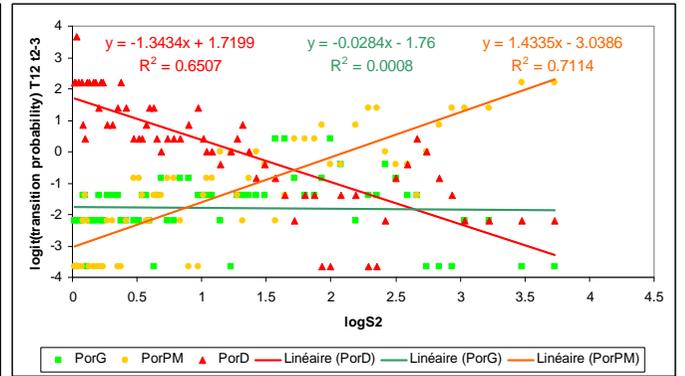
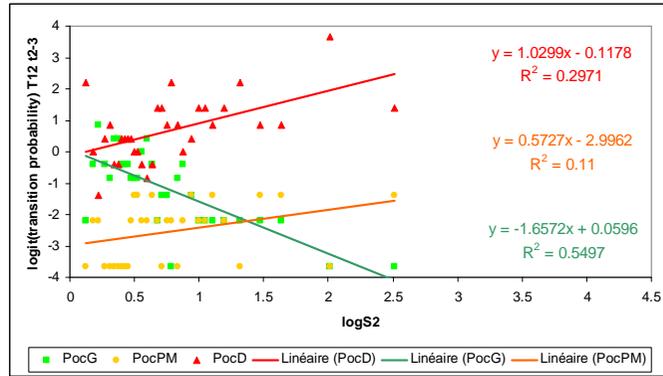
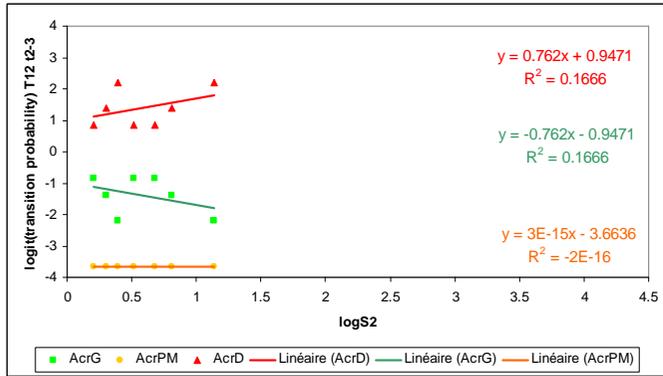
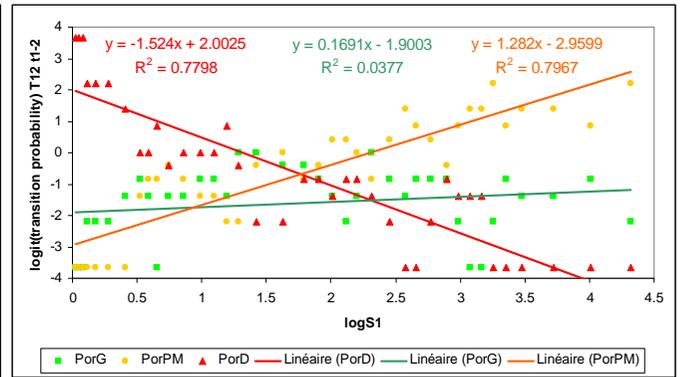
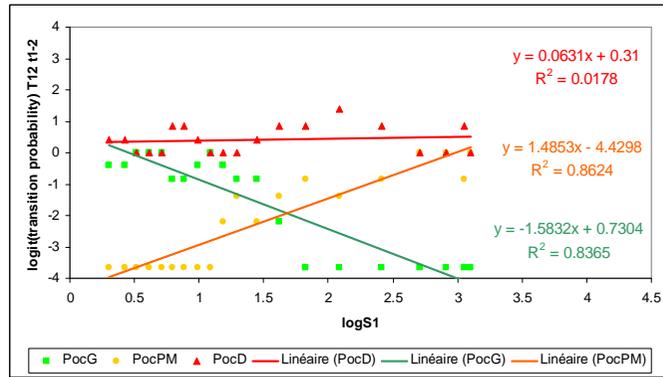
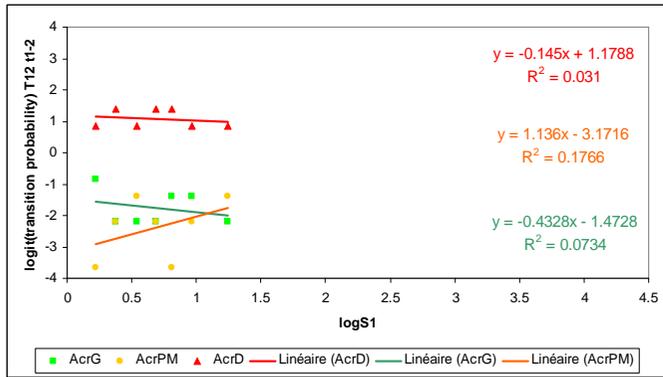


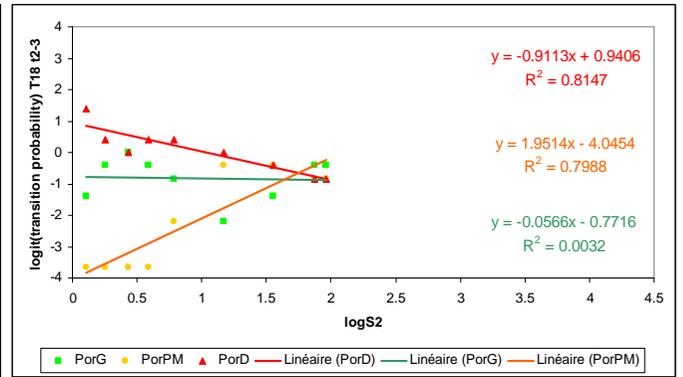
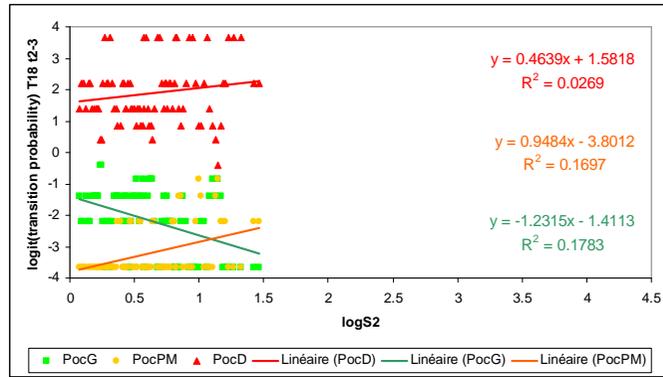
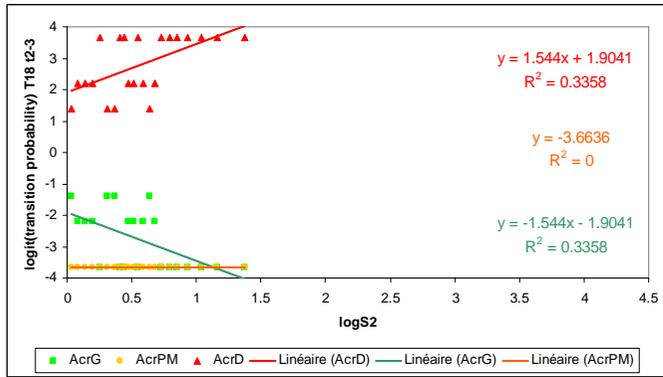
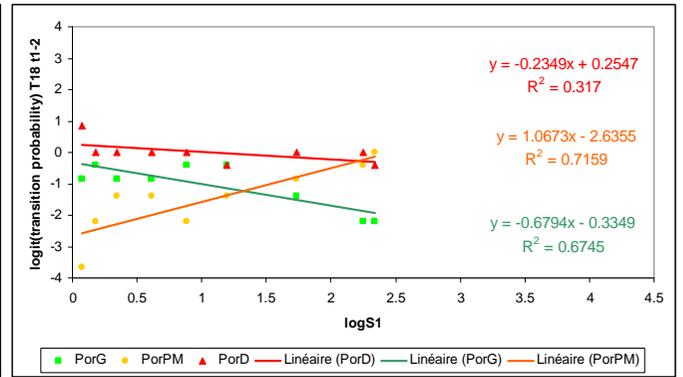
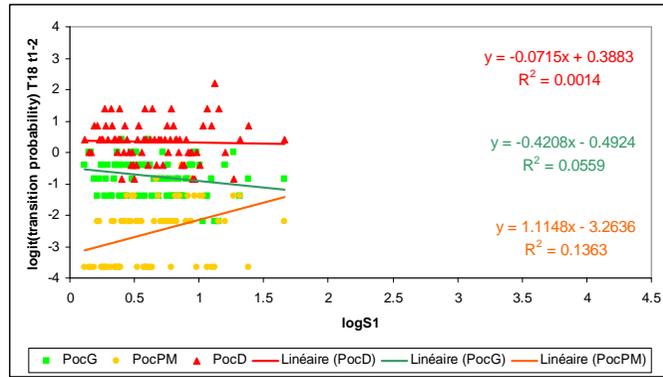
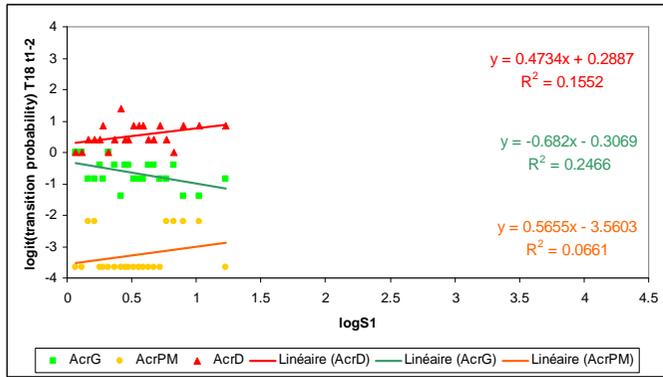
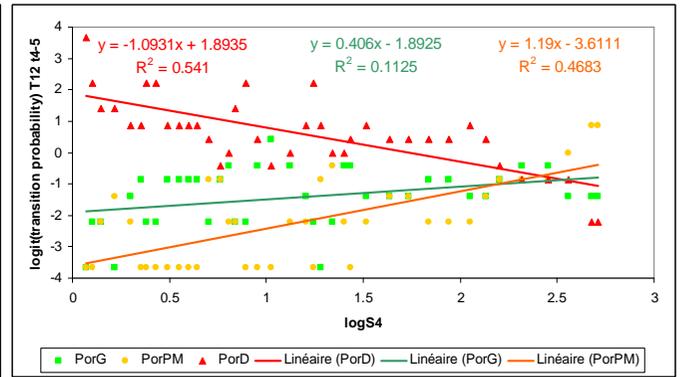
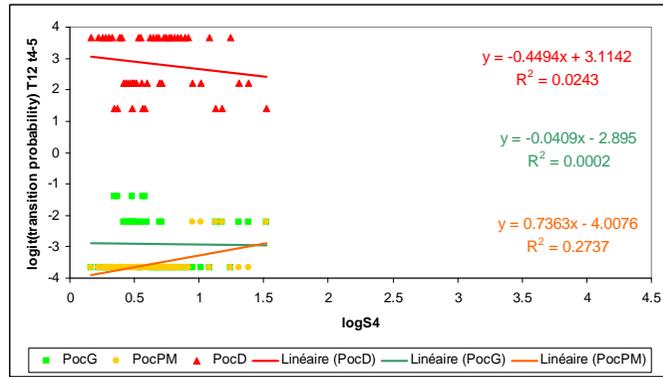
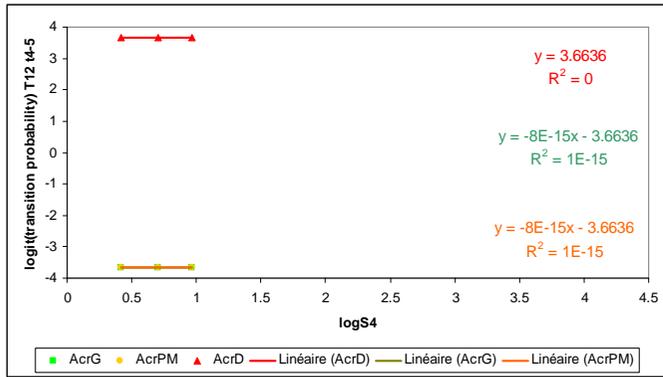
**Figure A9.** Graphiques illustrant la dynamique en densité (moyenne  $\pm$  SE) et en composition relative (moyenne  $\pm$  SE) du recrutement corallien pour les stations échantillonnées semestriellement sur la période de prolifération des *Acanthaster* (échantillonnages de mars 2008 à septembre 2009) sur l'île de Raiatea (Uturoa [Ut] et Miri Miri [Mi], 12 m de profondeur). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars-septembre 2008, II septembre 2008 - mars 2009, III mars-septembre 2009 (cf., **Tableau 14**). Les chiffres au-dessus des histogrammes (graphe de densité) indiquent les densités moyennes sur l'ensemble des 3 taxa. Les chiffres sur les histogrammes (graphe de composition relative) indiquent la contribution relative des trois taxa étudiés au recrutement. Les astérisques à droite des histogrammes indiquent les transitions significatives entre deux échantillonnages successifs (\* pour  $p < 0.05$ , \*\*  $p < 0.01$ , \*\*\* pour  $p < 0.001$ , avec  $p$  issu du test LSD de Fisher pour chaque paire de mesure). Les couleurs des astérisques correspondent aux couleurs des histogrammes pour chaque taxon pour les transitions négatives (diminutions). Les transitions positives (augmentations) sont indiquées par des astérisques de couleur noire. Se reporter à la **Figure 51** pour les graphes des stations de l'île de Moorea.

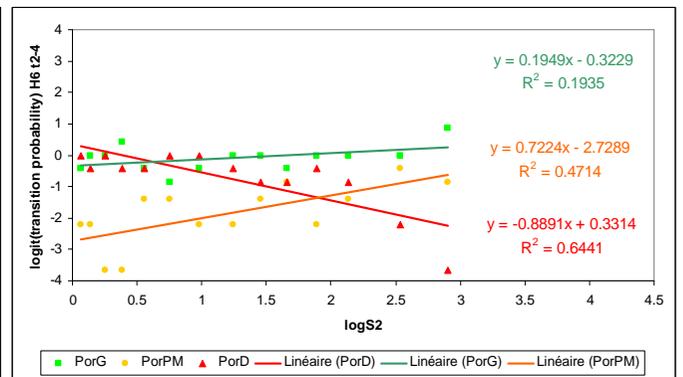
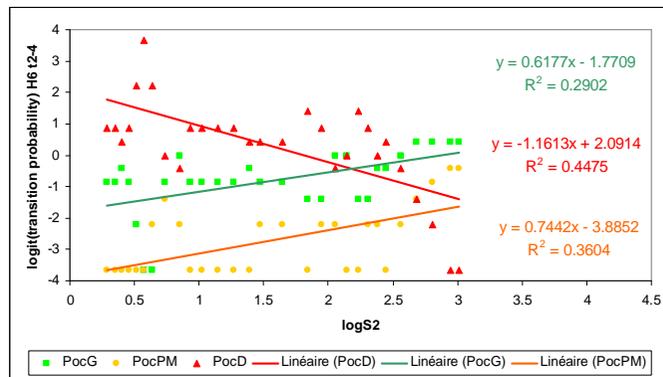
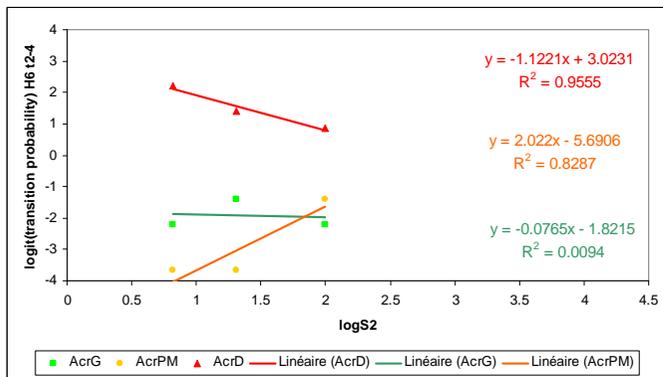
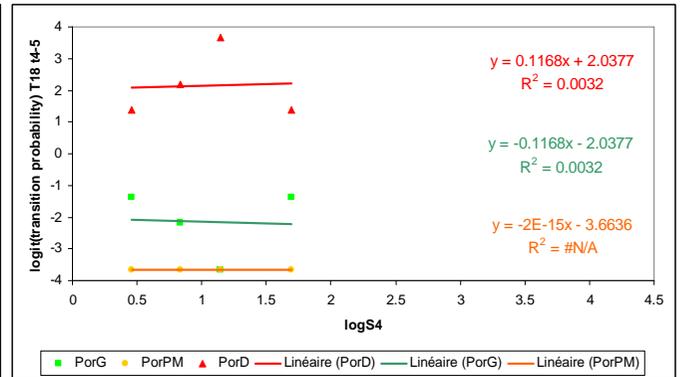
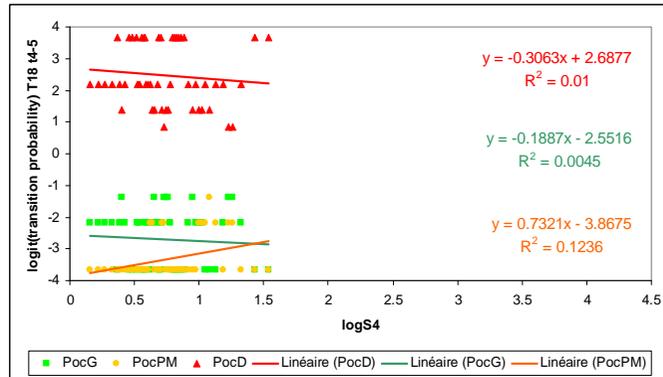
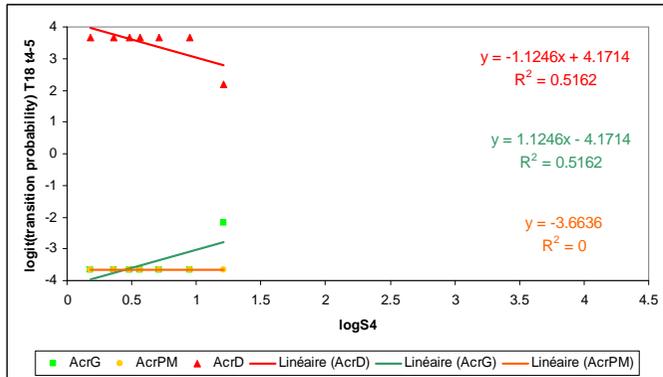
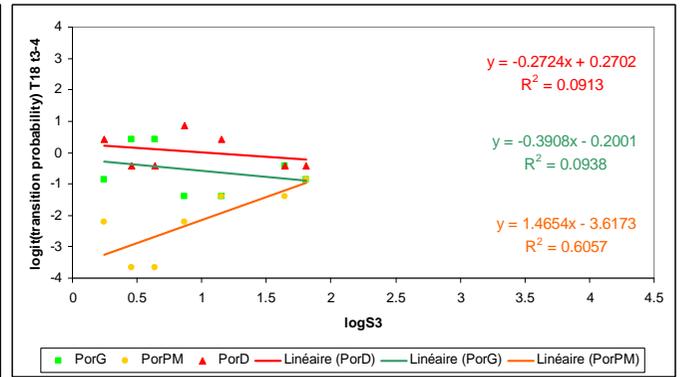
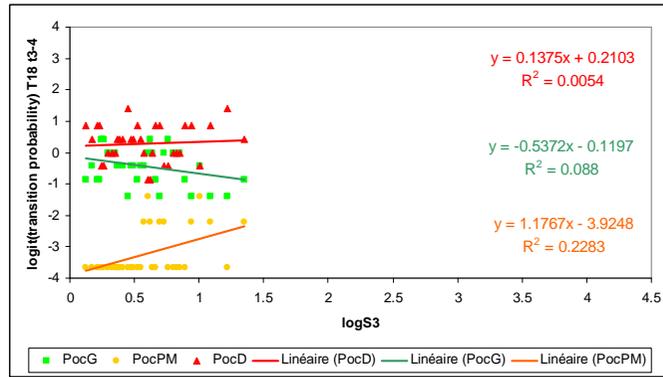
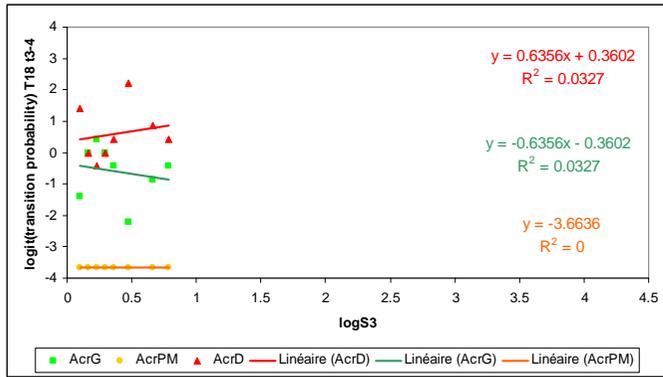


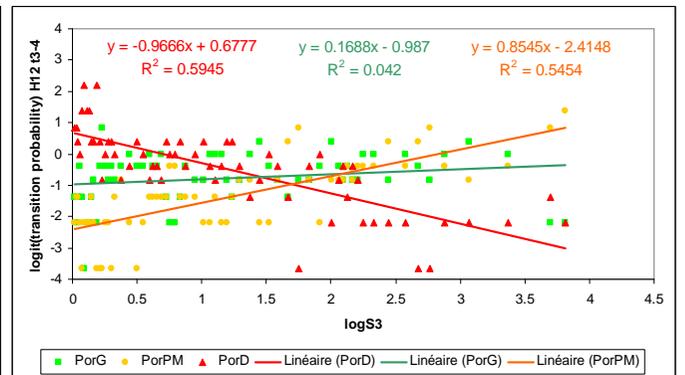
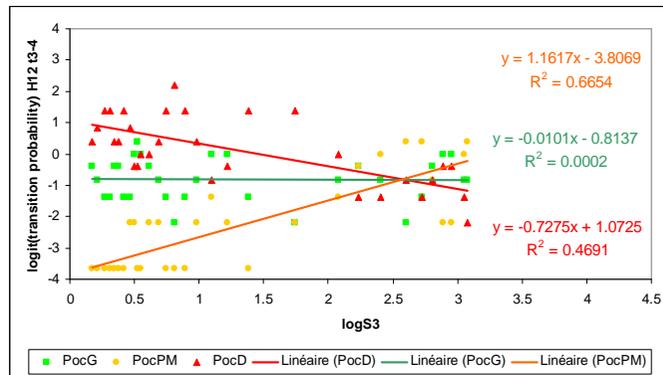
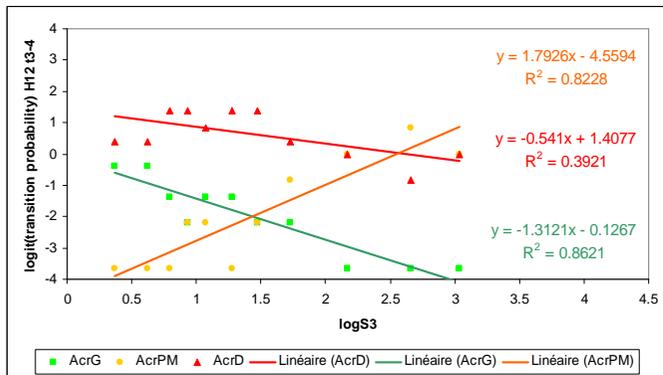
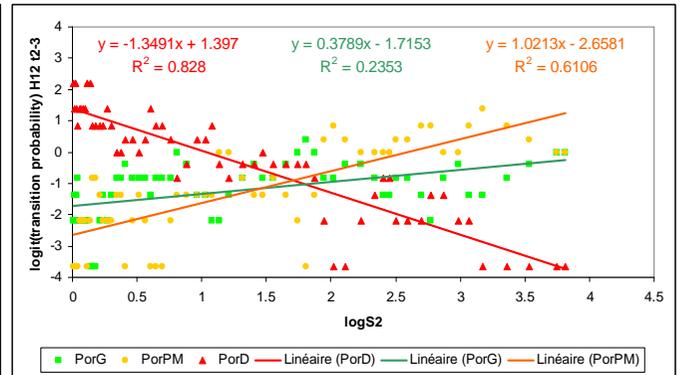
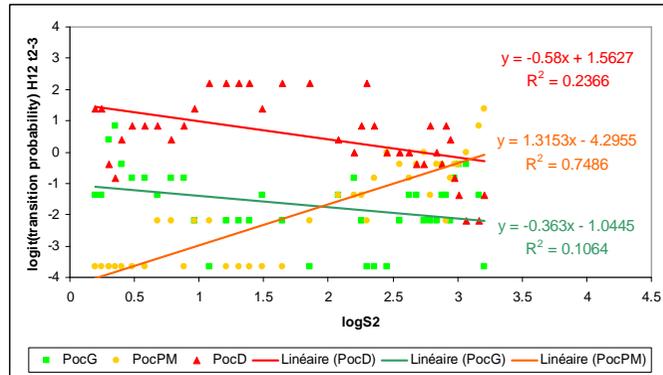
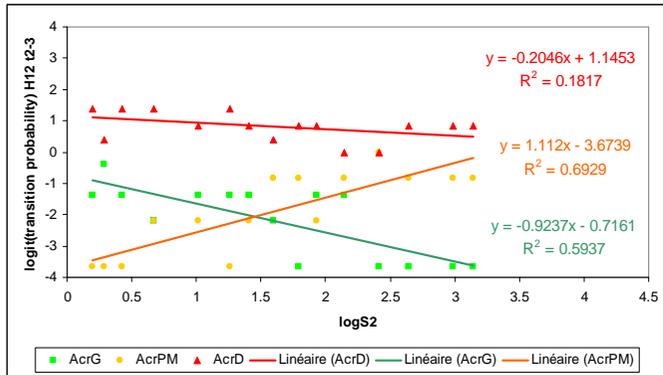
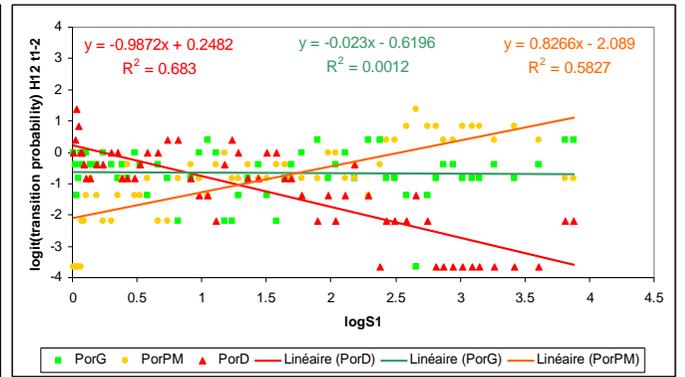
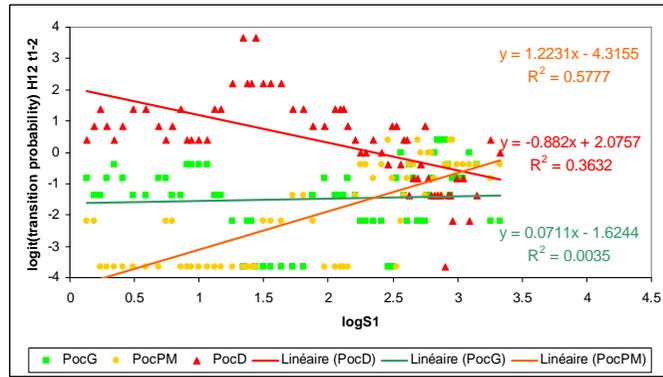
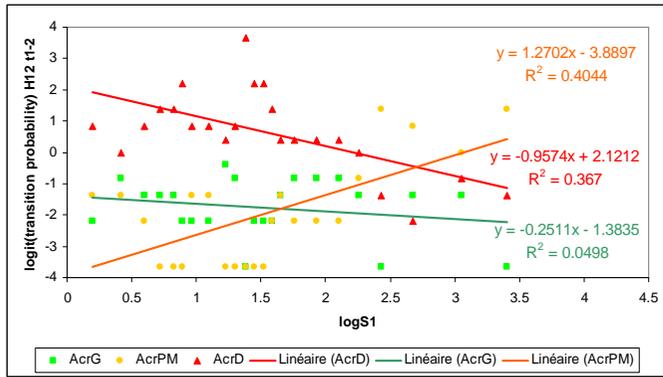


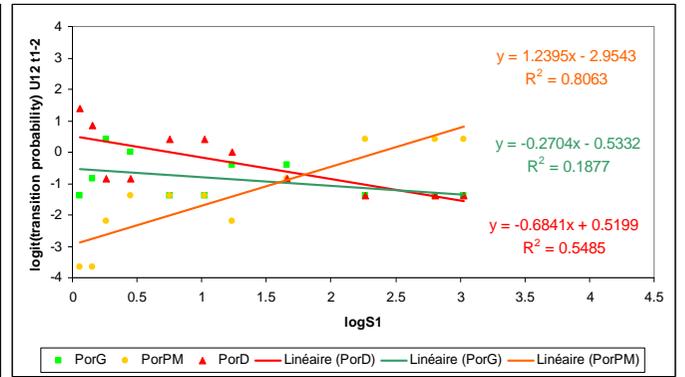
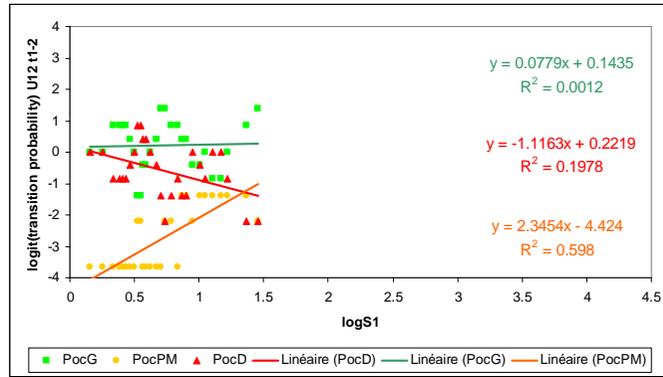
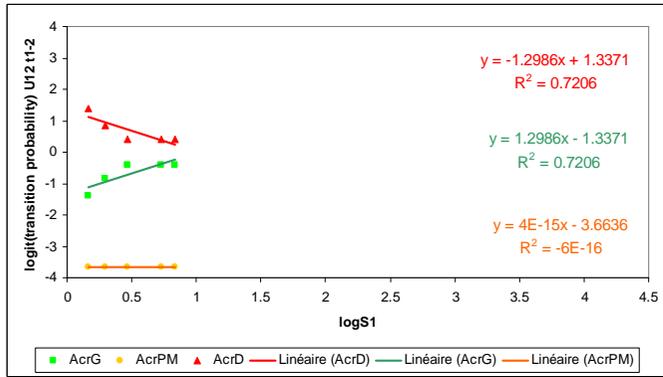
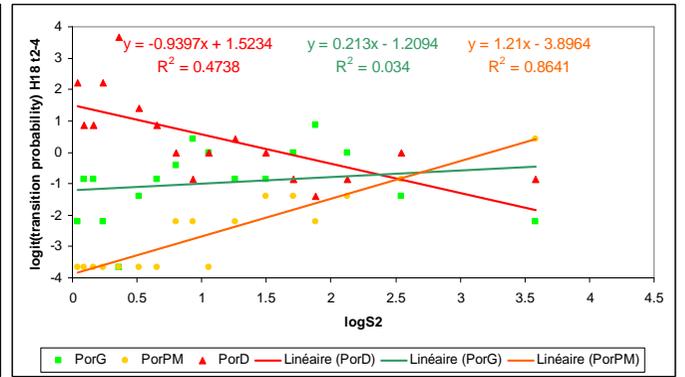
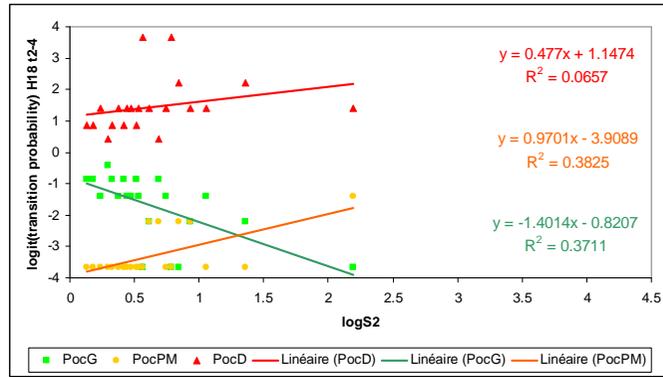
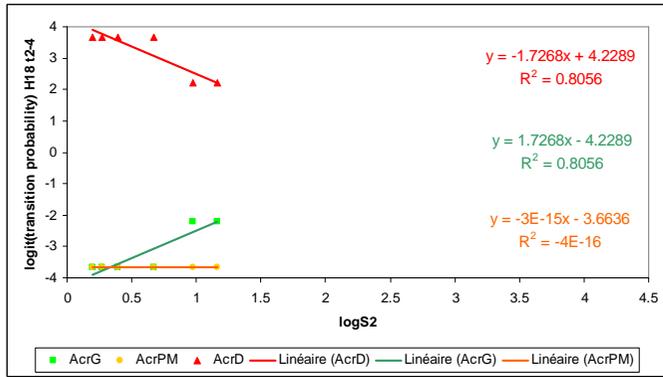
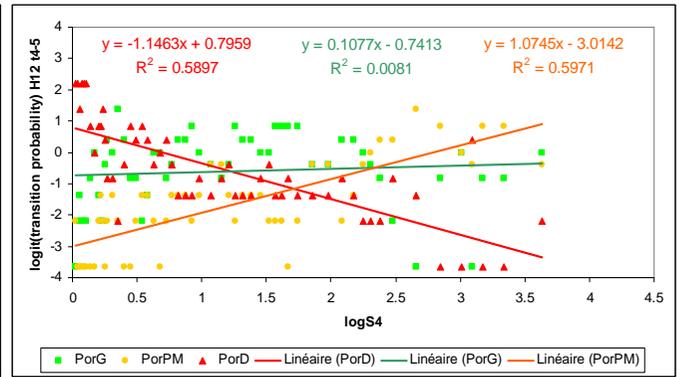
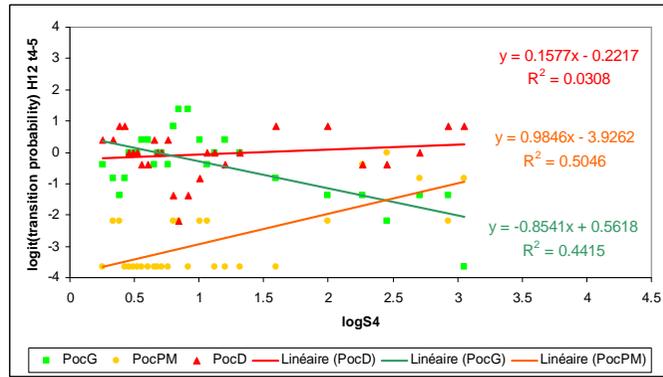
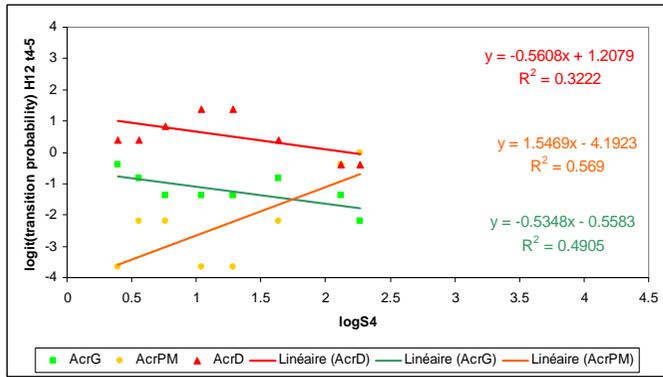


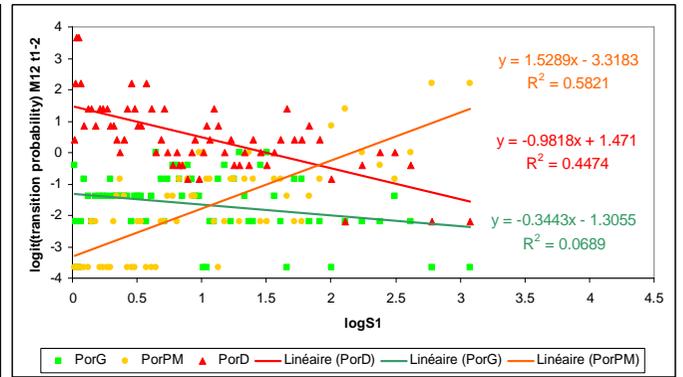
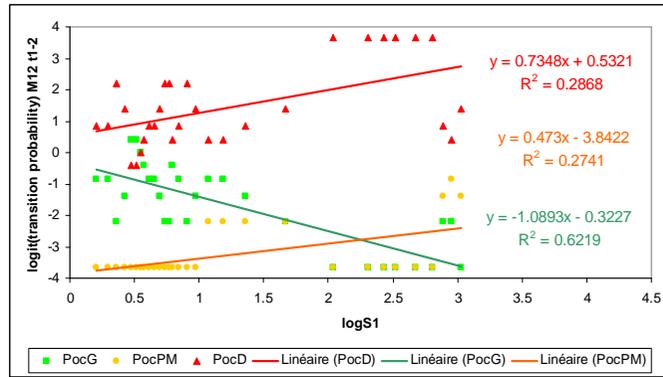
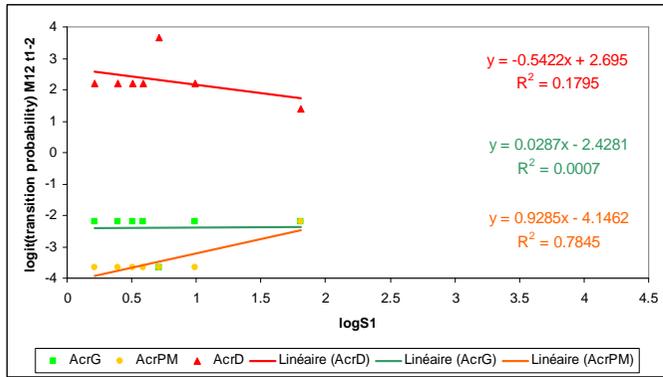
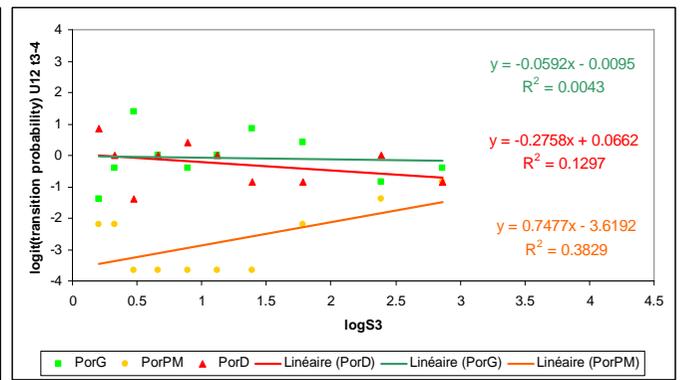
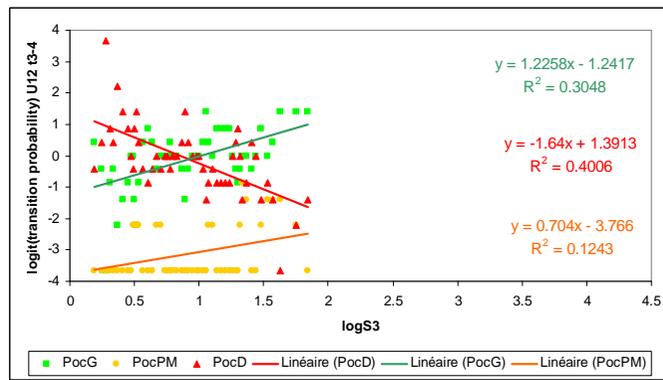
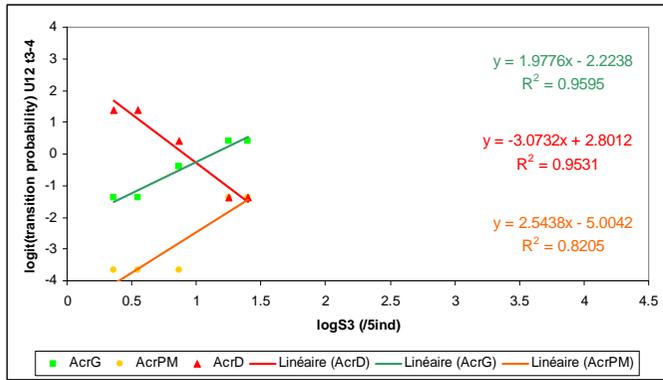
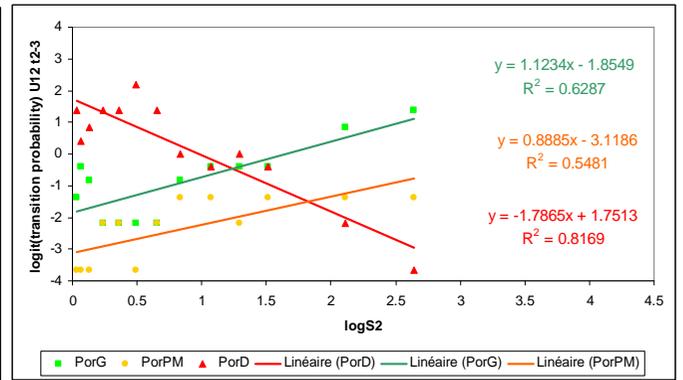
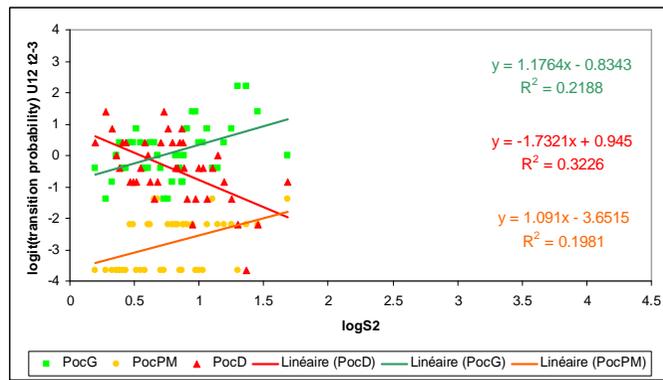
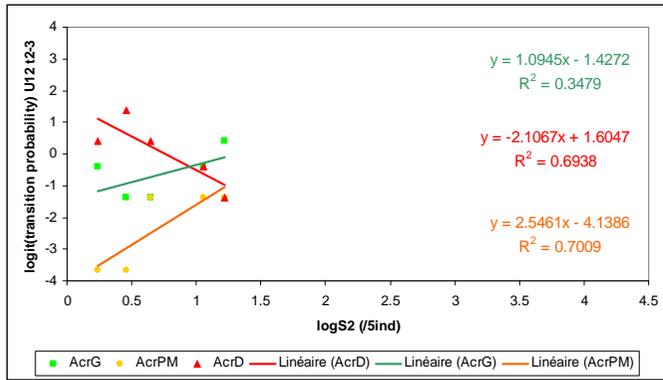


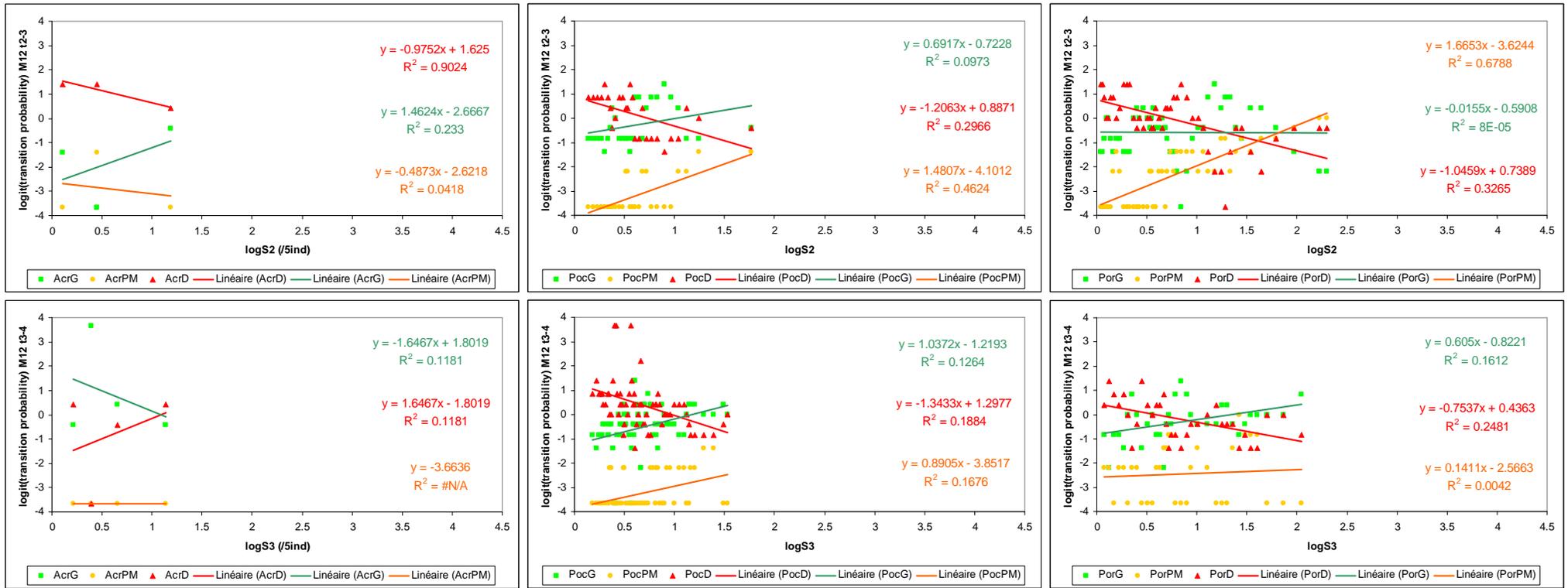






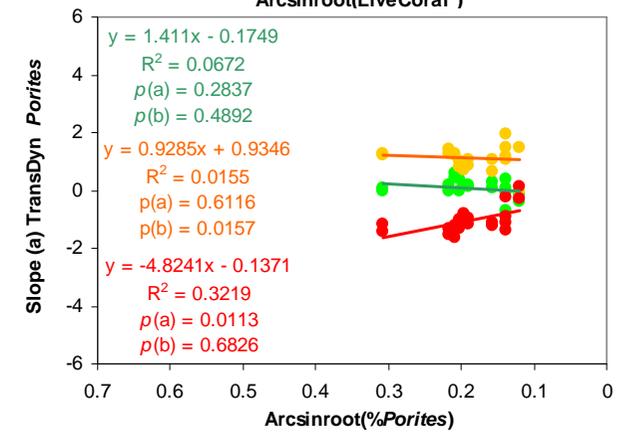
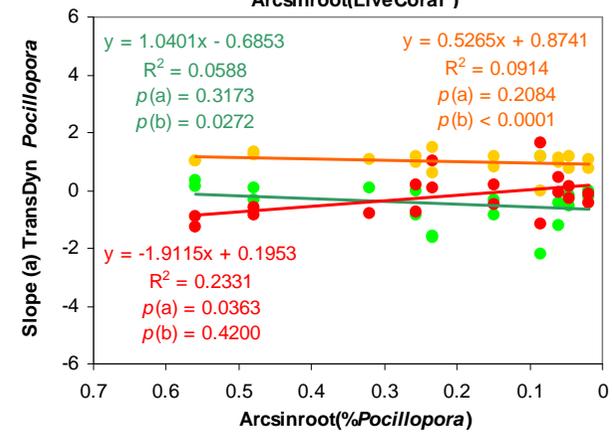
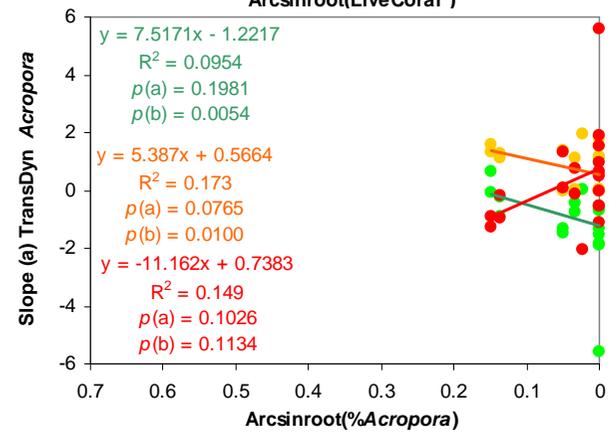
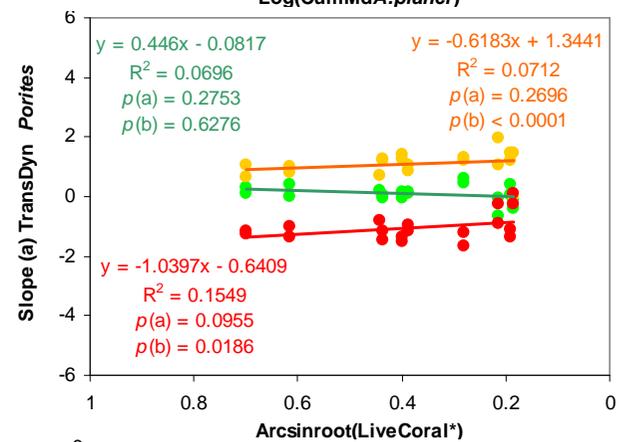
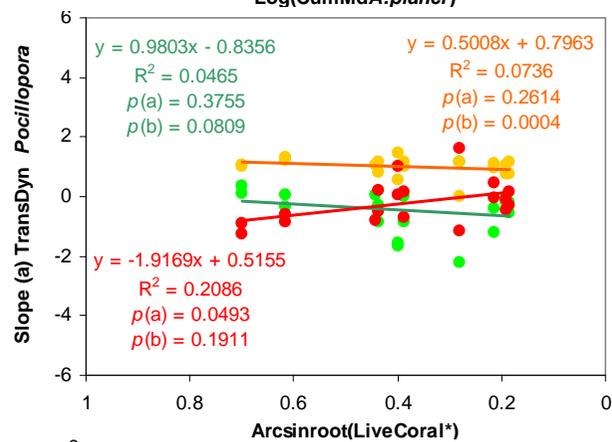
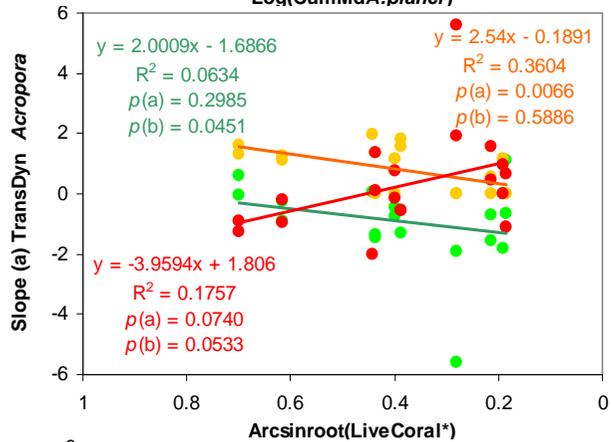
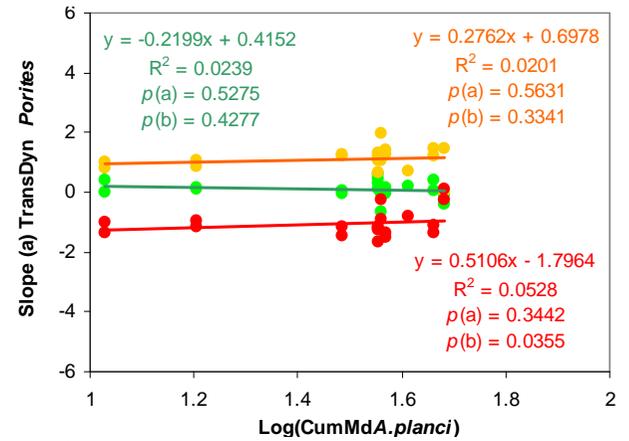
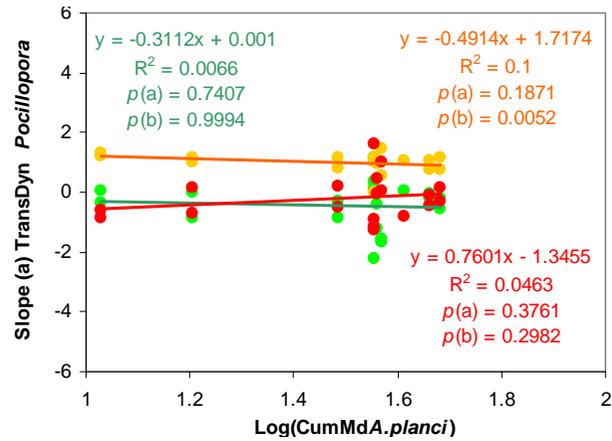
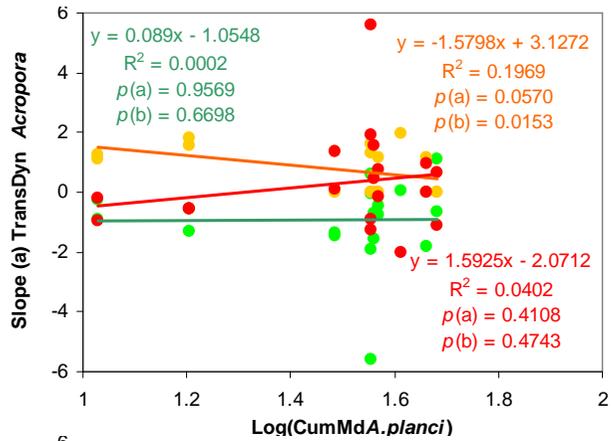


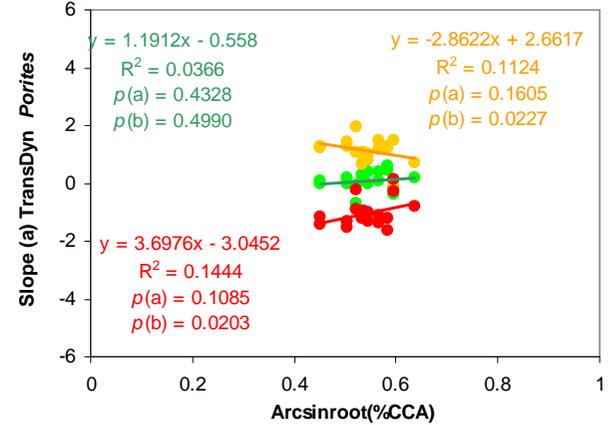
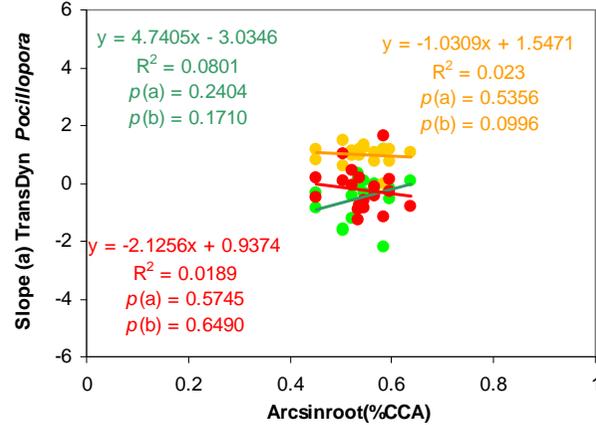
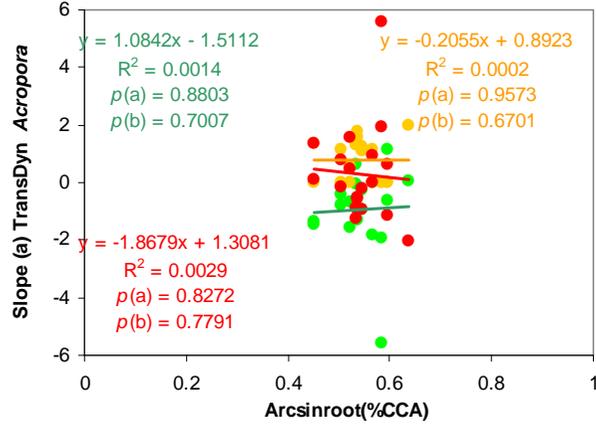
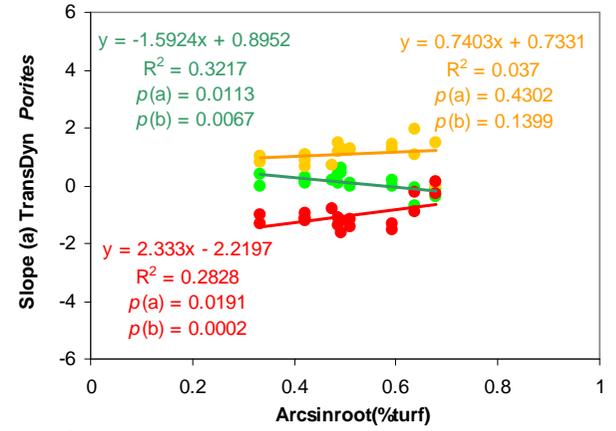
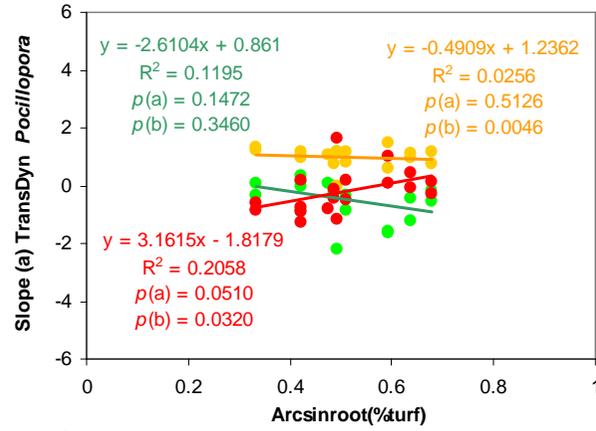
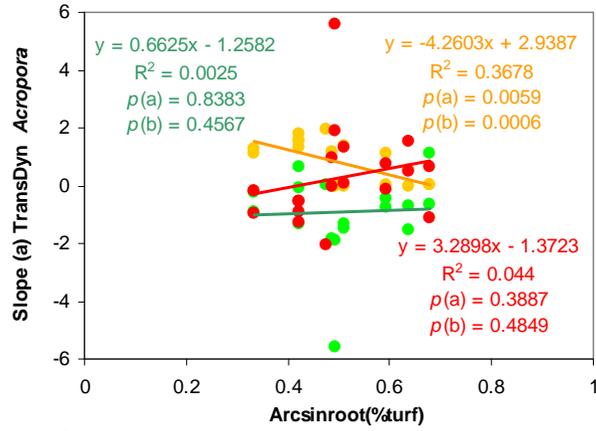
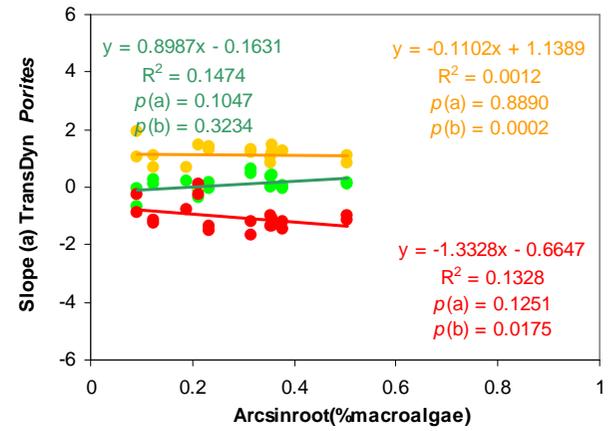
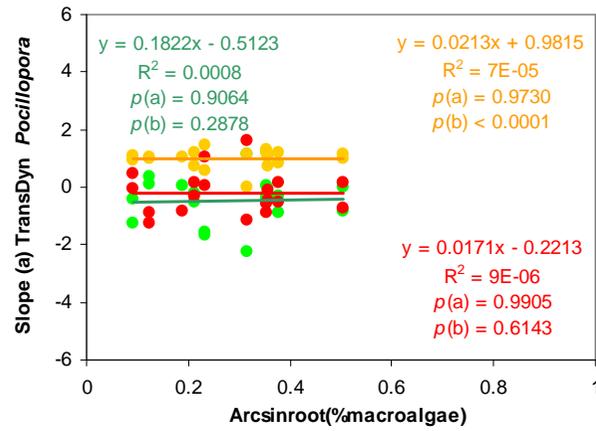
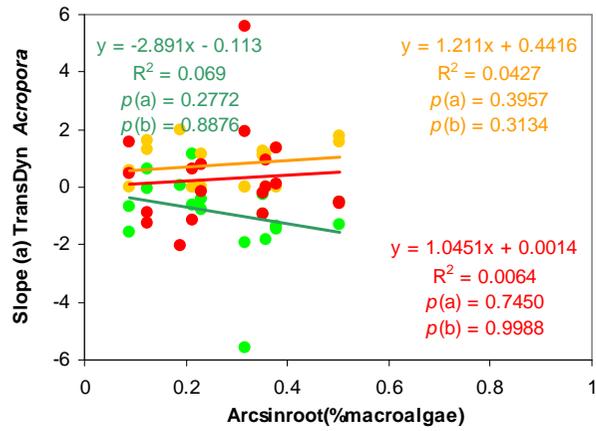


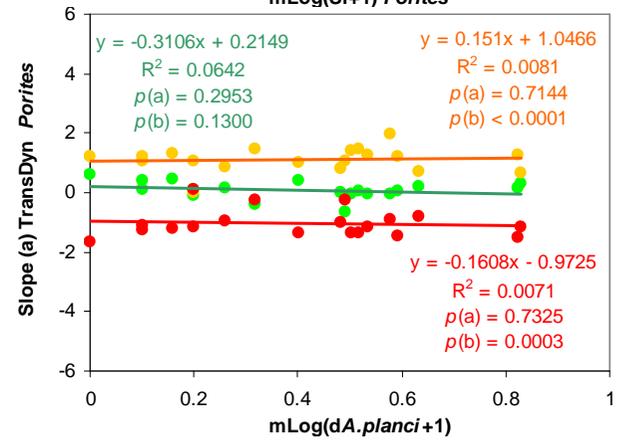
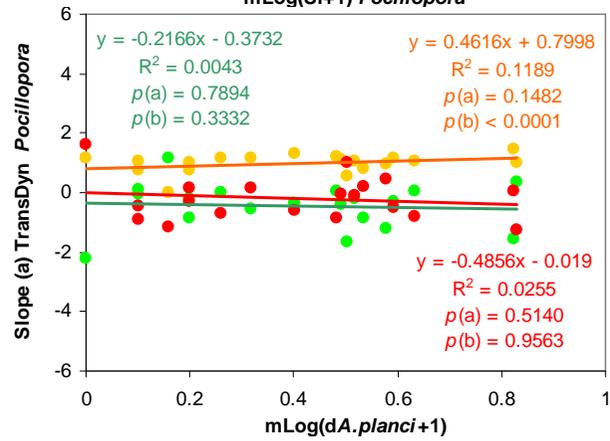
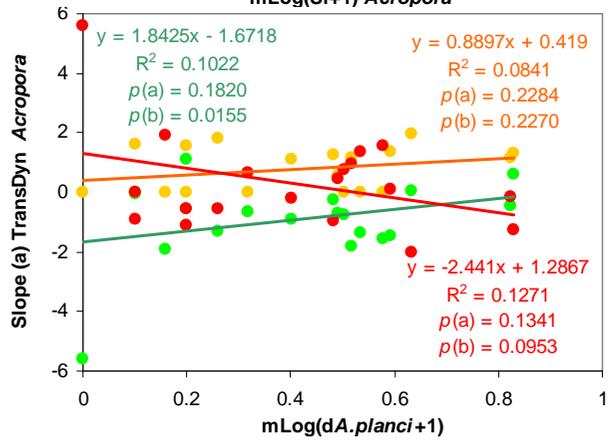
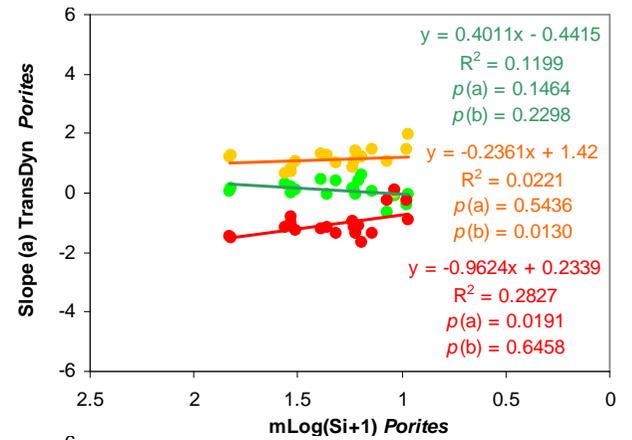
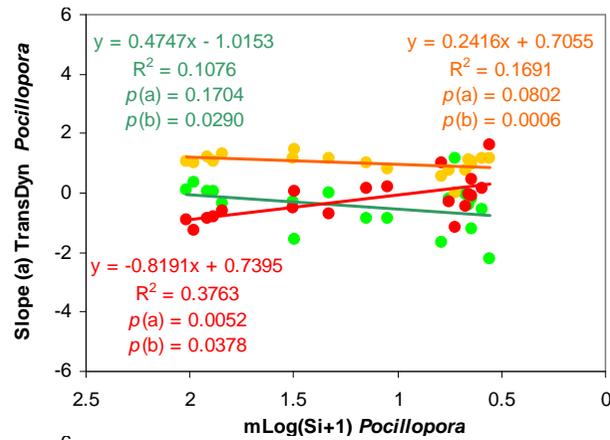
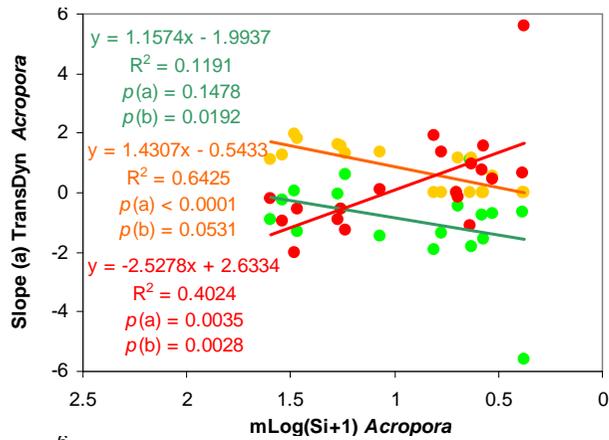


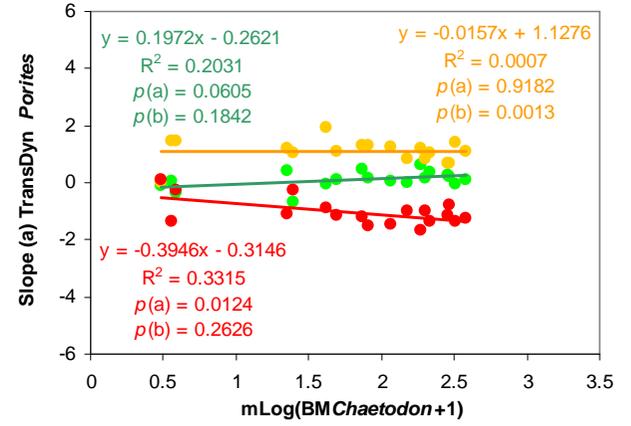
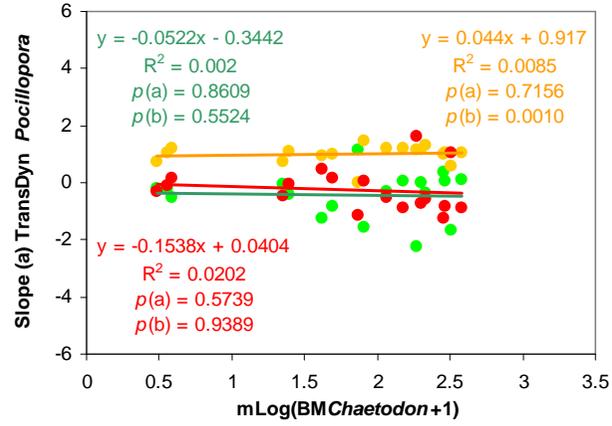
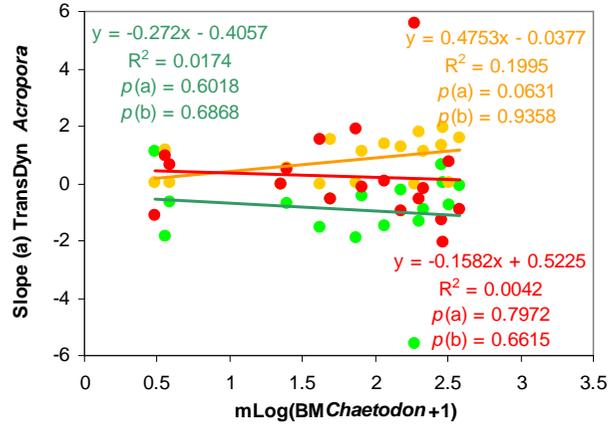
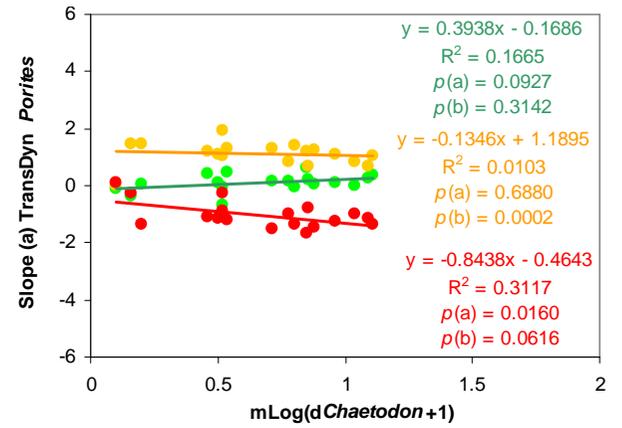
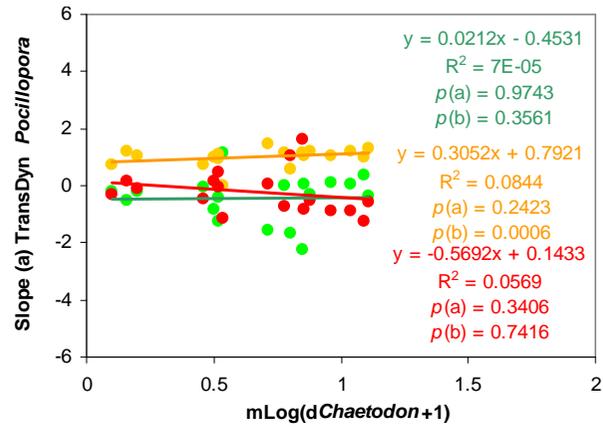
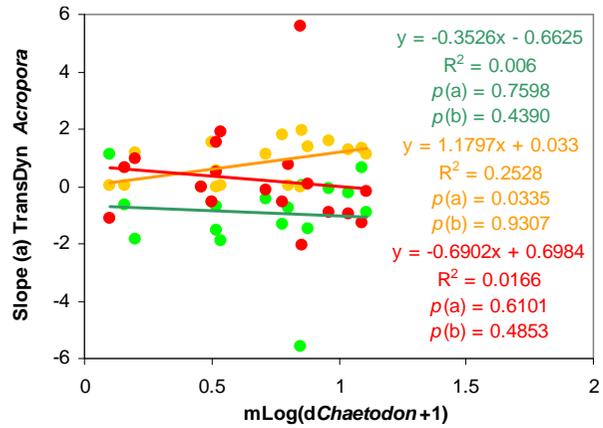
**Figure A10.** Graphiques de dynamique de transition illustrant la relation entre la taille initiale des colonies ( $S_i$  avec  $i$  la date d'échantillonnage, axe X,  $\log[x+1]$ ) et la probabilité (axe Y, données transformées en  $\log[y]$ ) de croissance (G, courbe verte), de mortalité partielle (PM, courbe orange) et de mortalité (D, courbe rouge) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]) et de Raiatea (Uturoa [U] et Miri Miri [M]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $i = 1$  mars 2008,  $i = 2$  septembre 2008,  $i = 3$  mars 2009,  $i = 4$  septembre 2009 (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une probabilité calculée à l'aide d'une fréquence mobile sur une fenêtre de 10 colonies avec un chevauchement de 5. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux A2, A3** et

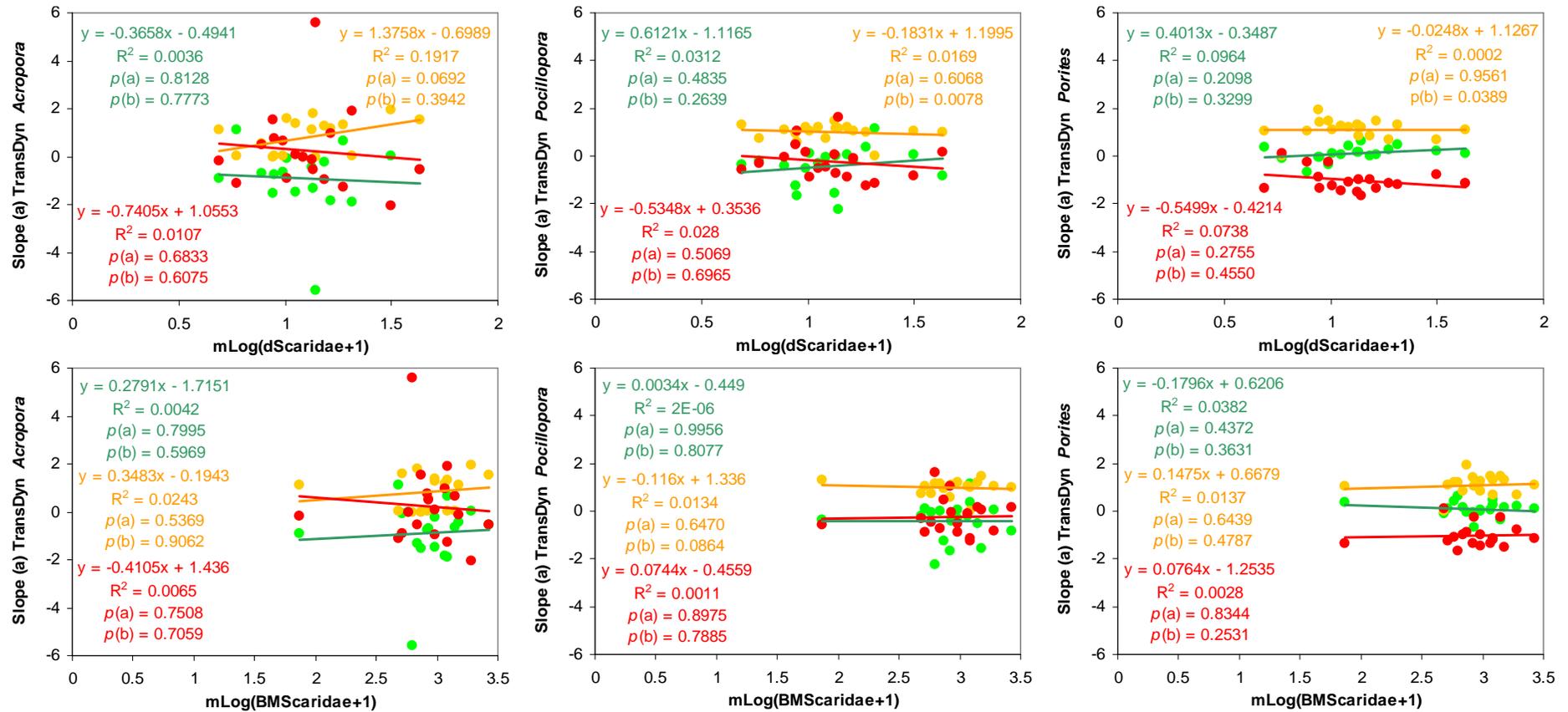
**A4.**



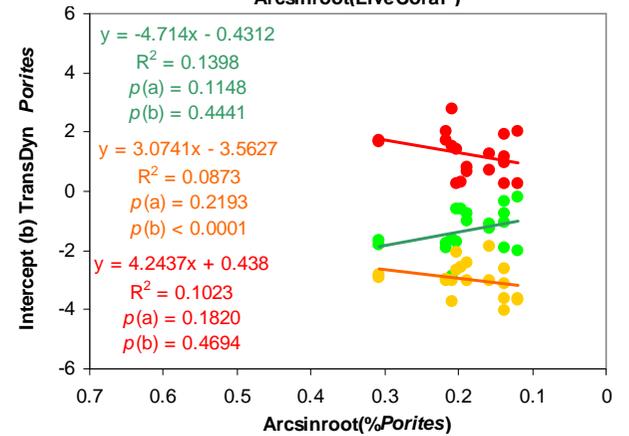
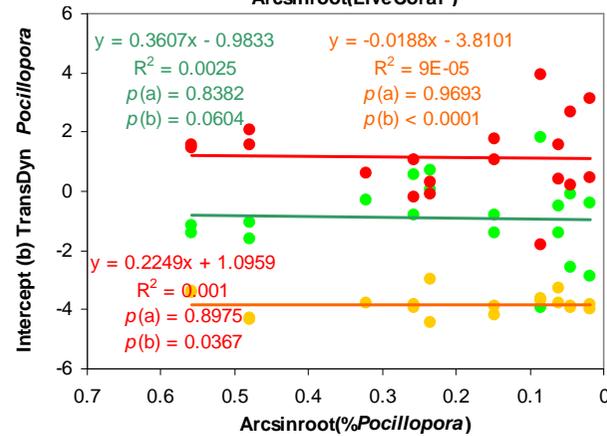
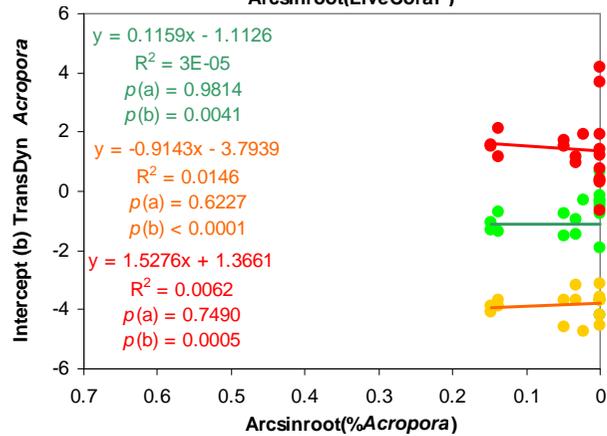
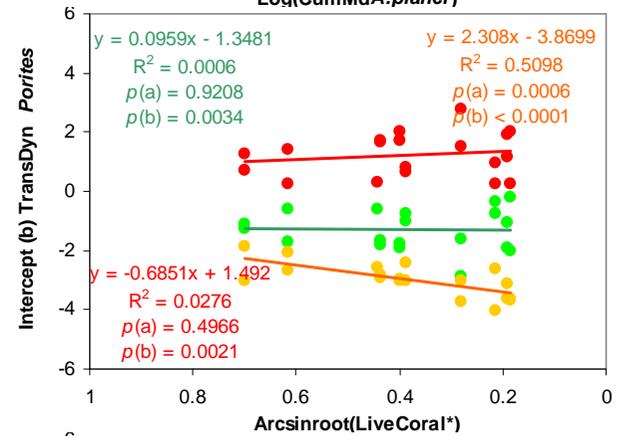
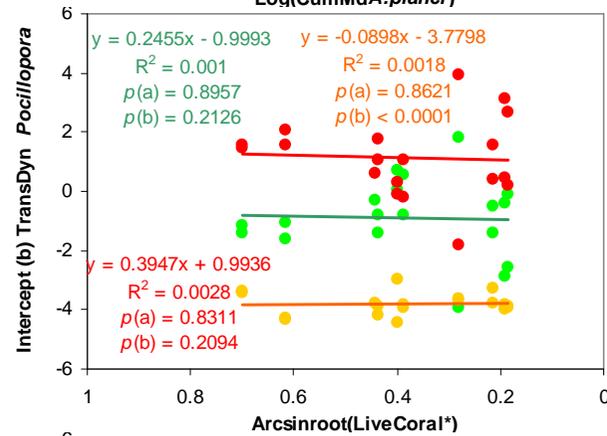
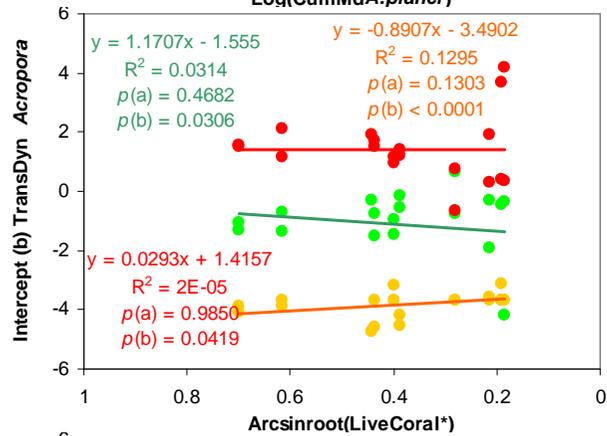
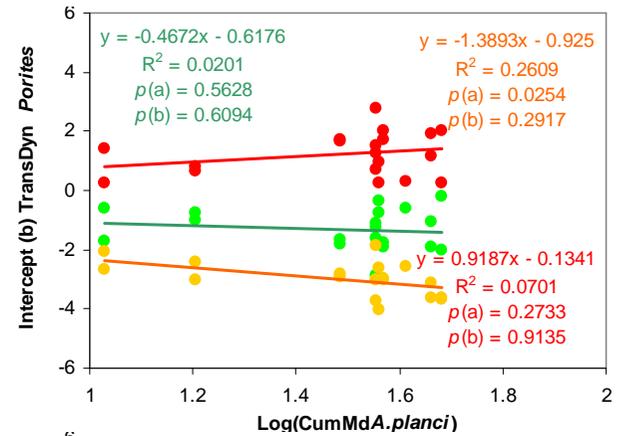
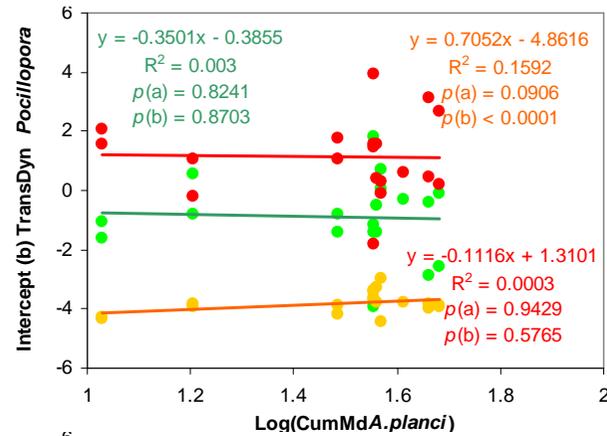
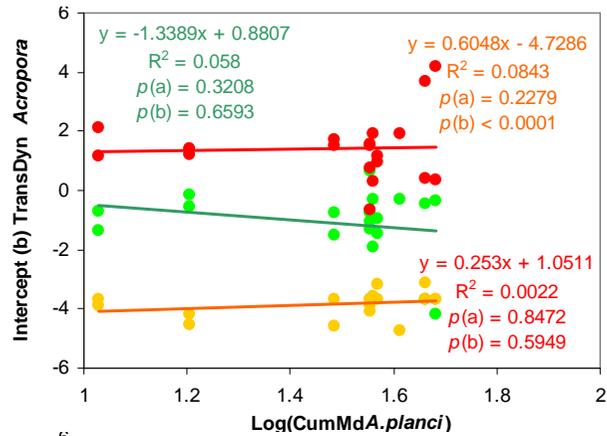


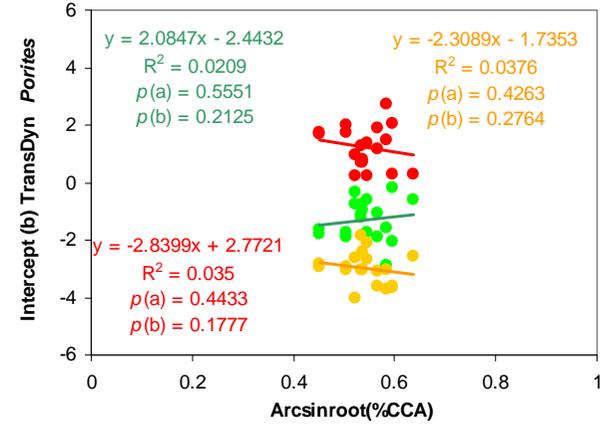
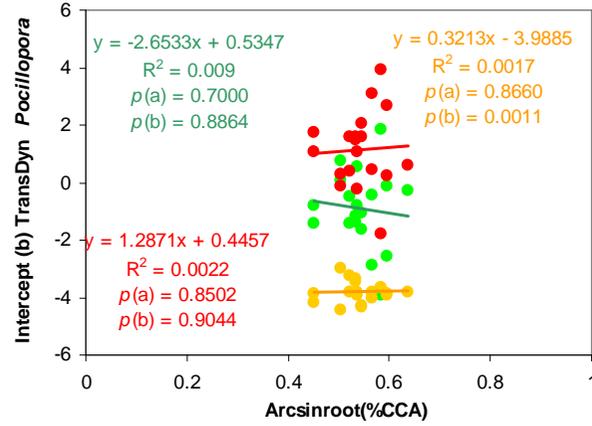
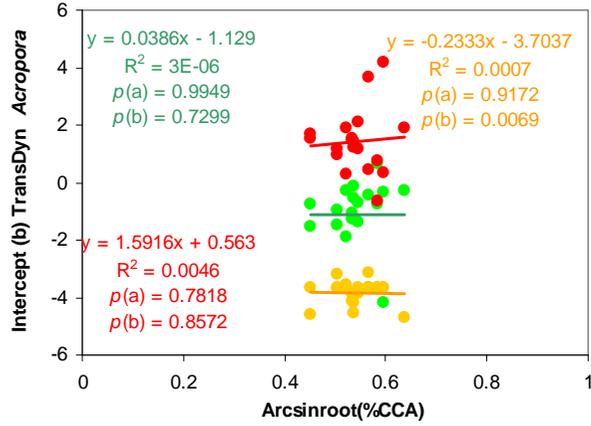
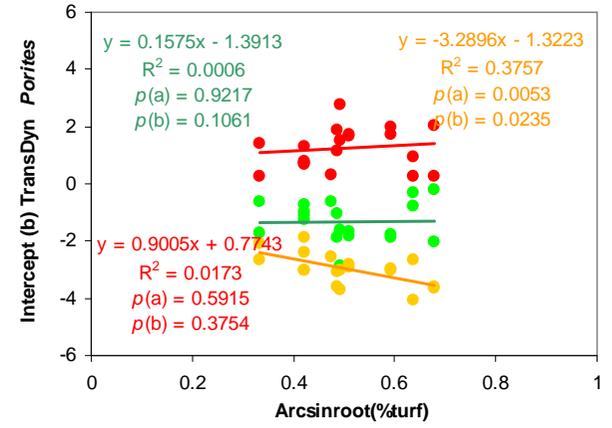
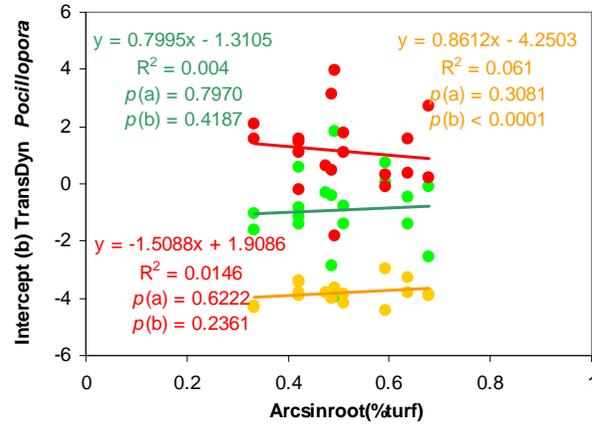
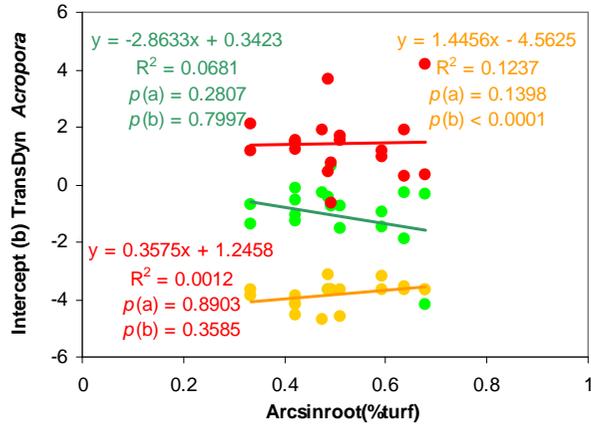
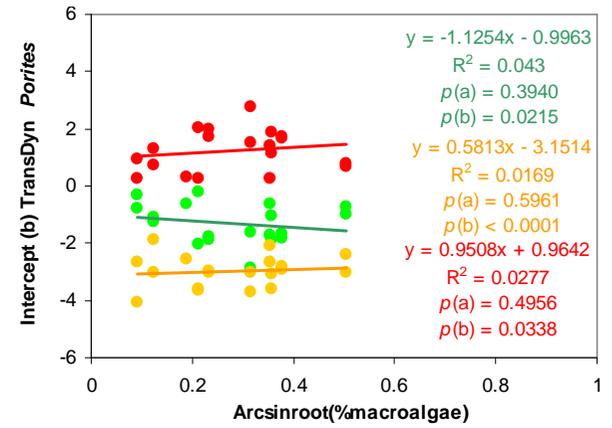
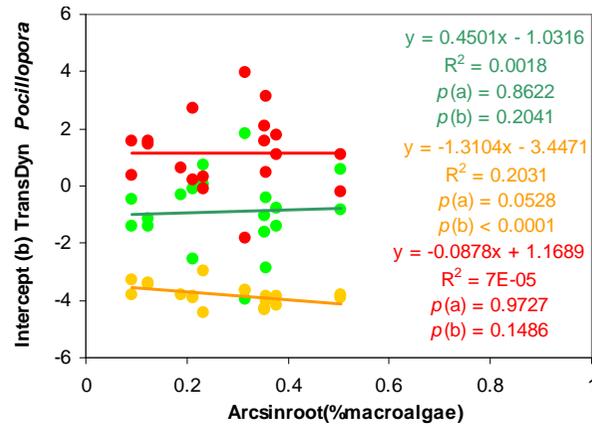
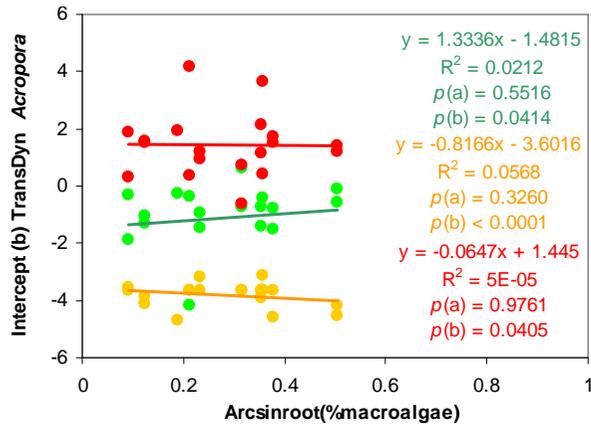


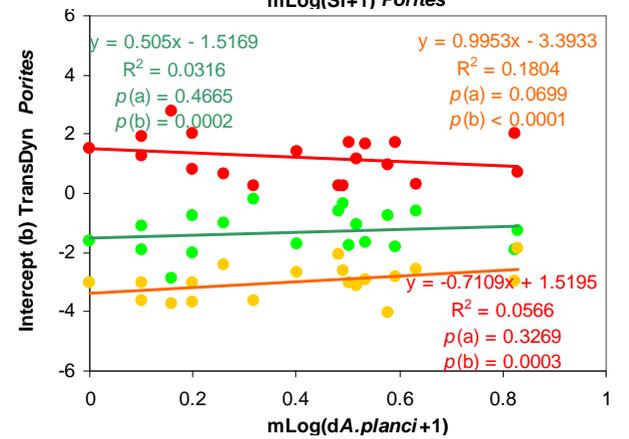
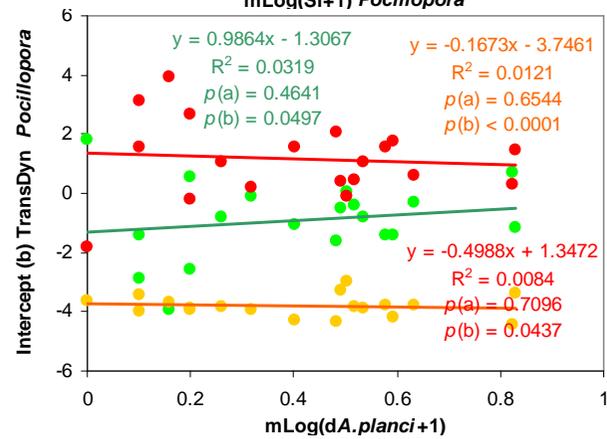
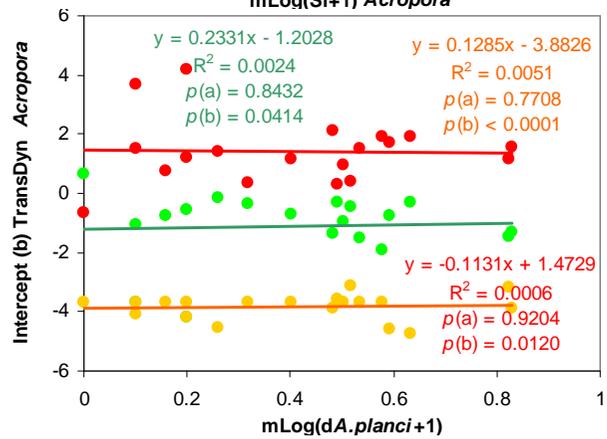
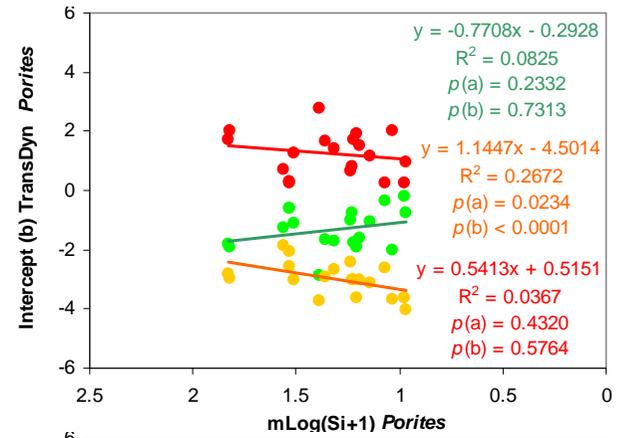
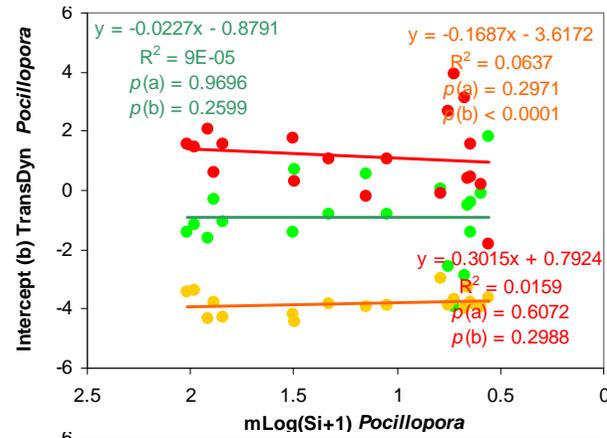
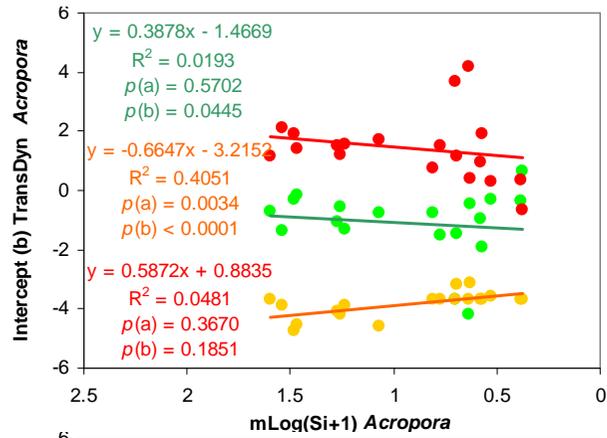


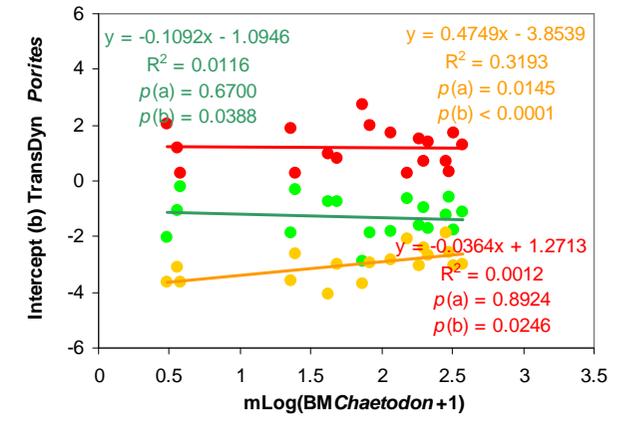
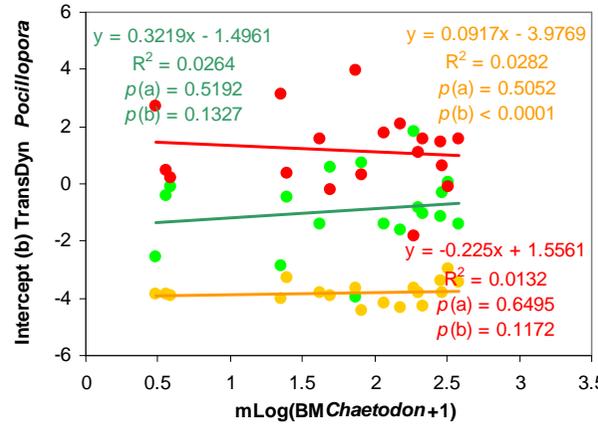
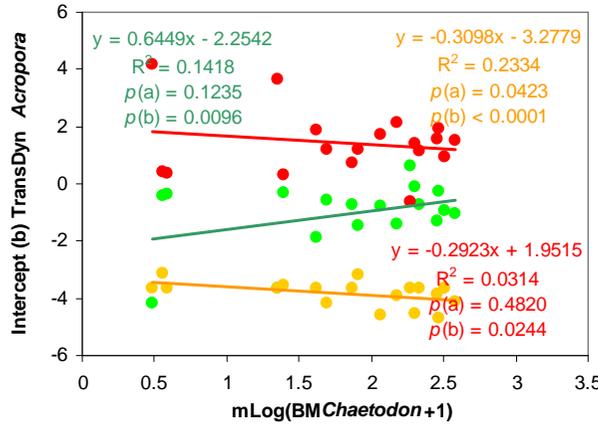
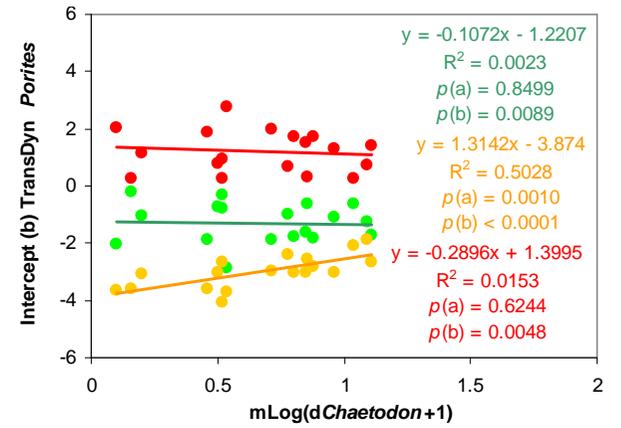
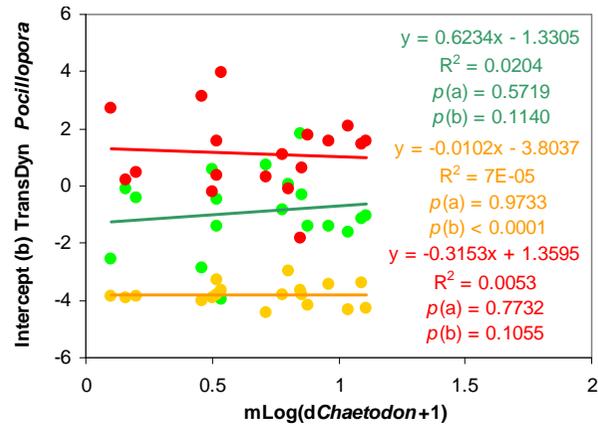
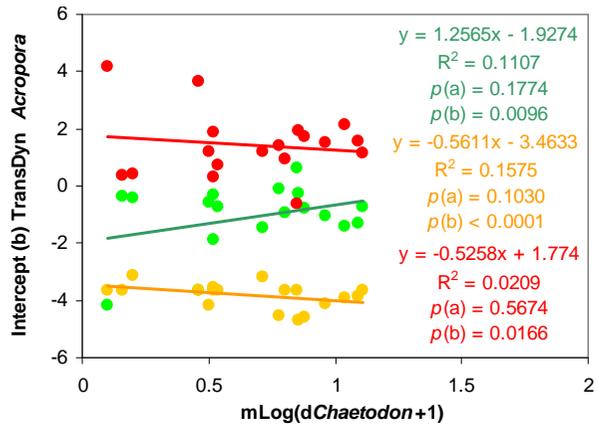


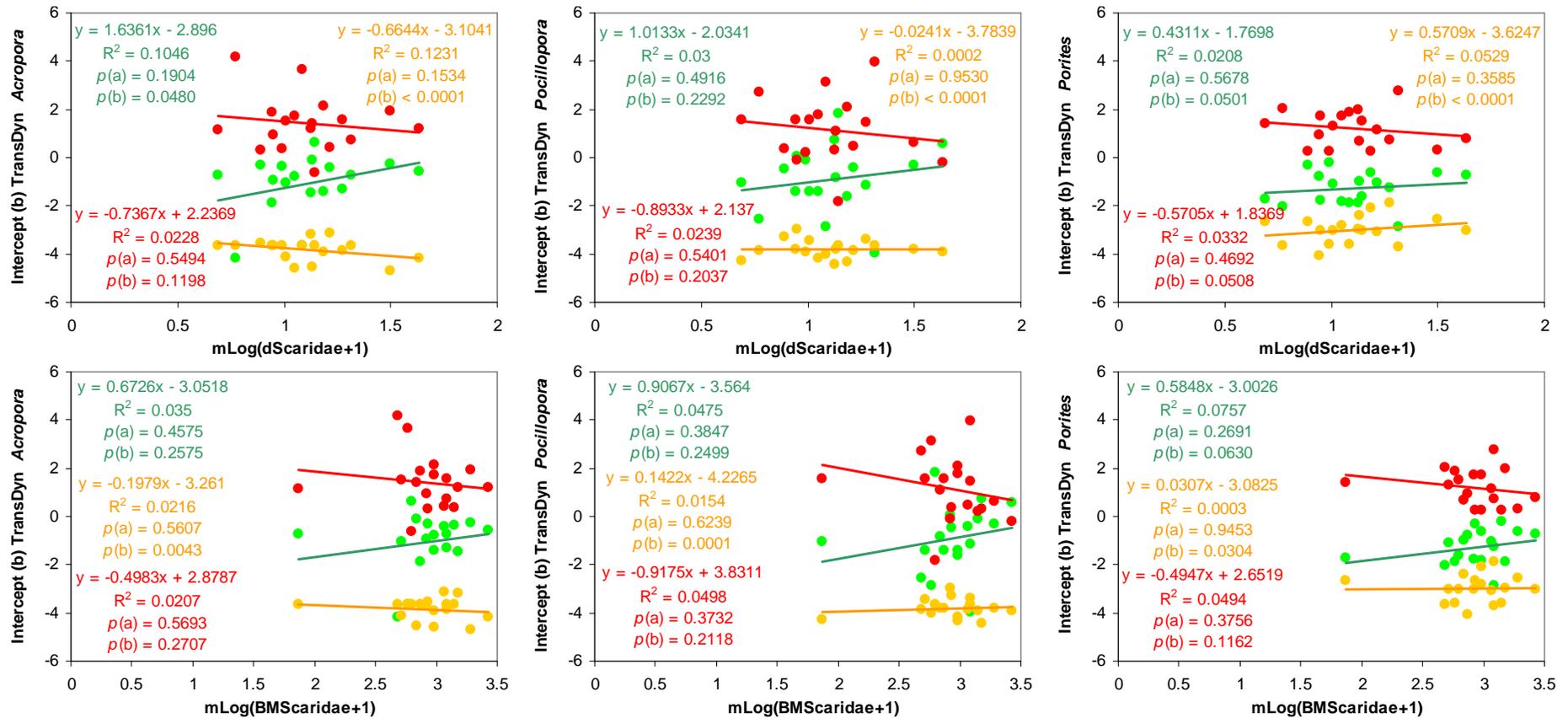
**Figure A11.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre le coefficient directeur des courbes de dynamique de transition (probabilité de croissance [vert], de mortalité partielle [orange] et de mortalité [rouge]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (Slope TransDyn, axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitre II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (CumMdA.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, cf., **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.



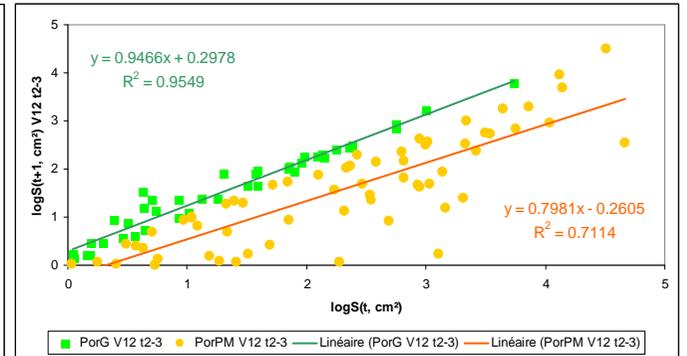
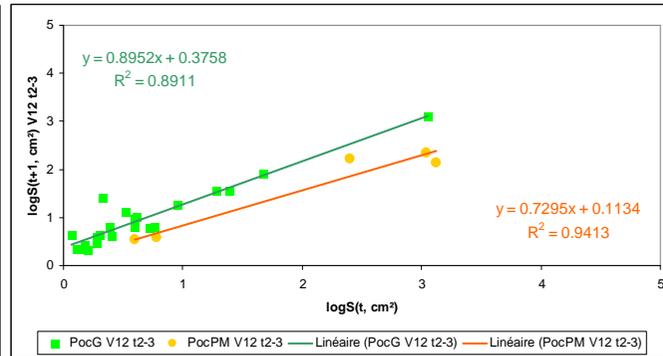
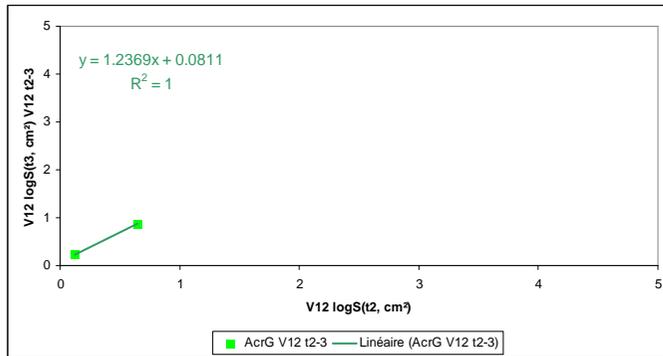
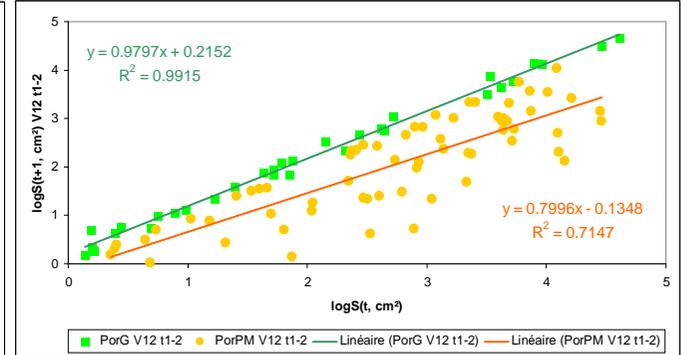
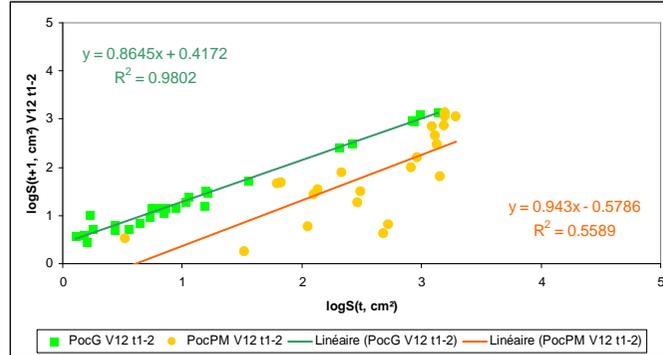
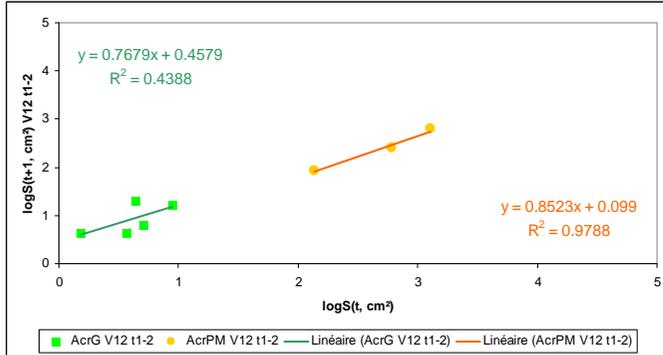
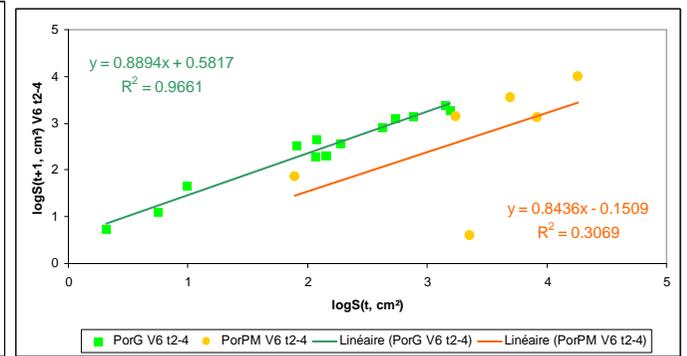
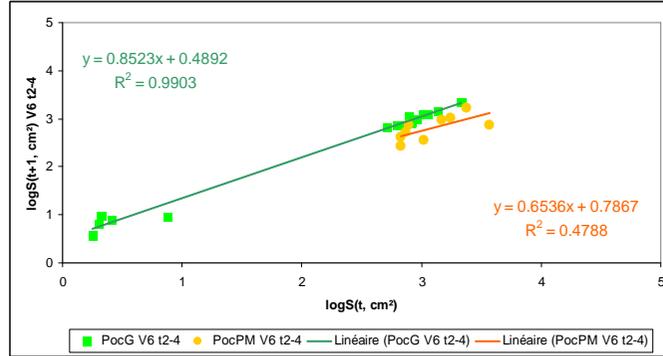
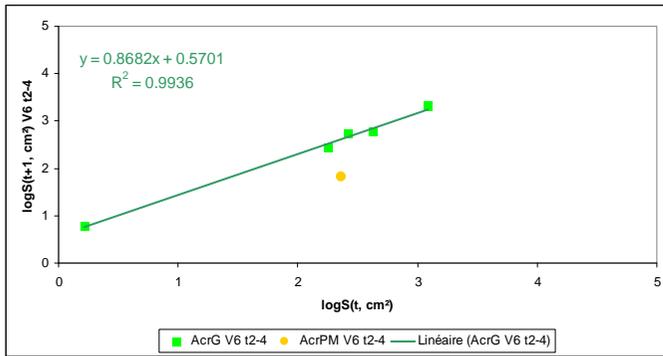


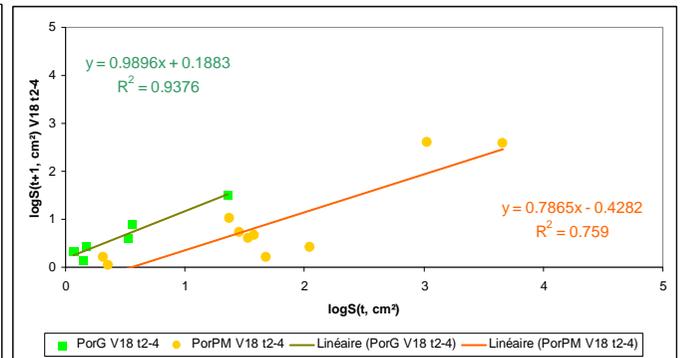
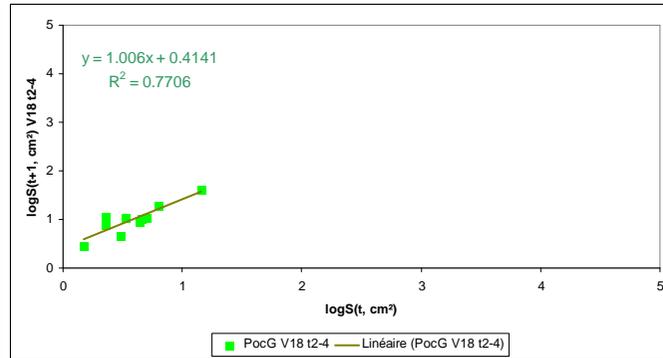
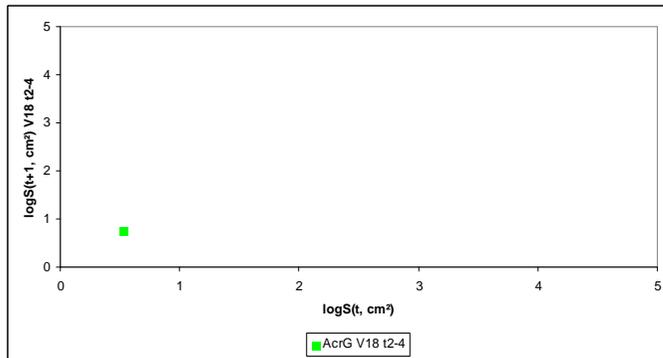
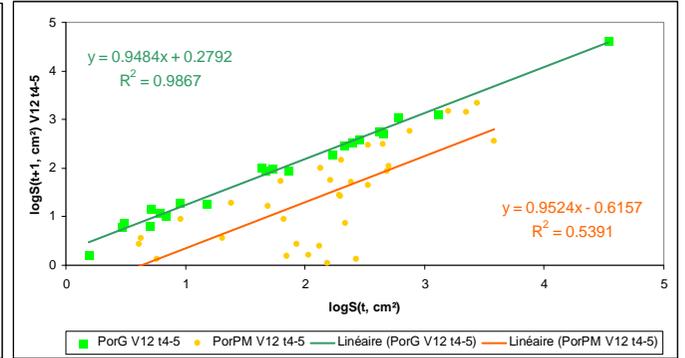
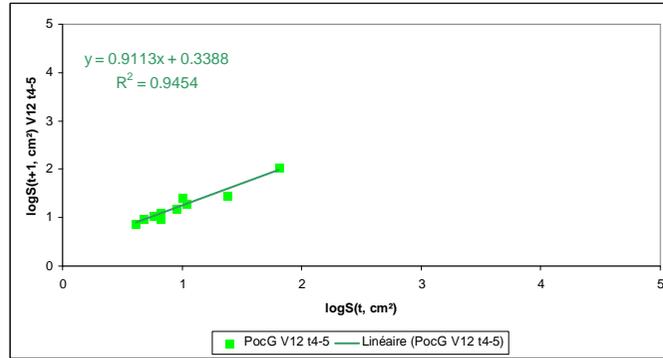
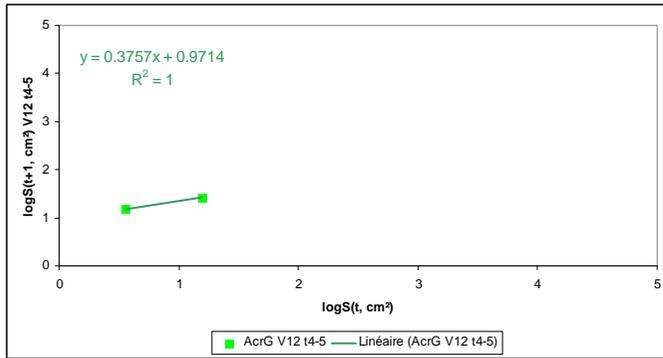
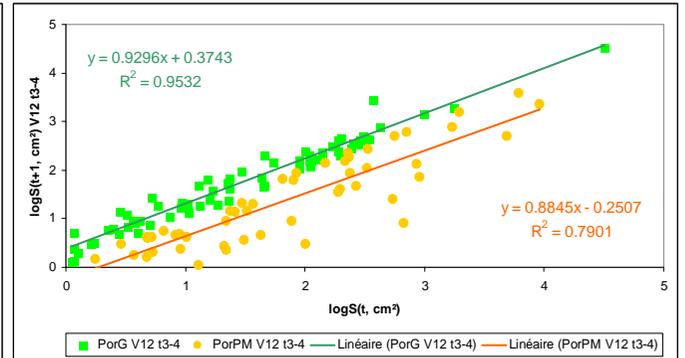
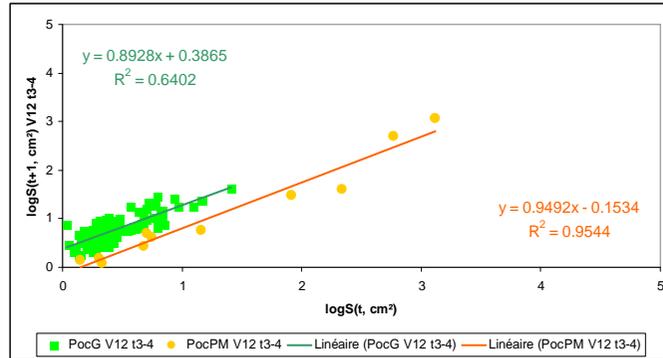
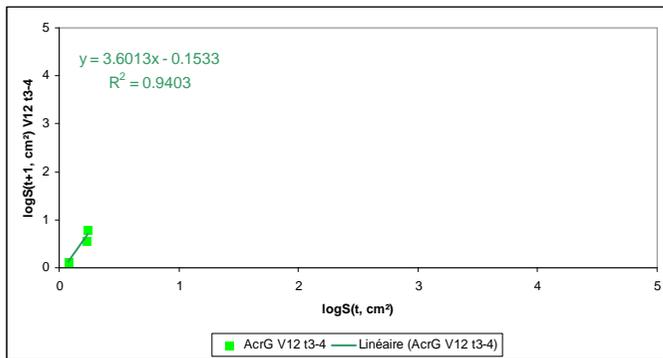


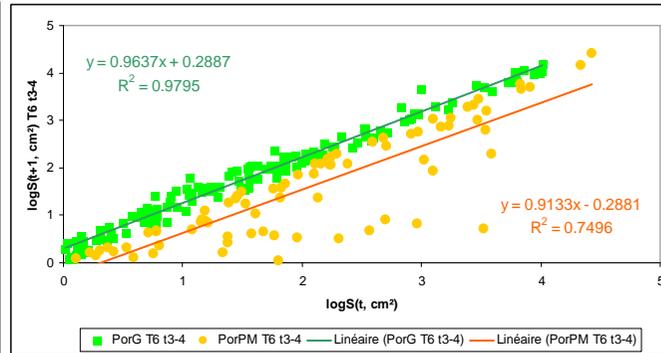
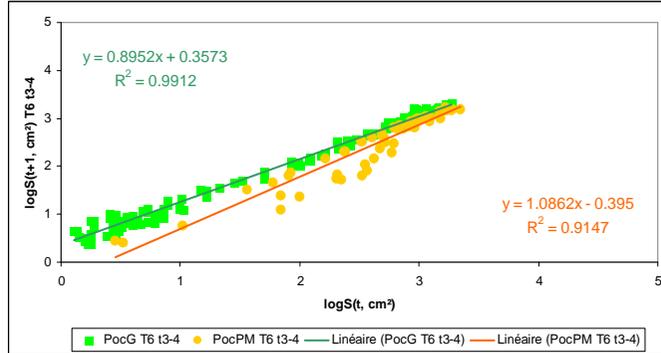
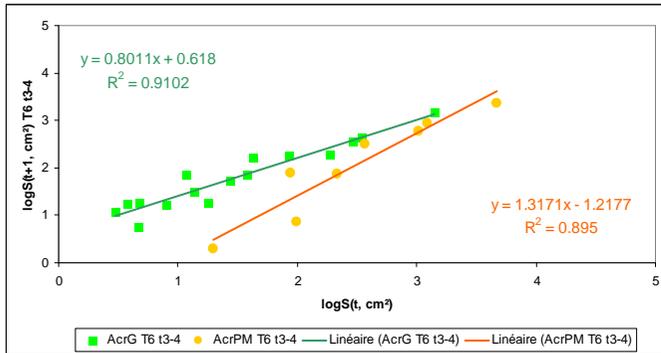
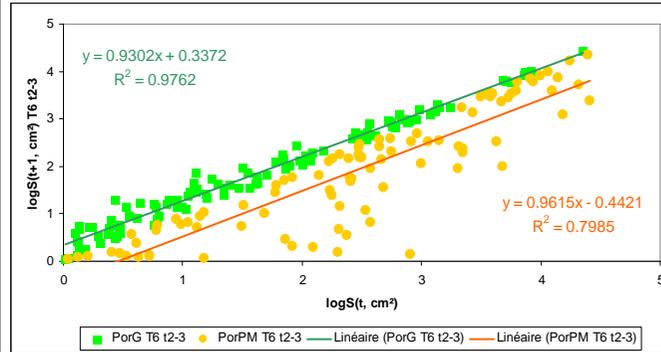
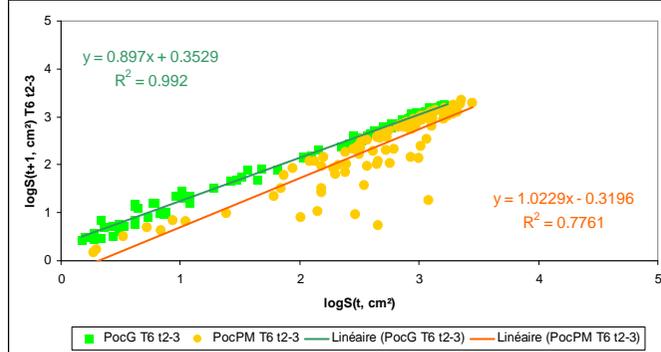
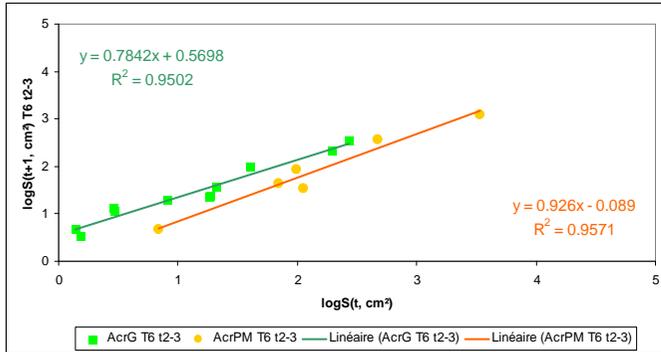
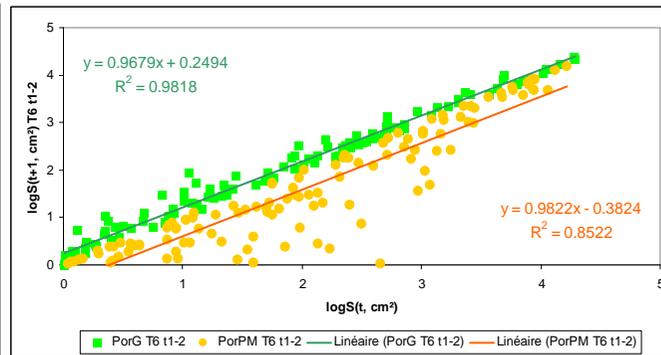
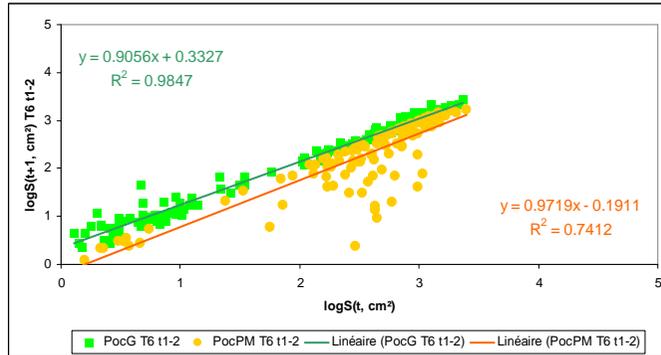
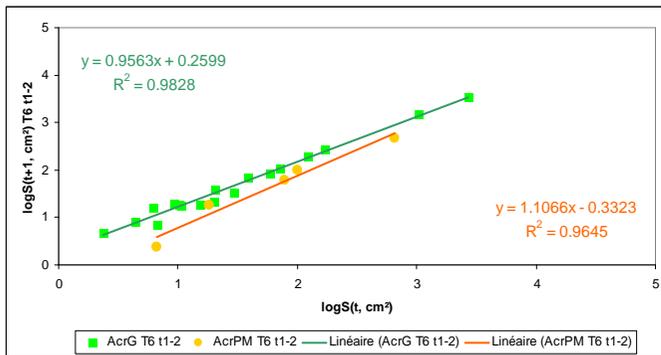


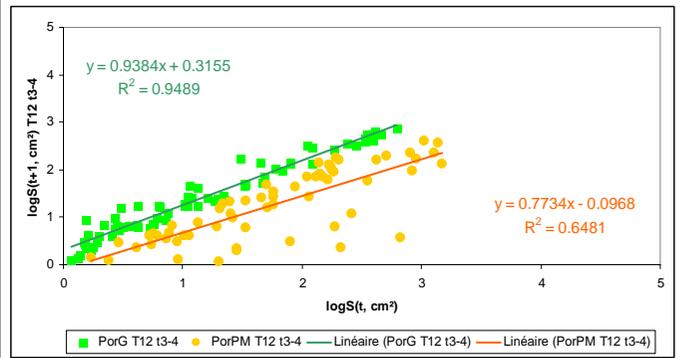
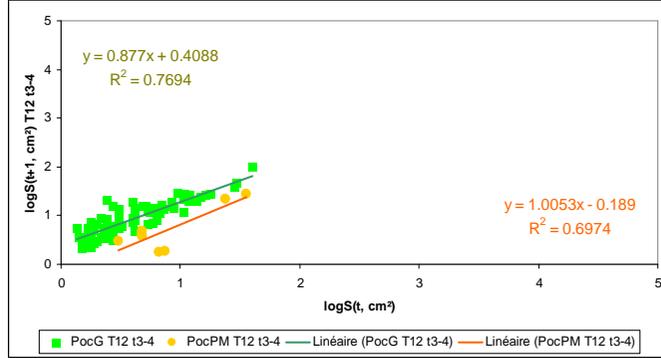
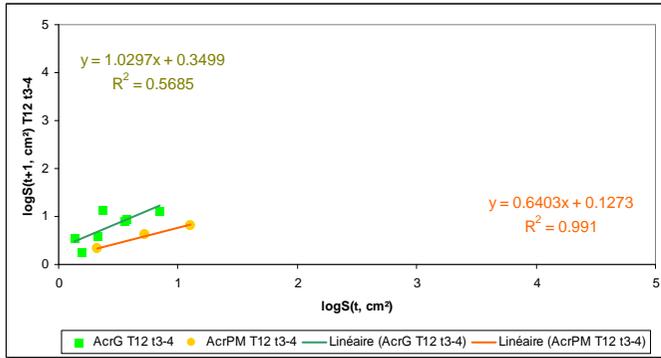
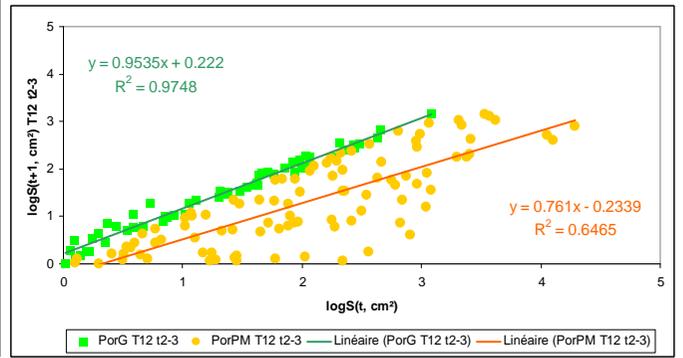
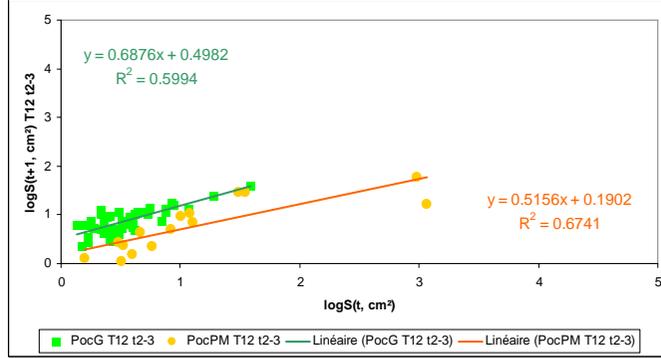
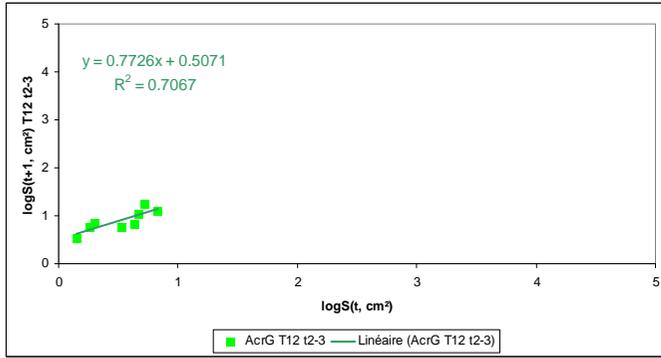
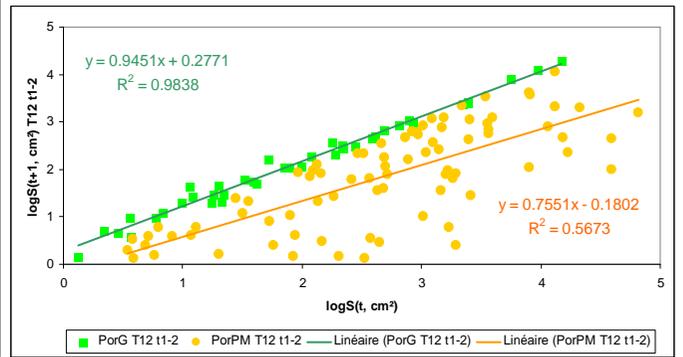
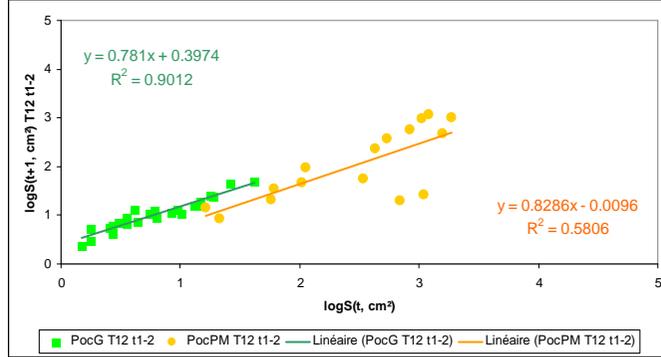
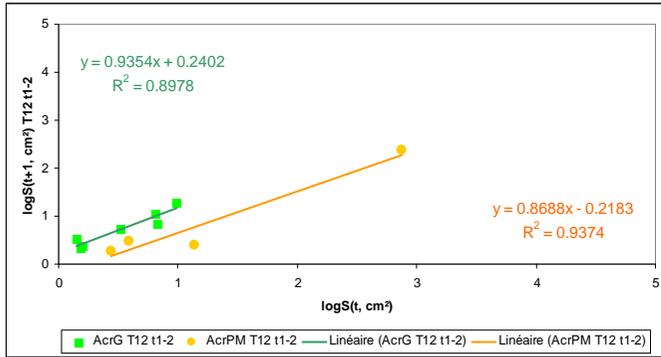


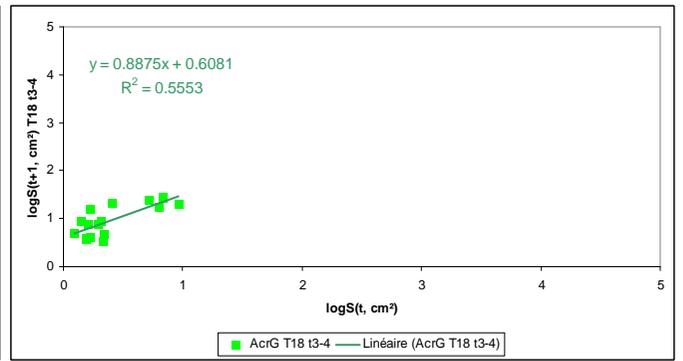
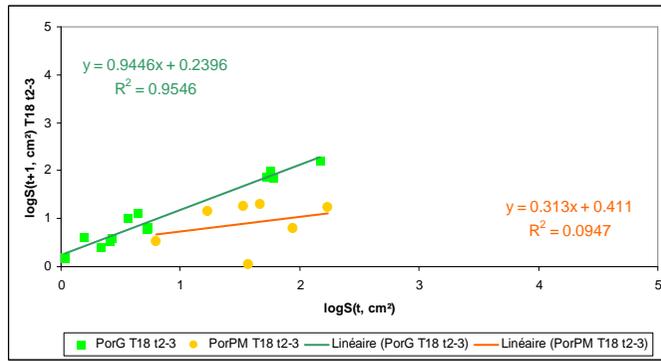
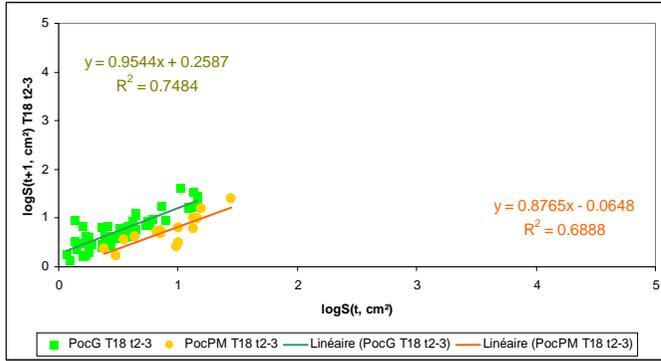
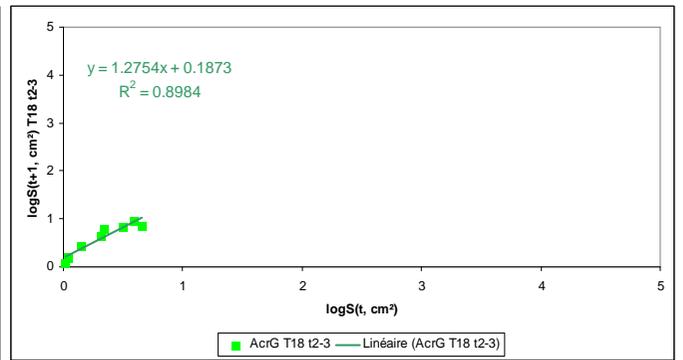
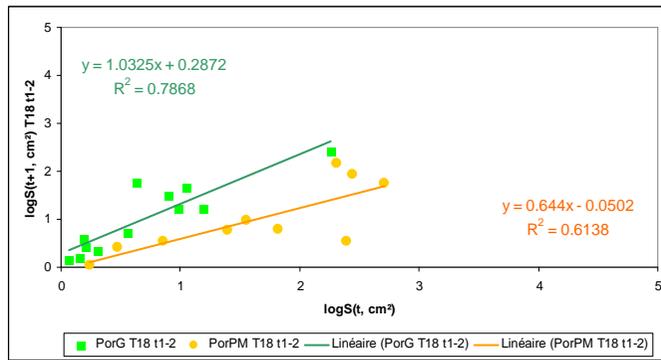
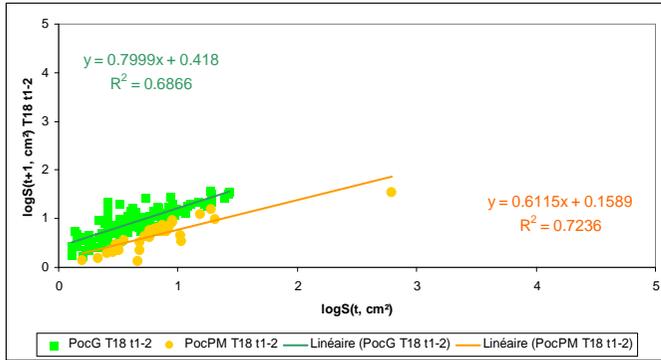
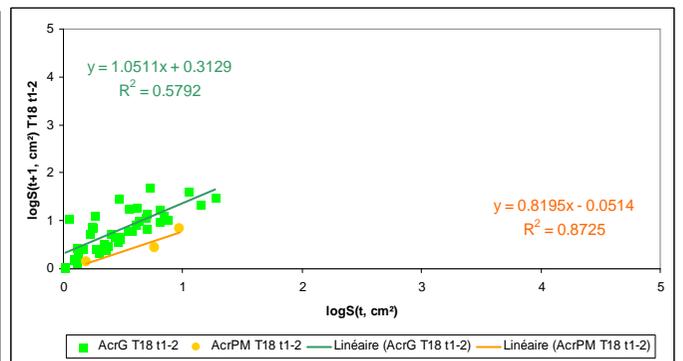
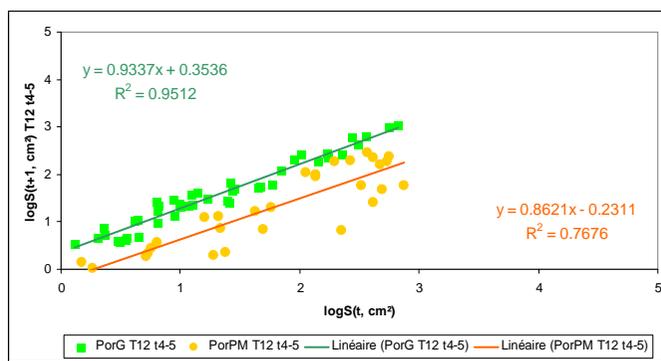
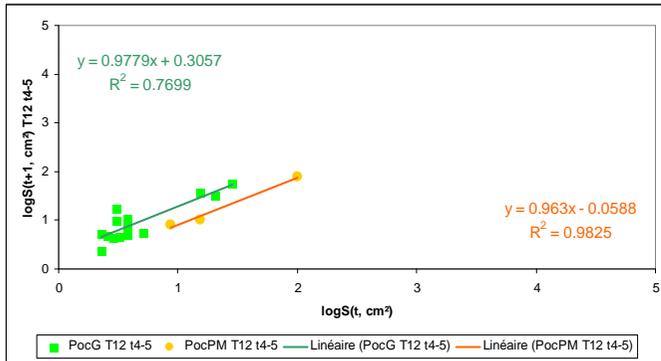
**Figure A12.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre l'ordonnée à l'origine des courbes de dynamique de transition (probabilité de croissance [vert], de mortalité partielle [orange] et de mortalité [rouge]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (Intercept TransDyn, axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitre II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (*CumMda.planci* density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, cf., **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m, ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

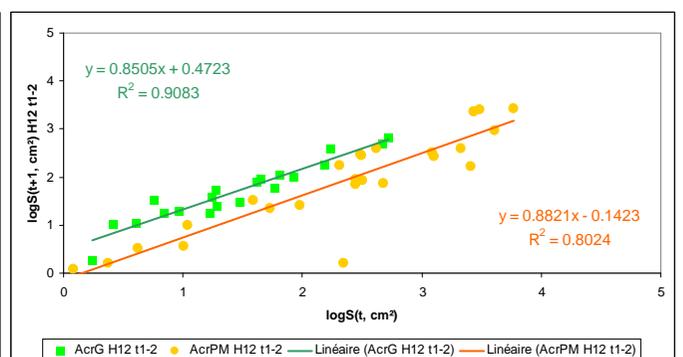
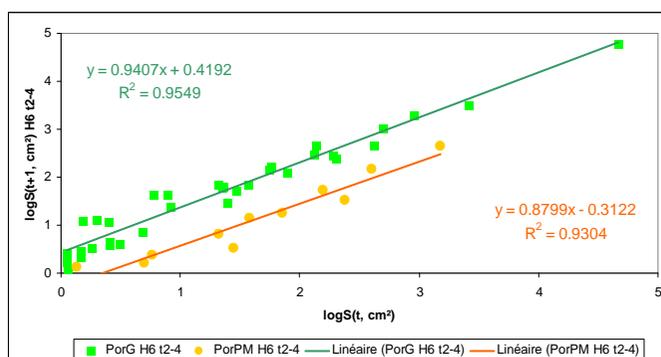
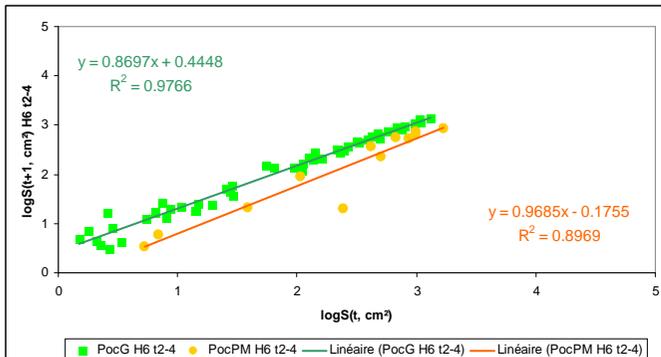
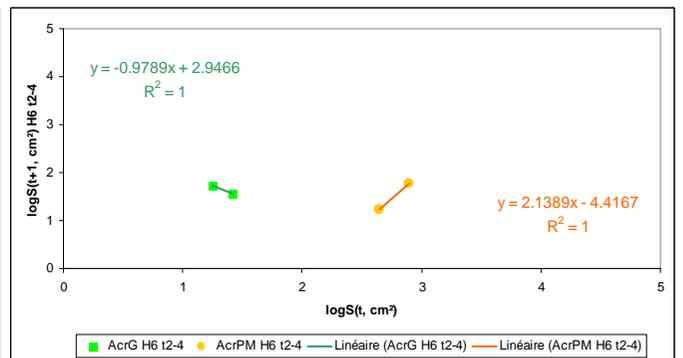
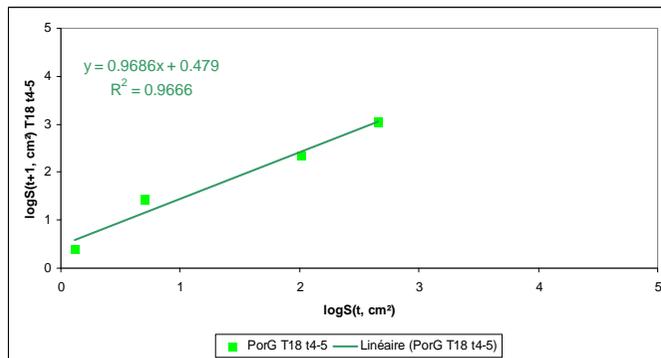
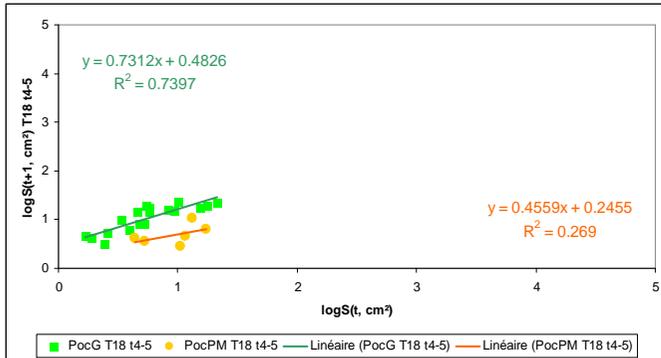
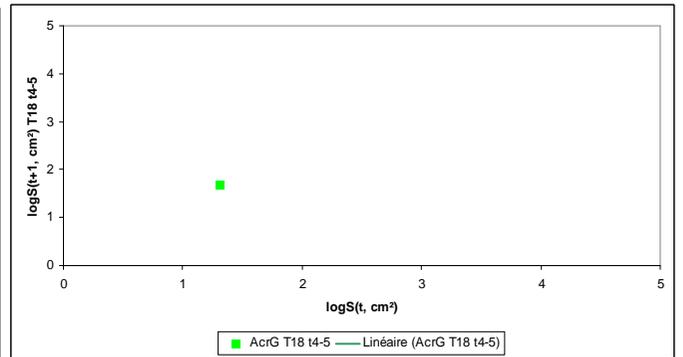
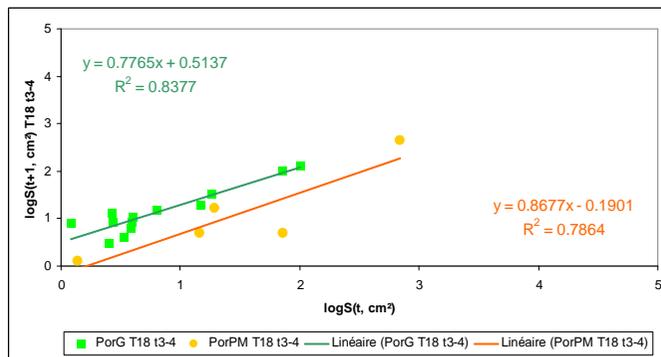
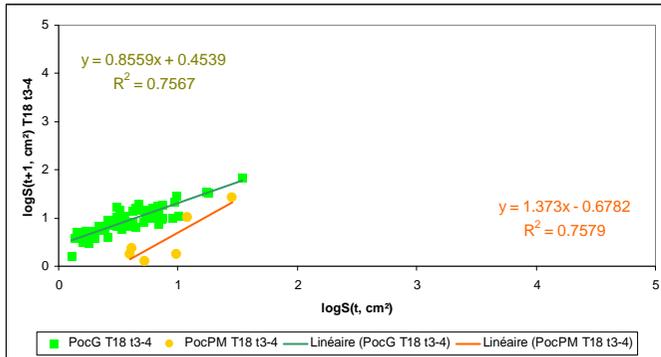


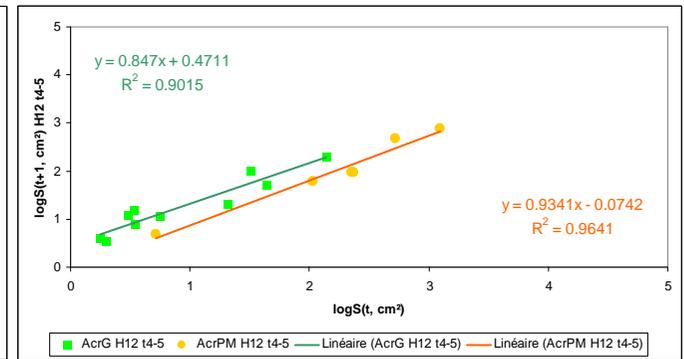
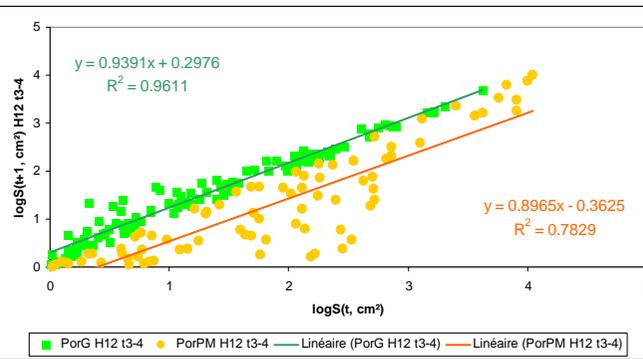
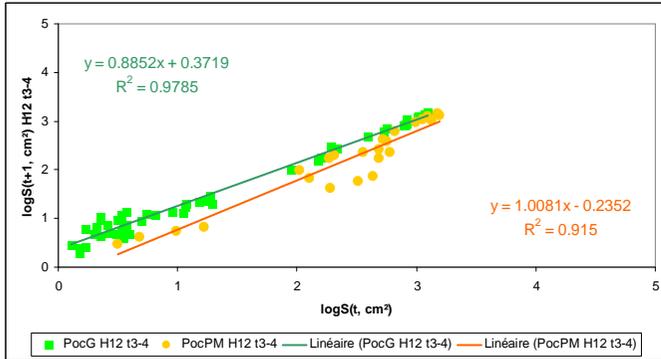
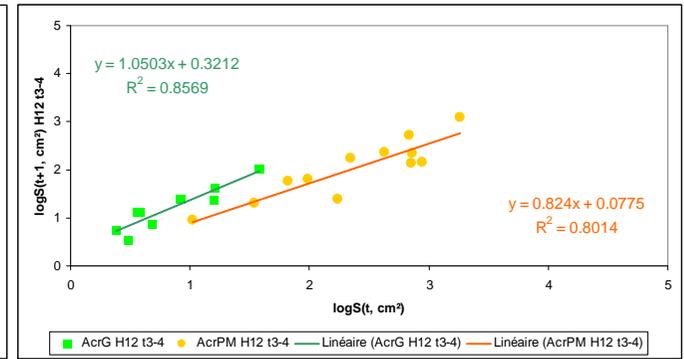
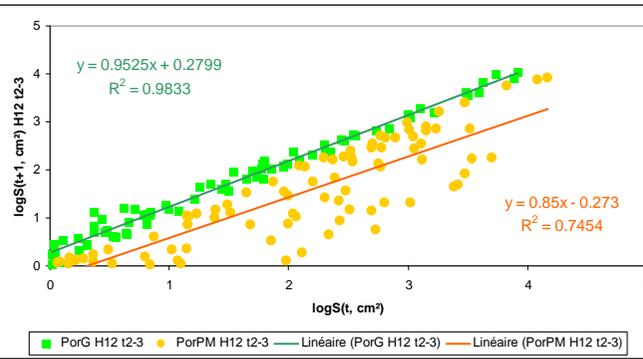
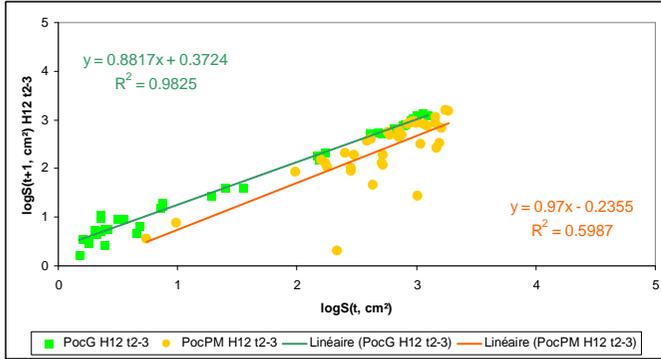
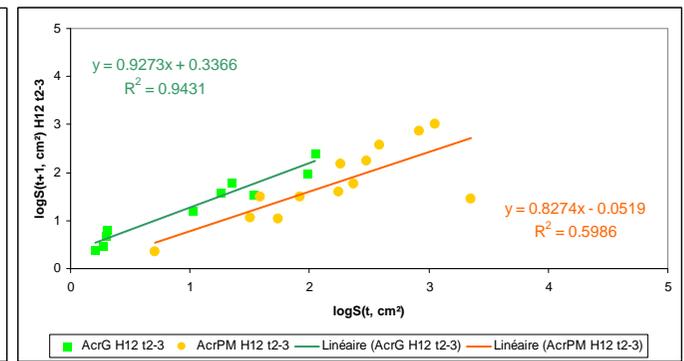
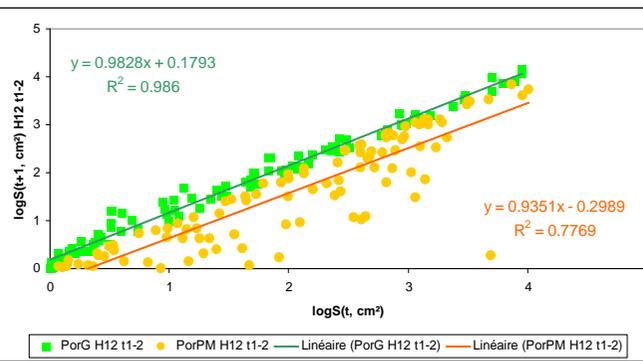
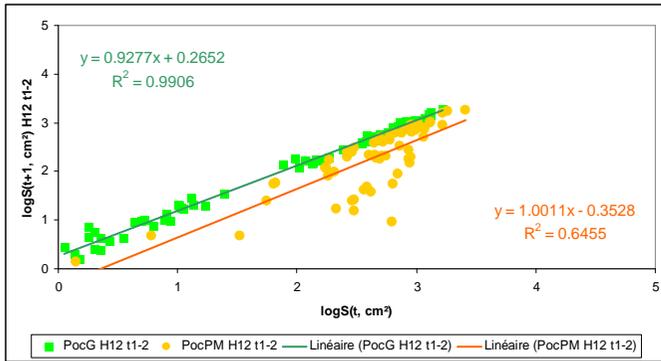


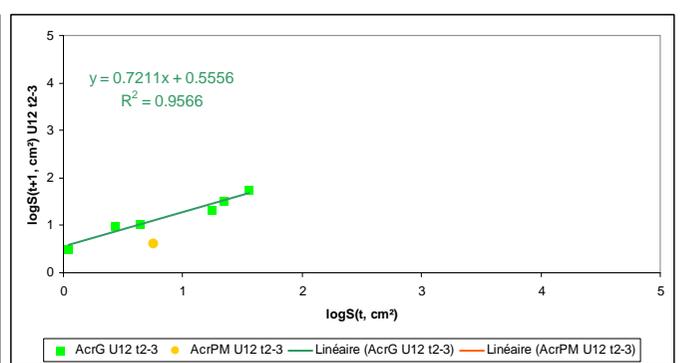
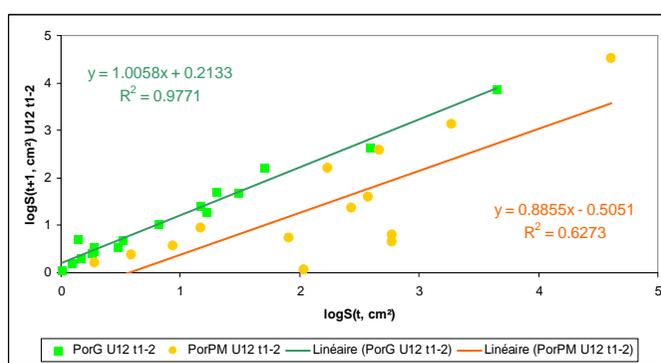
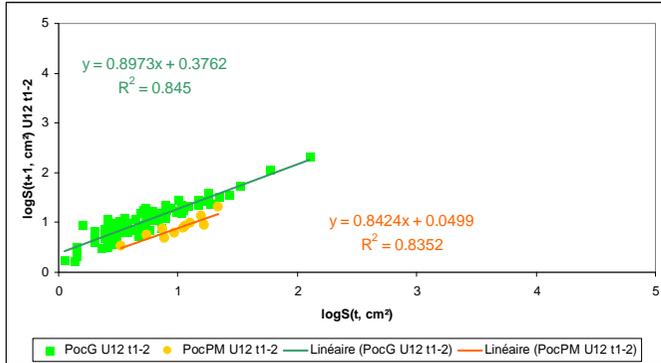
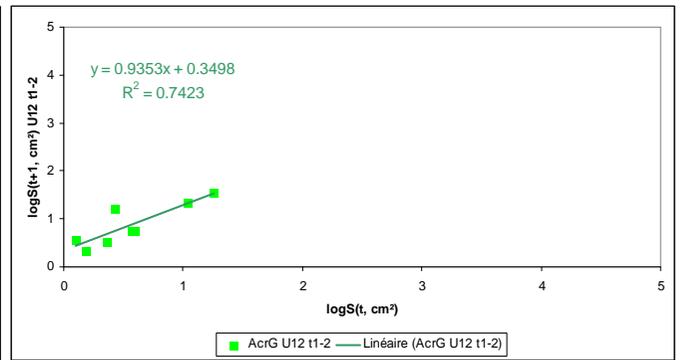
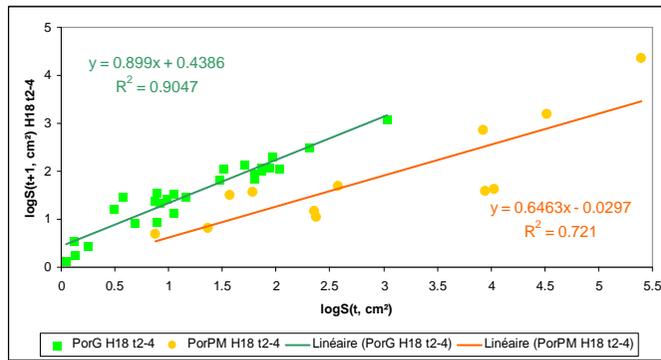
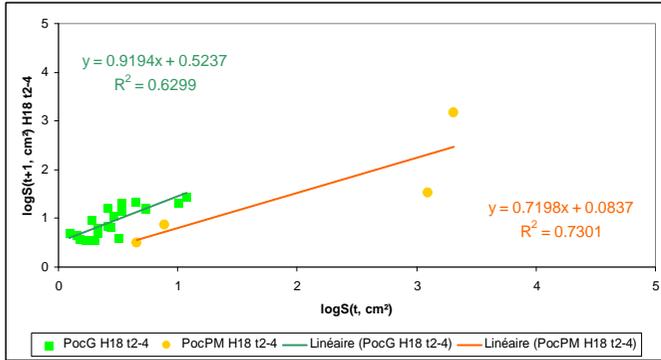
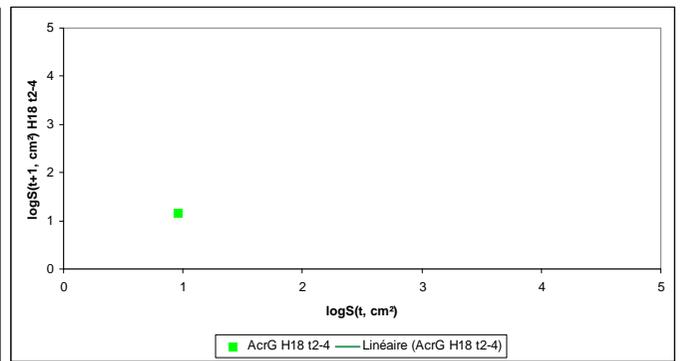
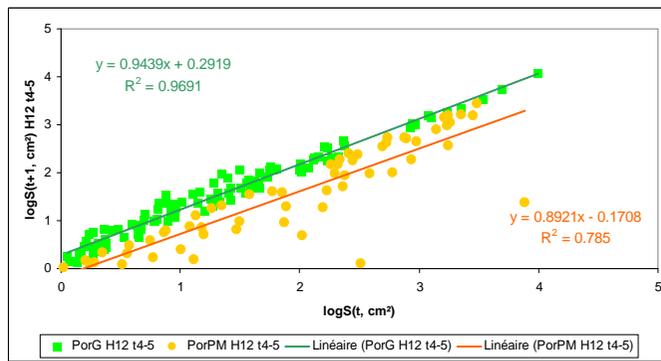
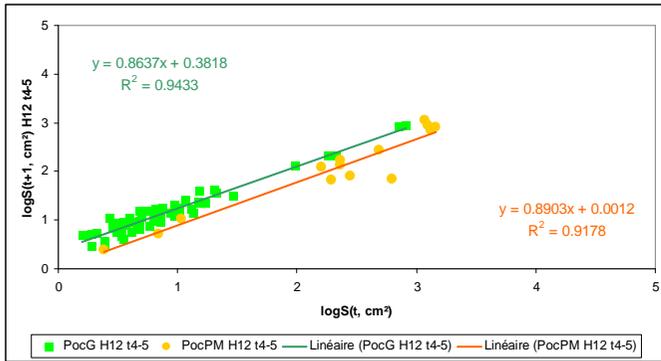


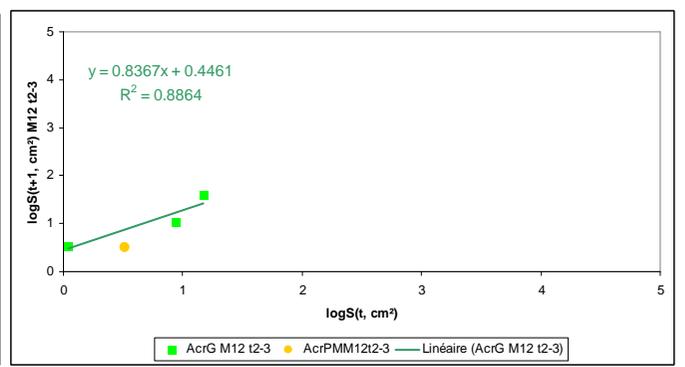
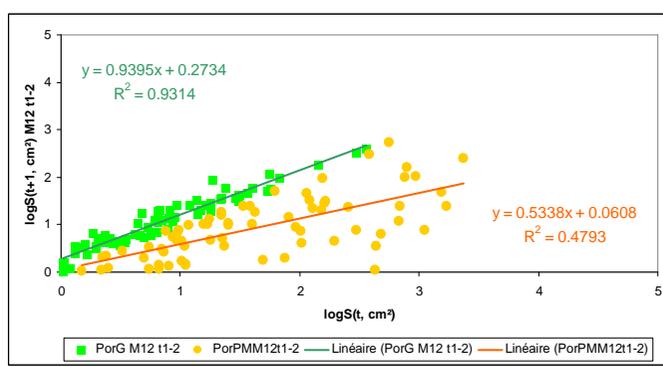
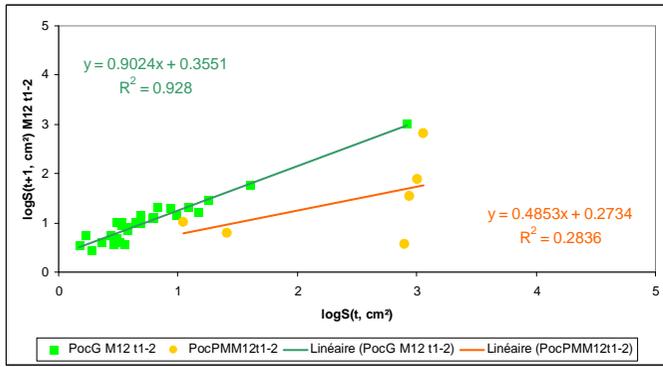
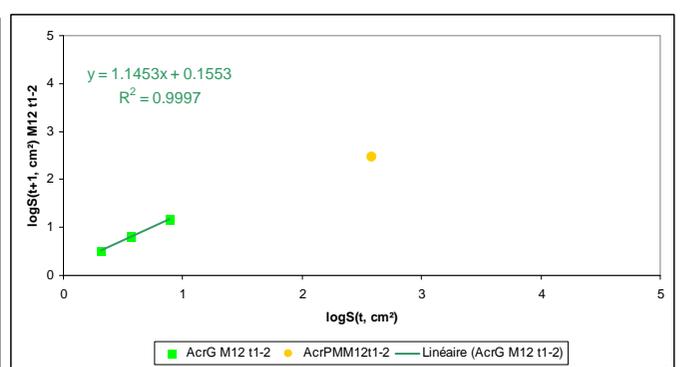
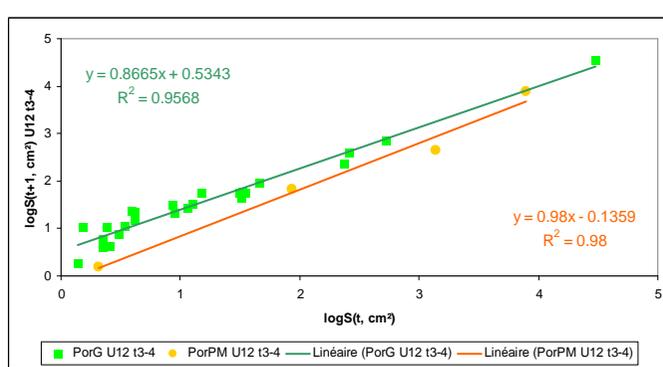
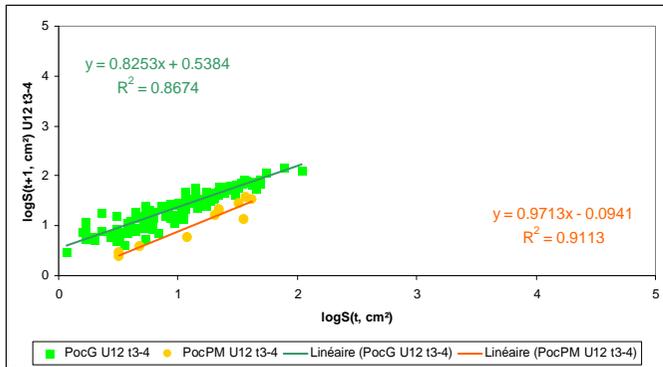
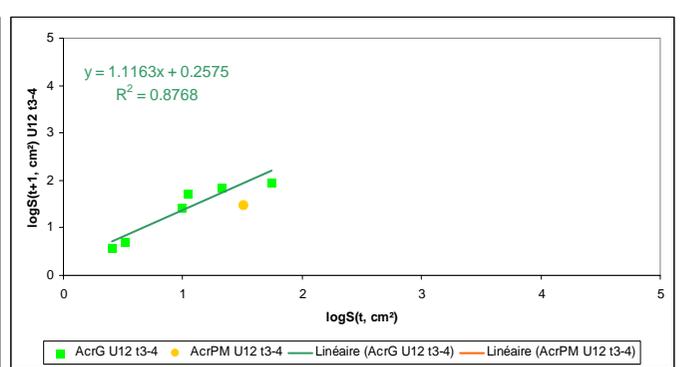
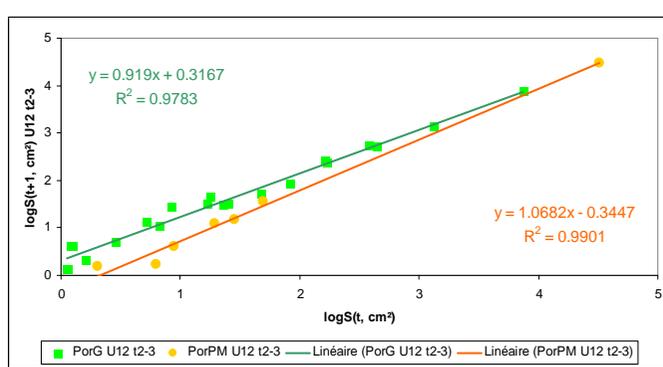
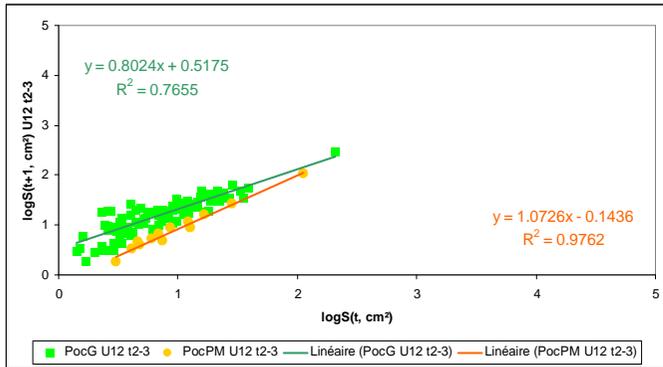


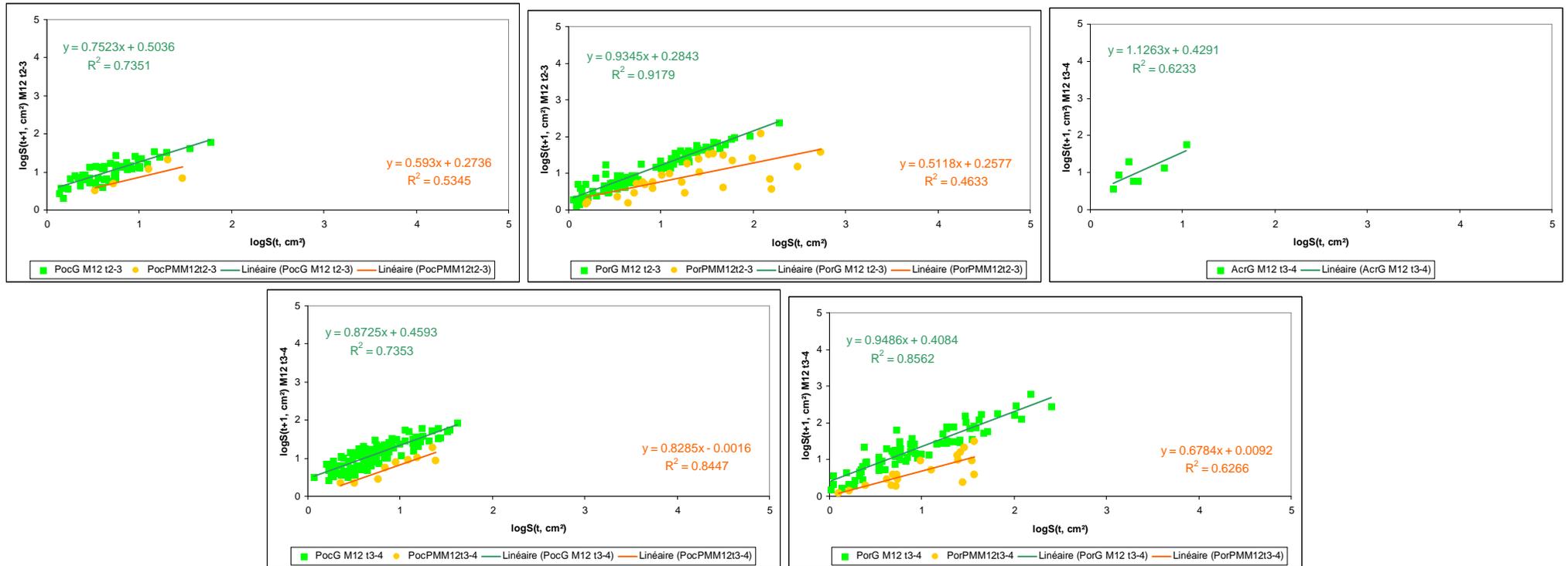




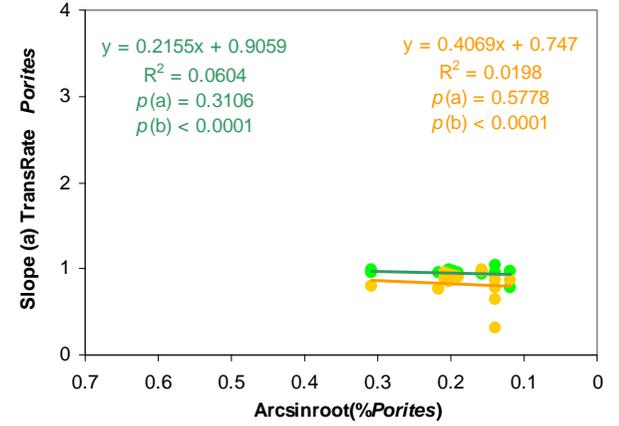
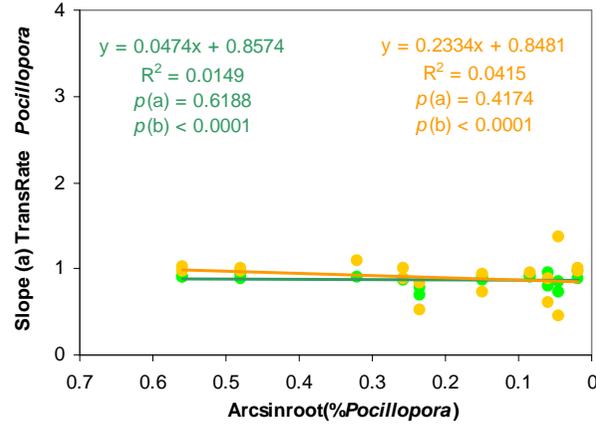
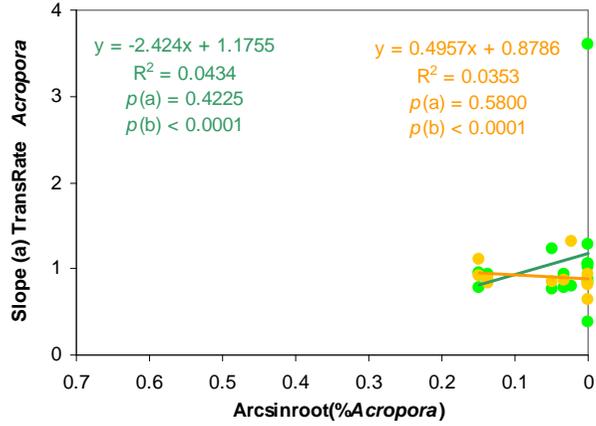
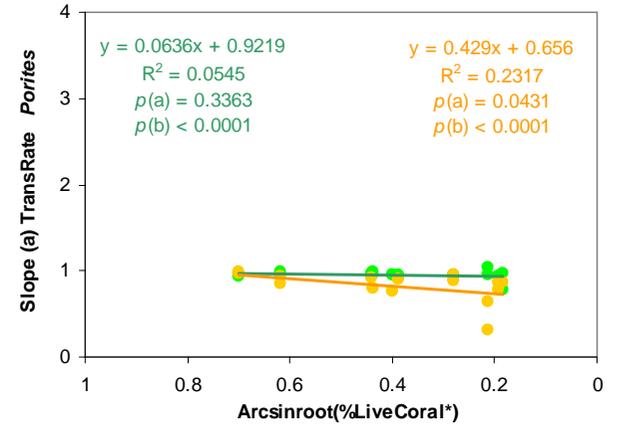
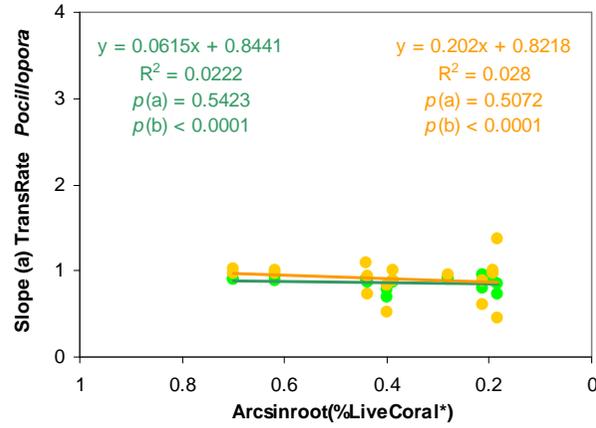
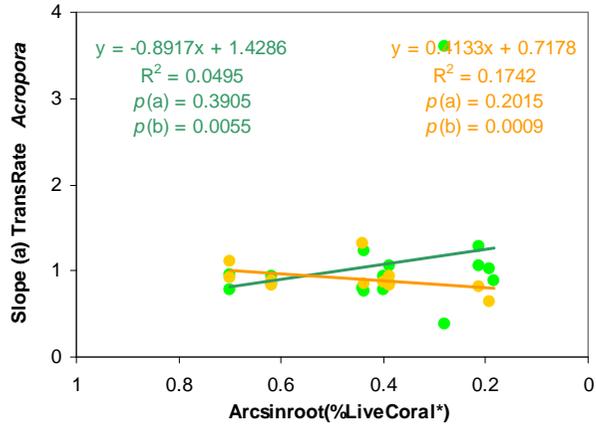
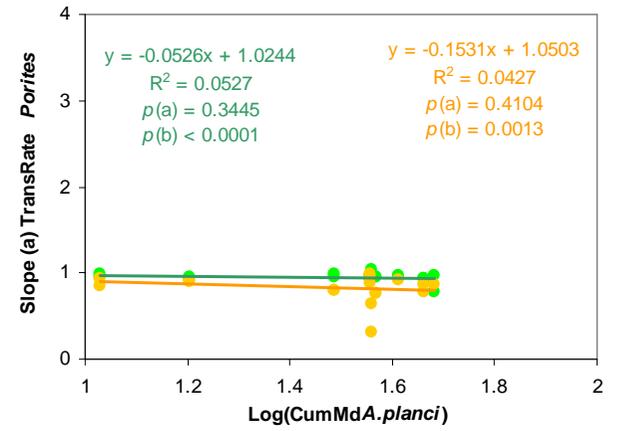
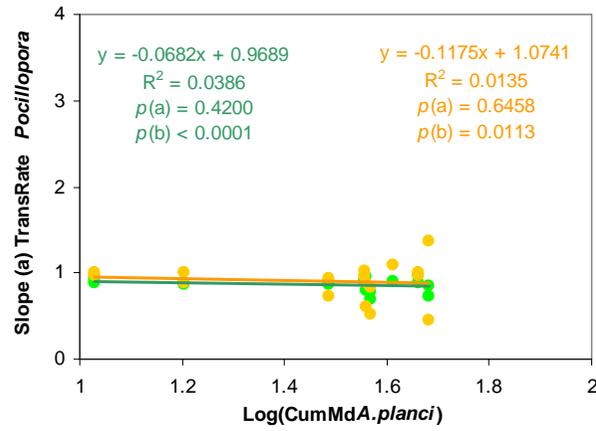
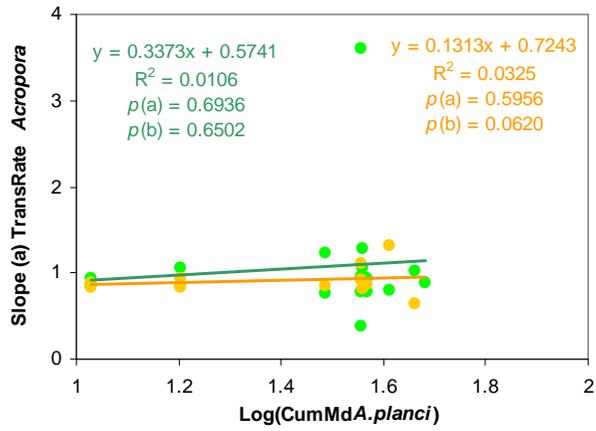


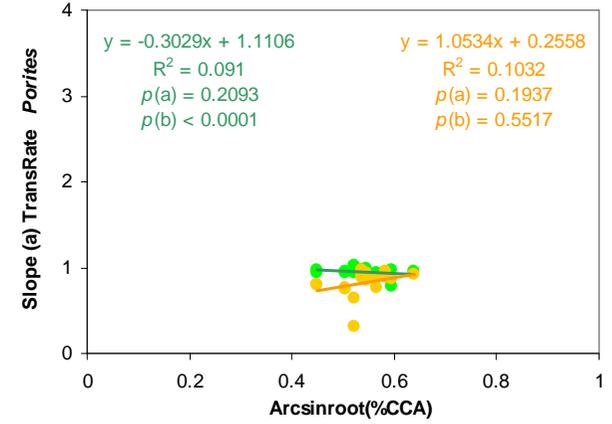
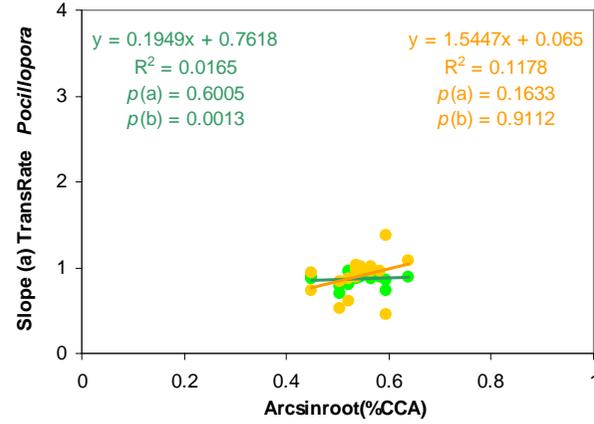
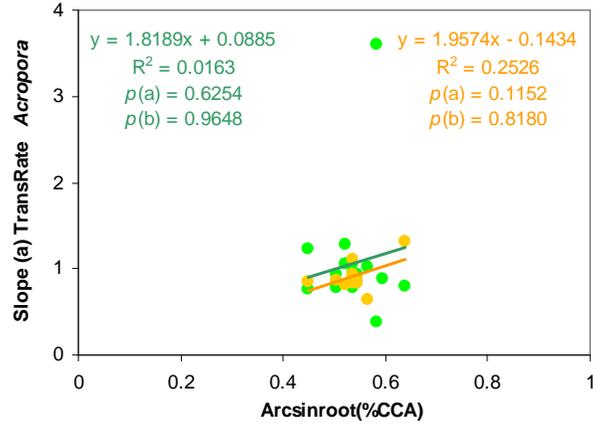
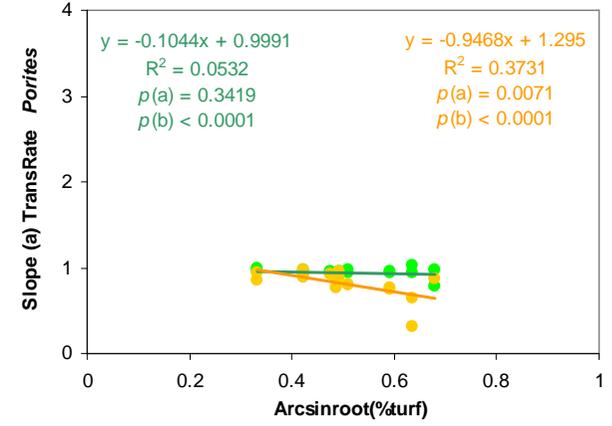
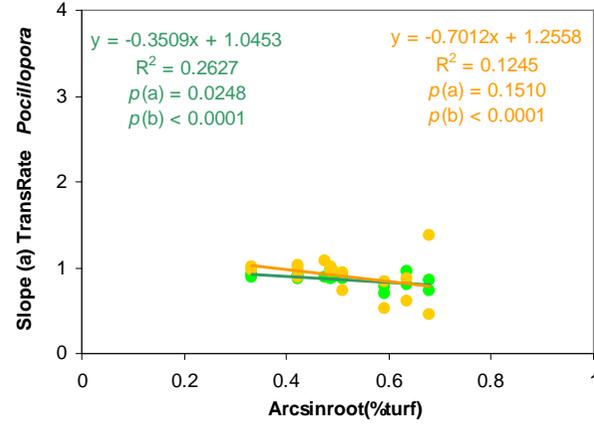
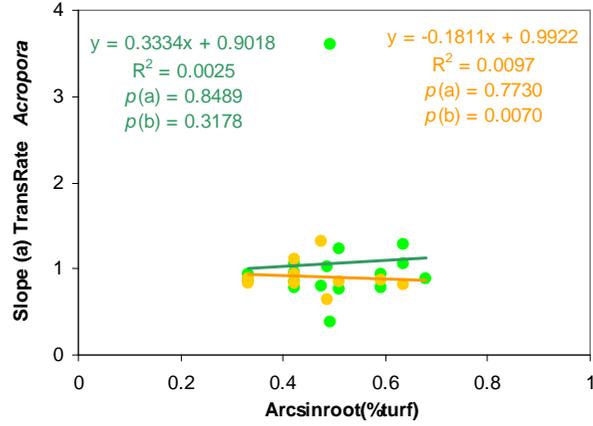
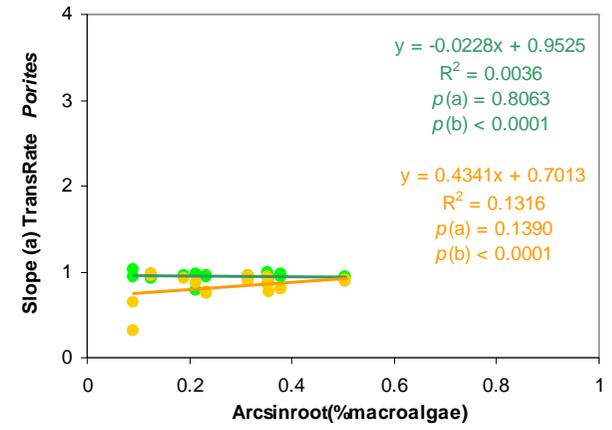
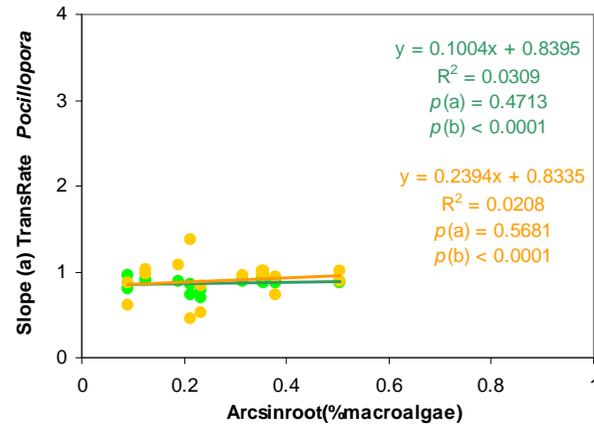
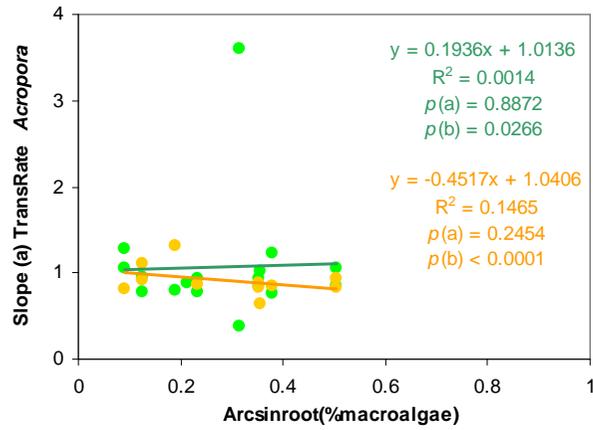


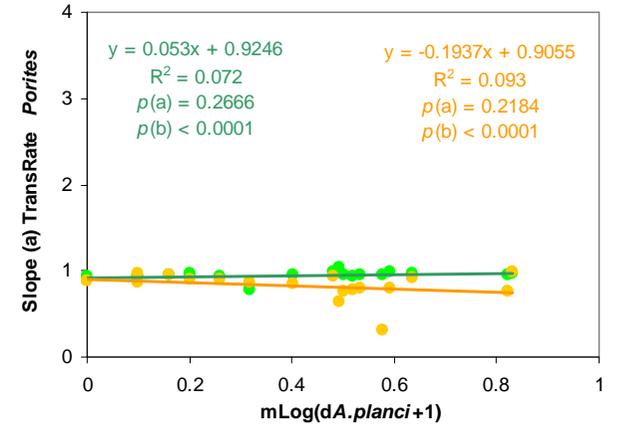
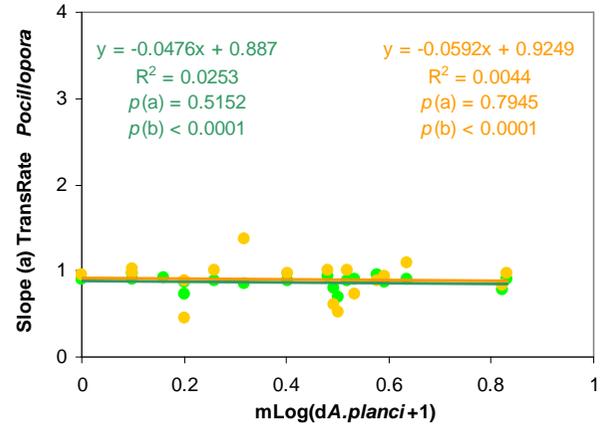
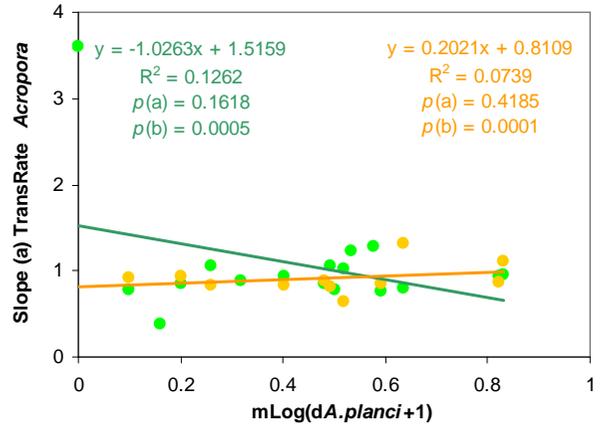
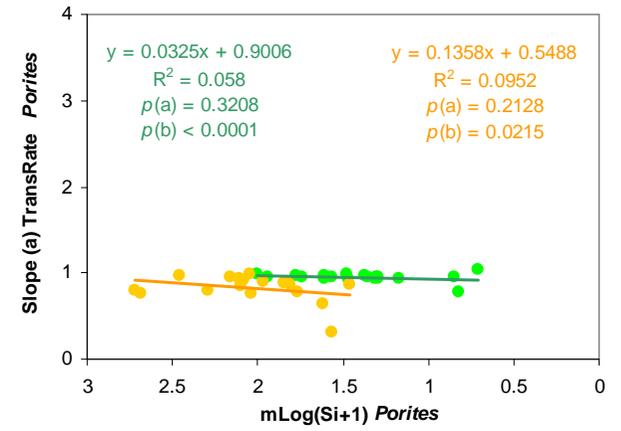
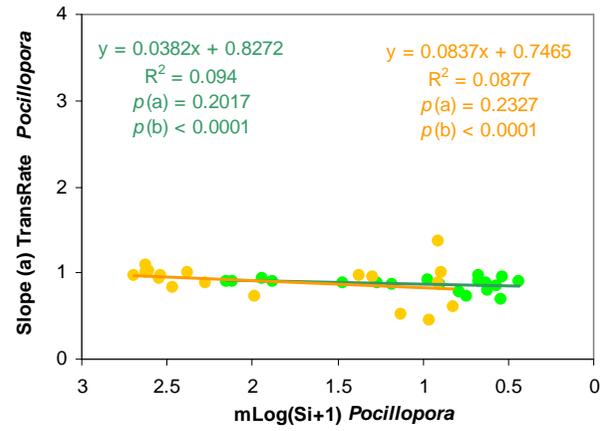
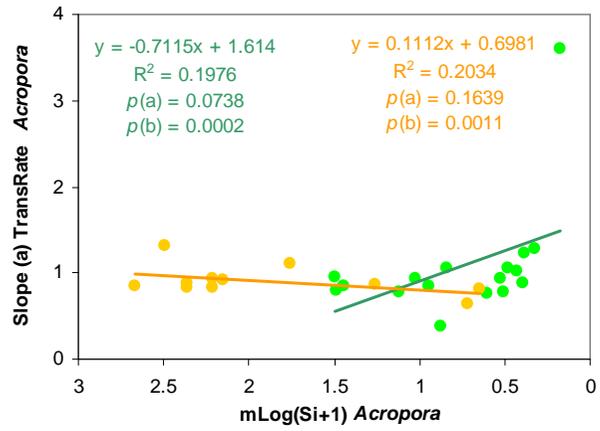


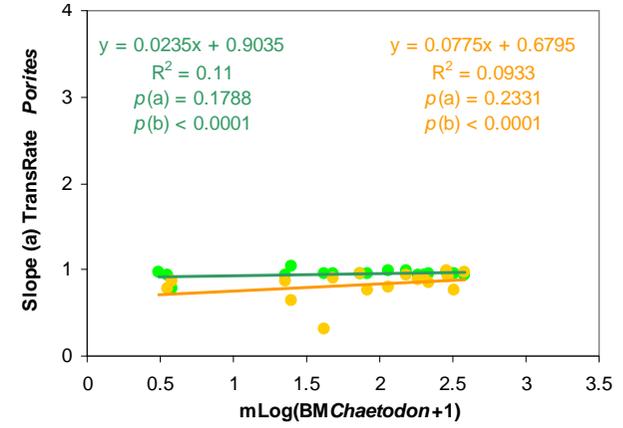
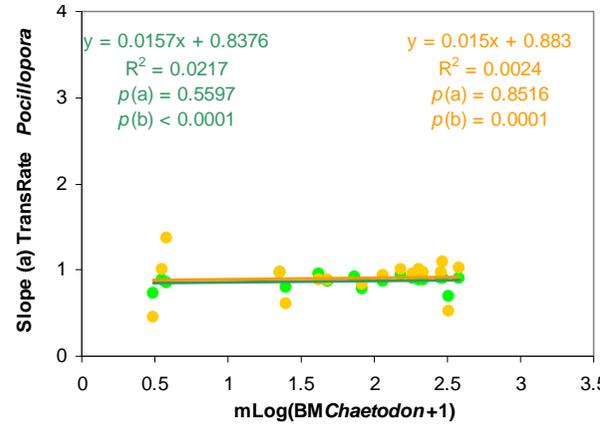
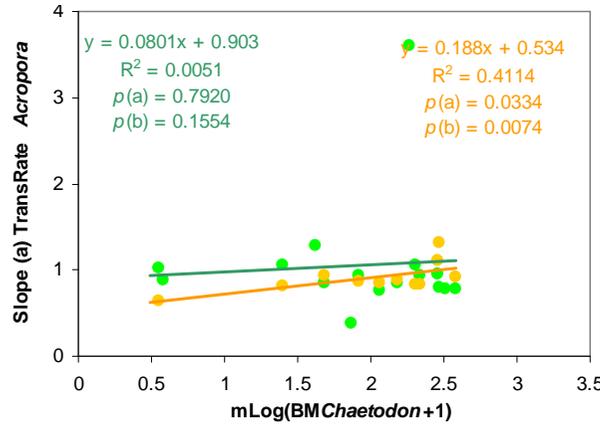
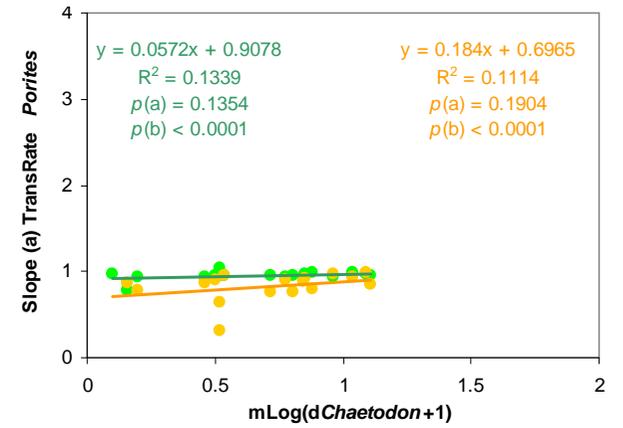
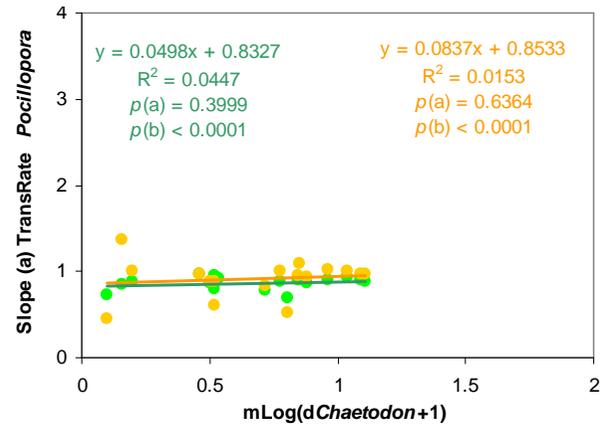
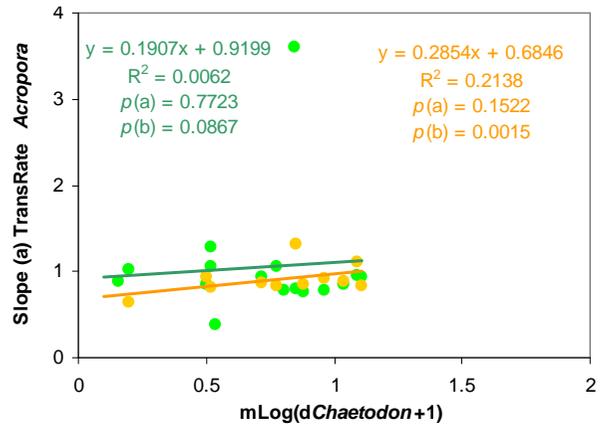


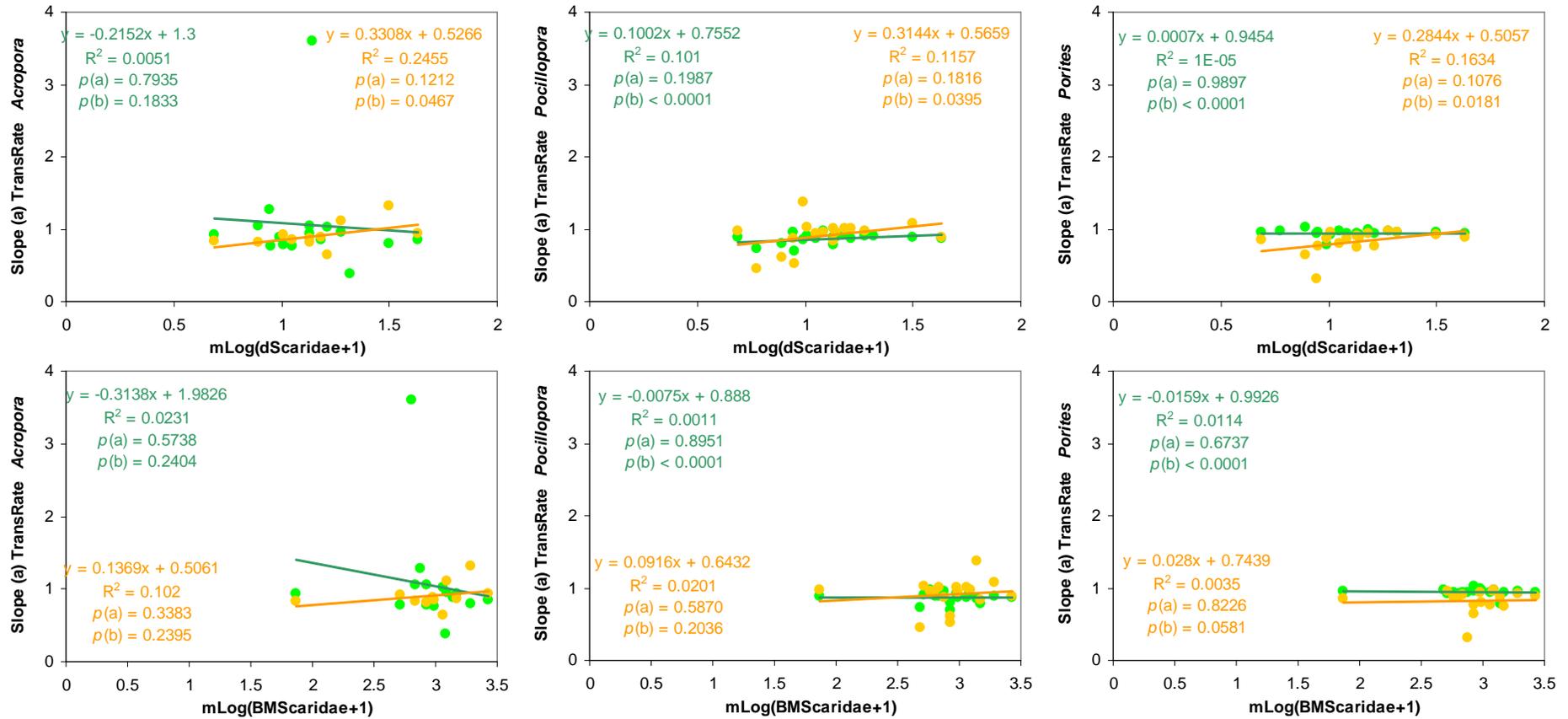
**Figure A13.** Graphiques de cinétique de transition illustrant la relation entre la taille initiale ( $S[t]$ , axe X,  $\log[x+1]$ ) et la taille finale ( $S[t+1]$ , axe Y,  $\log[y+1]$ ) pour la croissance (G, courbe verte) et la mortalité partielle (PM, courbe orange) des colonies au sein des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [V], Tiahura [T] et Haapiti [H]) et de Raiatea (Uturoa [U] et Miri Miri [M]). Les périodes d'échantillonnage sont numérotées en chiffres arabes,  $t1-2$  mars-septembre 2008,  $t2-3$  septembre 2008 - mars 2009,  $t3-4$  mars-septembre 2009,  $t4-5$  septembre 2009 - mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Chaque point sur les graphes correspond à une colonie observée sur les 2 échantillonnages successifs. Les statistiques descriptives de ces distributions sont résumées aux **Tableaux A5** et **A6**.



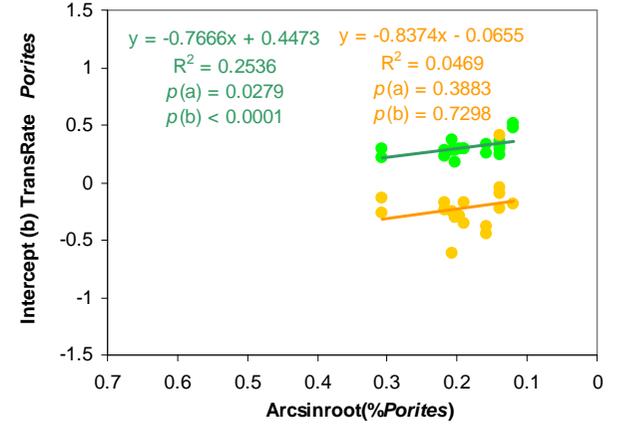
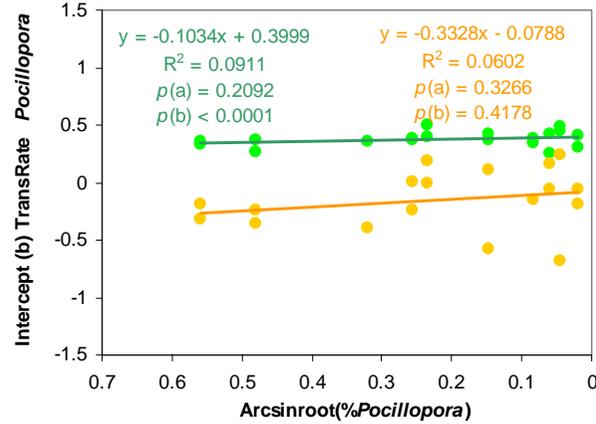
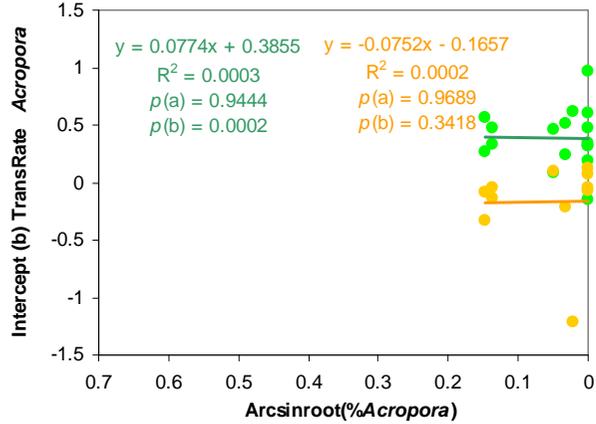
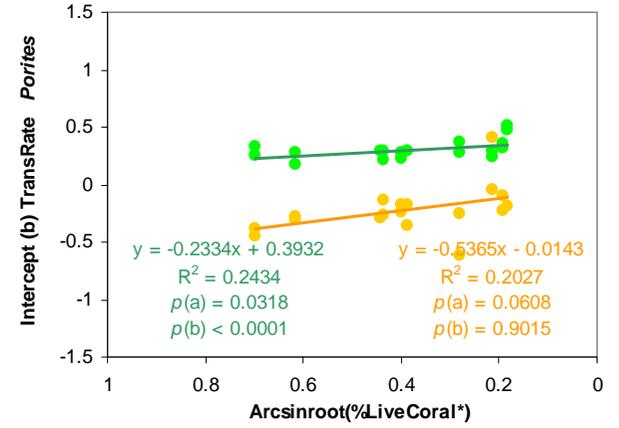
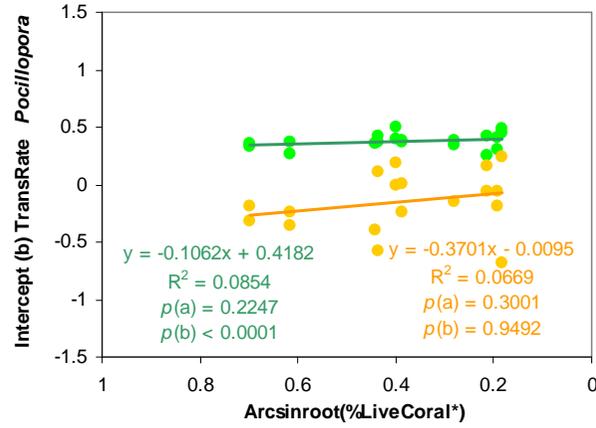
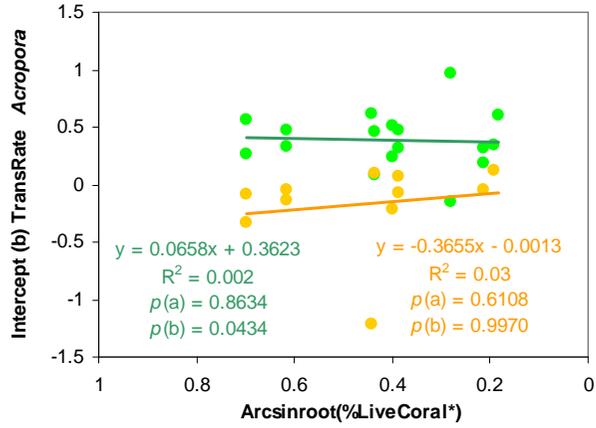
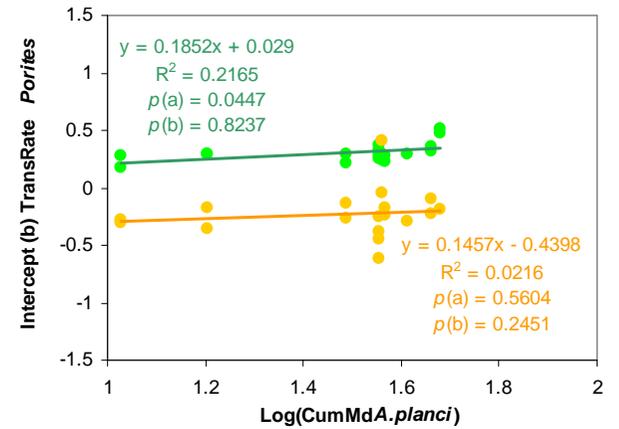
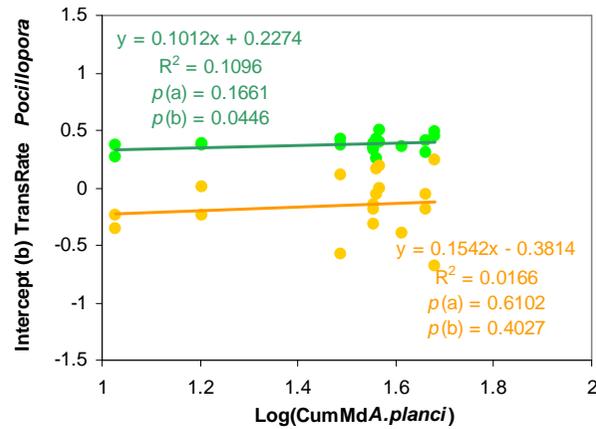
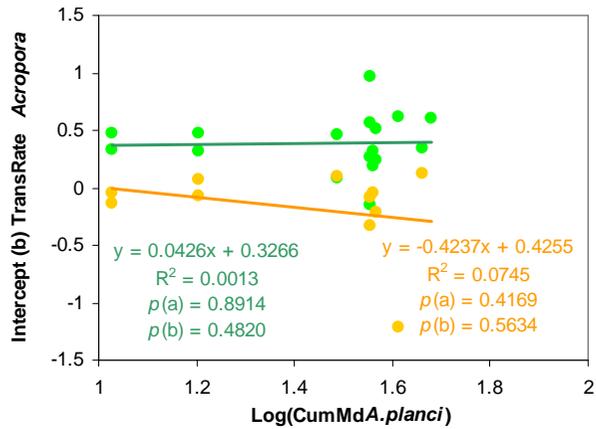


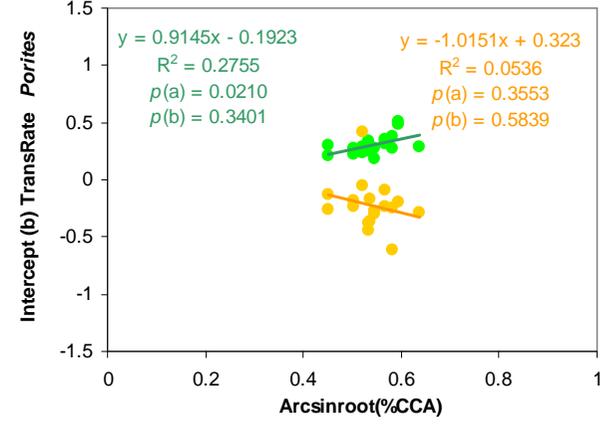
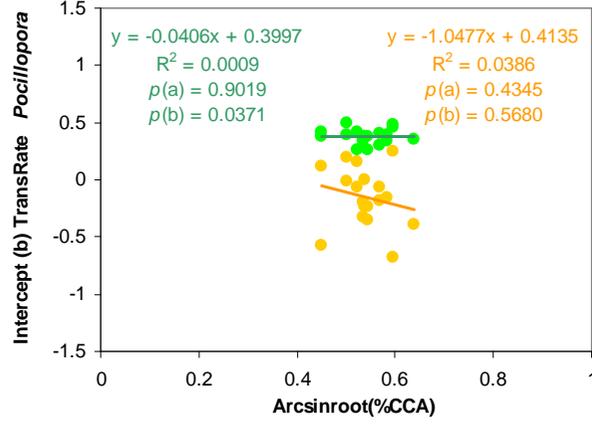
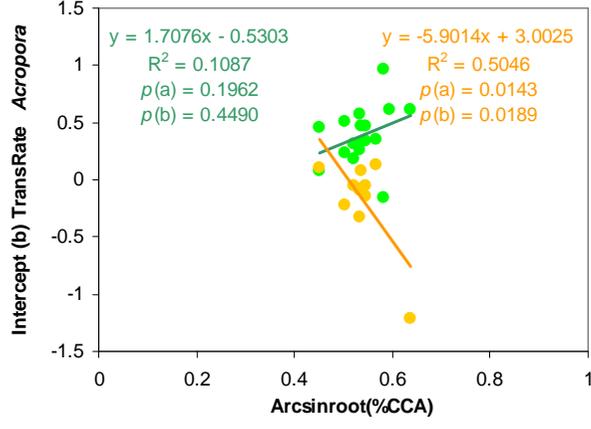
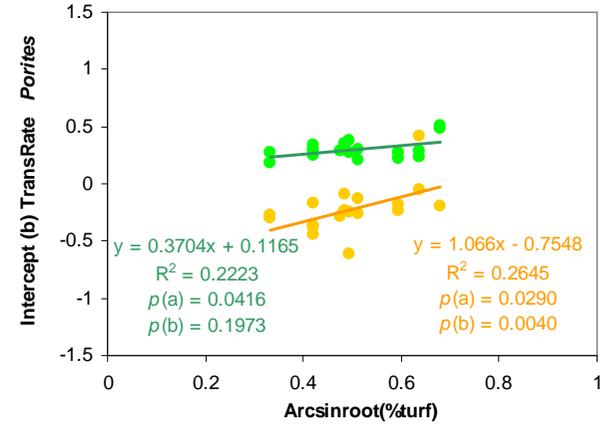
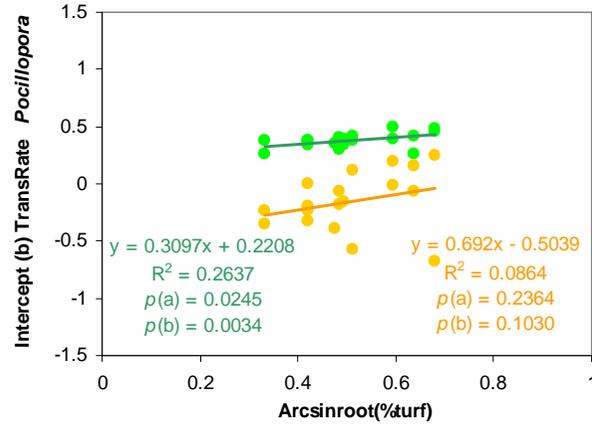
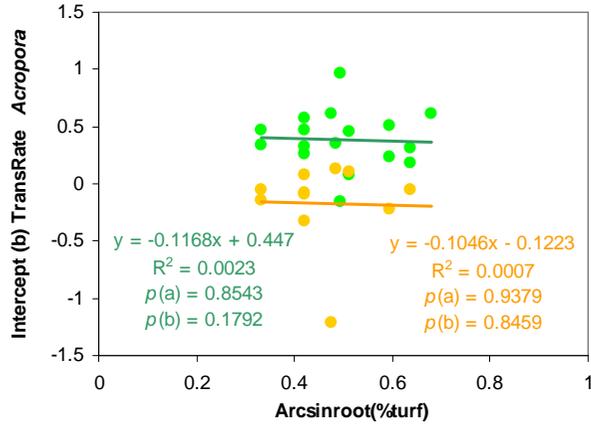
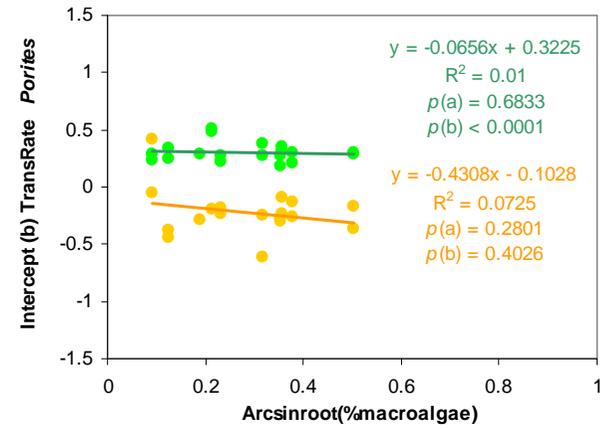
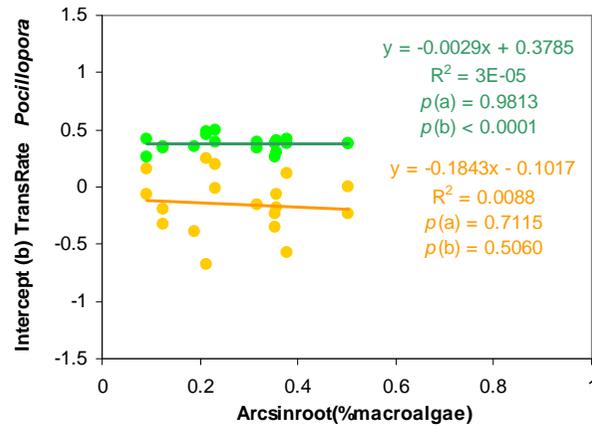
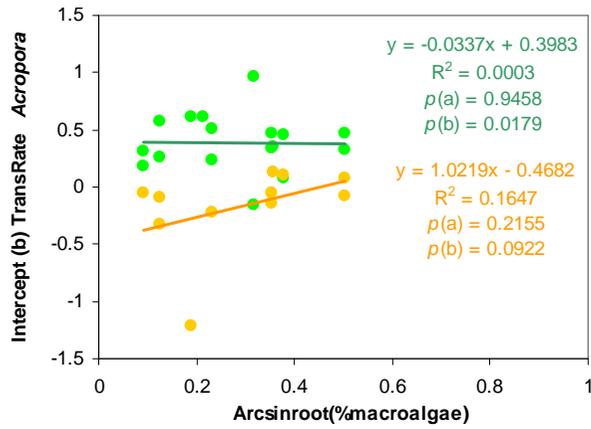


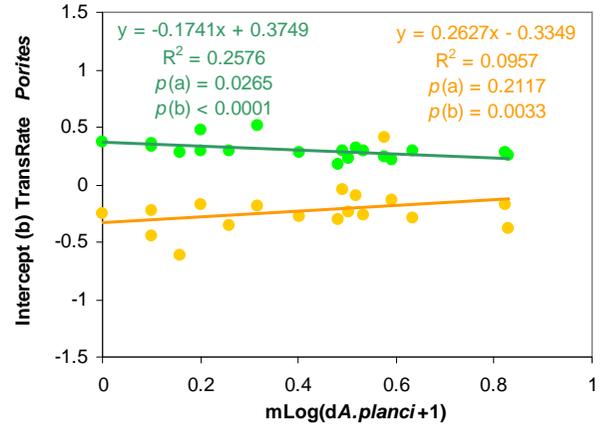
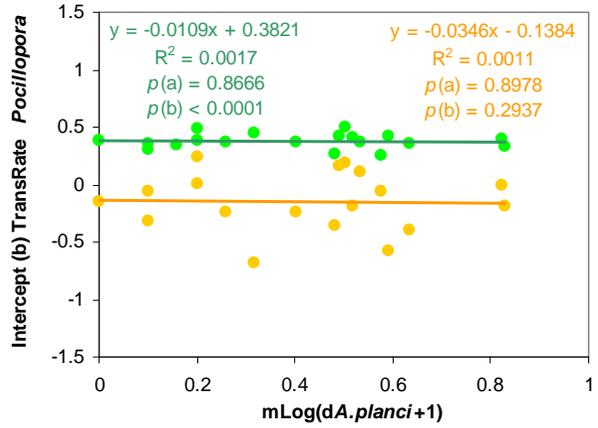
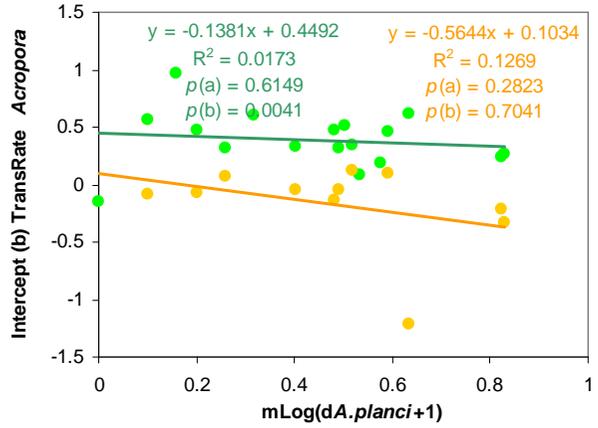
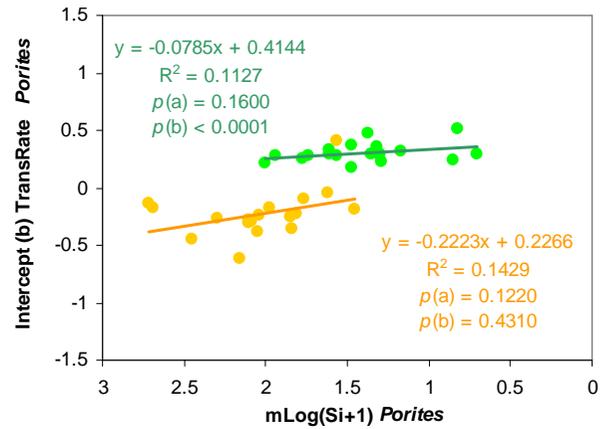
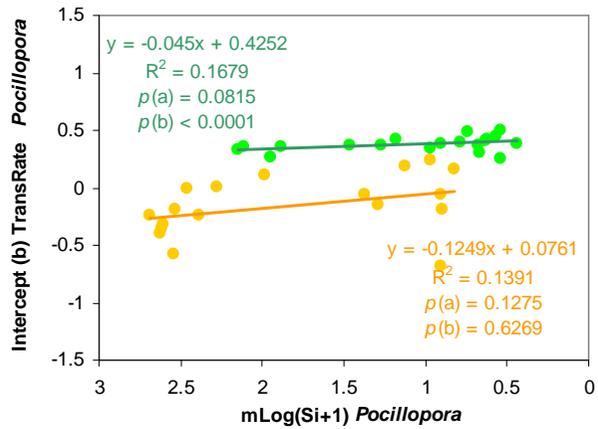
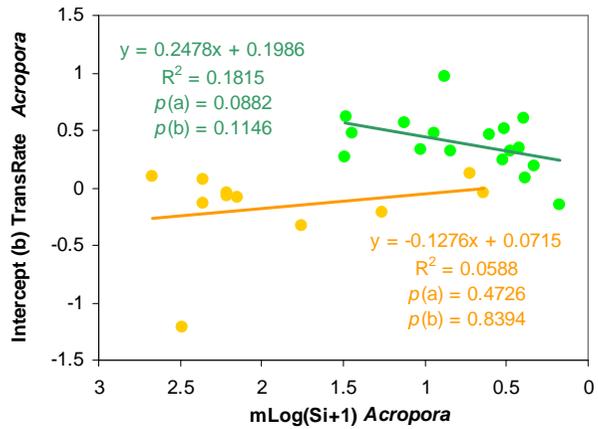


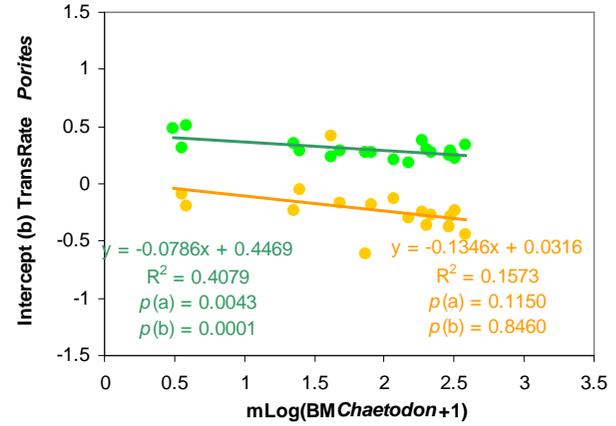
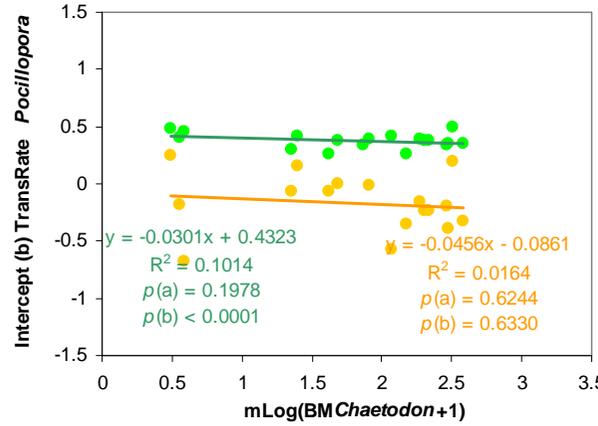
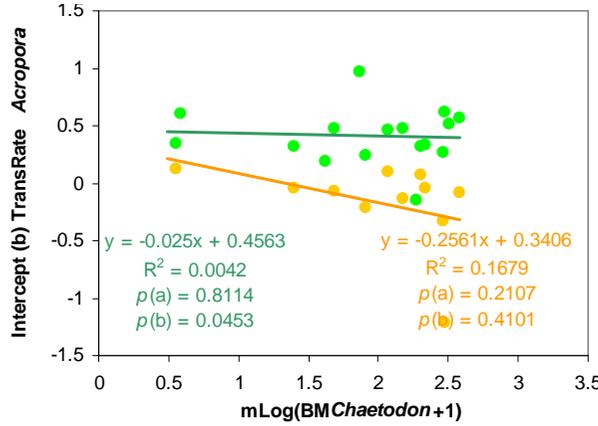
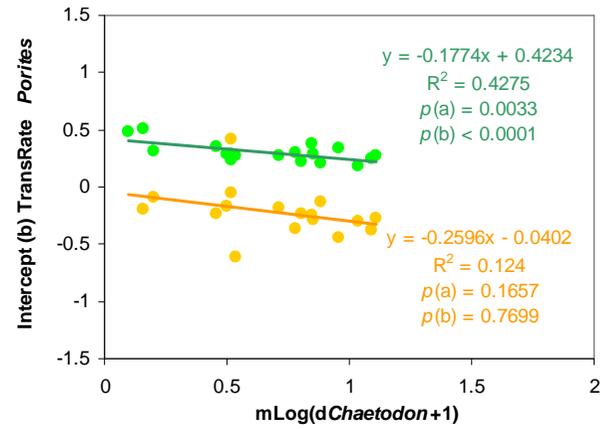
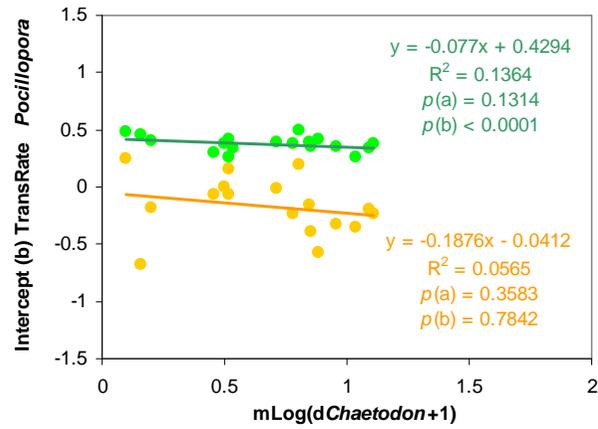
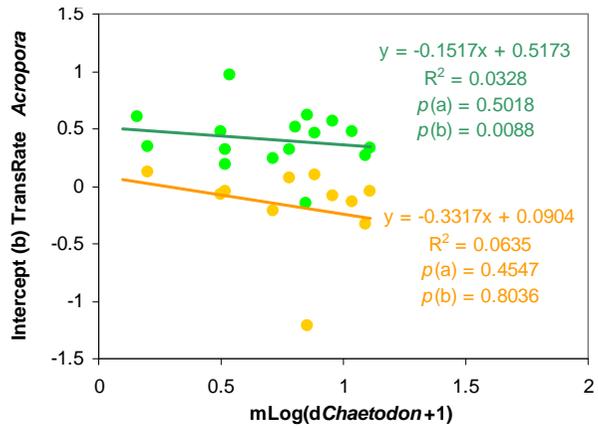


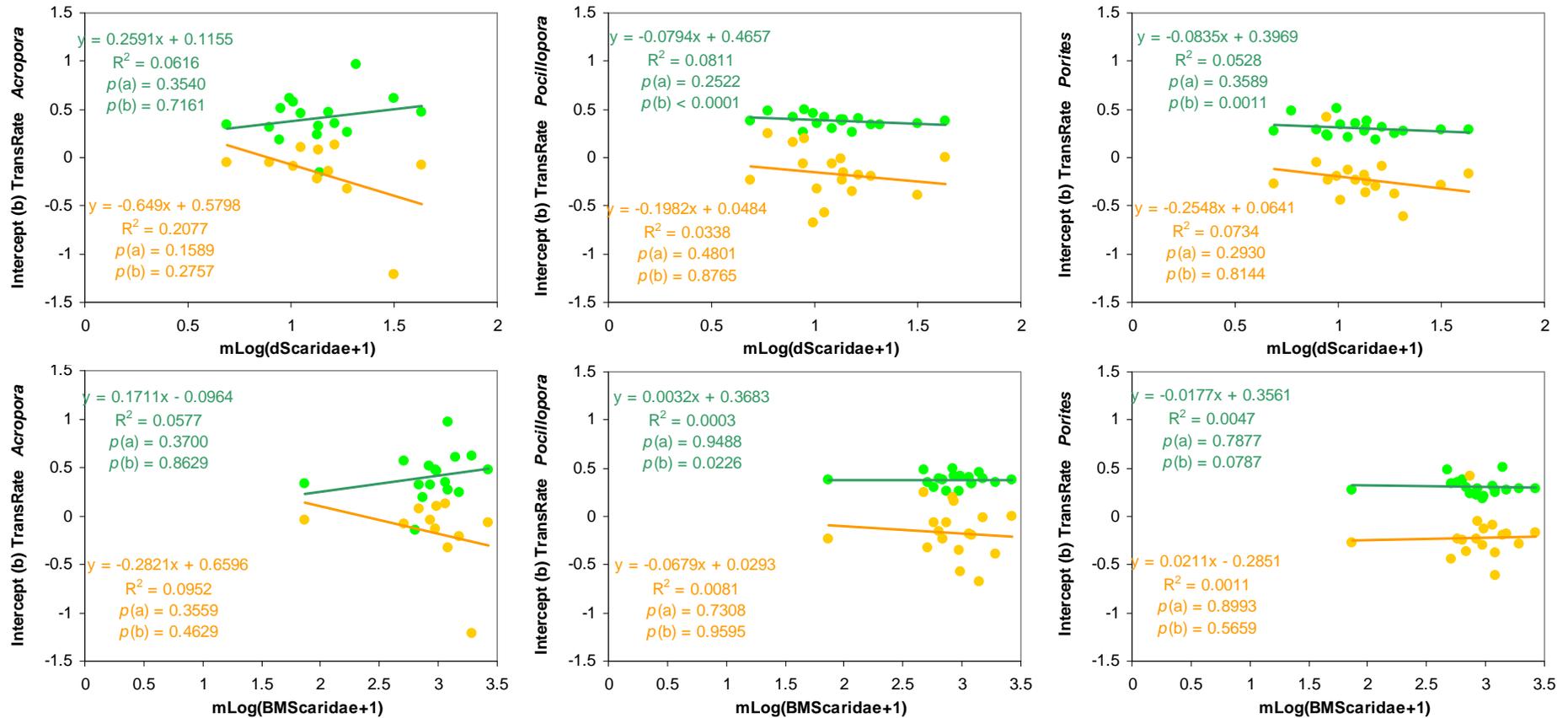
**Figure A14.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre le coefficient directeur des courbes de cinétique de transition (vitesse de croissance [vert] et de mortalité partielle [orange]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (Slope TransRate, axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitre II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (CumMdA.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMSScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, *cf.*, **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.











**Figure A15.** Graphiques illustrant pour l'ensemble des stations échantillonnées semestriellement sur l'île de Moorea, la corrélation entre l'ordonnée à l'origine des courbes de cinétique de transition (vitesse de croissance [vert] et de mortalité partielle [orange]) *versus* la taille des colonies pour chaque taxon (Intercept TransRate, axe Y) et différents facteurs intrin- et extrinsèques quantifiés dans les **Chapitre II** et **III** de ce manuscrit (axe X) : densité moyenne cumulée en *Acanthaster* depuis le début de la prolifération (CumMdA.planci density,  $\log[x+1]$ ), recouvrement en corail vivant (LiveCoral, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en genre respectif (moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en macro-algue (MacroAlgae, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en turf algal (Turf, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), en algue calcaire encroûtante (CCA, moyenne,  $\arcsin\sqrt{x}$ ), ainsi que taille moyenne des colonies au sein des populations respectives (*Si*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité en *Acanthaster* (*dA.planci*, moyenne,  $\log[x+1]$ ), densité et biomasse en *Chaetodon* corallivore (*dChaetodon* et *BMChaetodon* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ), et densité et biomasse en Scaridae (*dScaridae* et *BMSScaridae* respectivement, moyenne,  $\log[x+1]$ ). La formule des régressions linéaires, les coefficients de corrélation  $R^2$  et les significativités  $p$  ( $a$  coefficient directeur,  $b$  ordonnée à l'origine) sont indiqués sur les graphes. Chaque point sur les graphes ( $n = 19$ ) représente la valeur issue d'un échantillonnage semestriel (3 ou 4 périodes de suivi par station, *cf.*, **Tableau 14**) sur une station (Vaipahu 12 m, Tiahura 6 m, 12 m ou 18 m, ou Haapiti 12 m). Pour la couverture corallienne, l'axe X est illustré en sens inverse de façon à représenter la dynamique de déclin telle qu'observée au cours de cette étude.

## **VII.2. Annexe des tableaux**

**Tableau A1.** Statistiques descriptives de la structure de taille (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) des stations de l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti], Haapiti [Ha]) et de Raiatea (Uturoa [Ut], Miri Miri [Mi]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). Prof profondeur en m,  $n$  nombre de colonies,  $IS$   $\log(x+1)$  de la surface  $S$ ,  $ISmin$  et  $ISmax$  valeurs minimale et maximale,  $ISmoy$  moyenne,  $SD$  déviation standard,  $SE$  erreur standard,  $CV$  coefficient de variation,  $Asym$  asymétrie,  $Appl$  aplatissement,  $IStotal$  somme de la surface des colonies échantillonnées.

Site	Prof	Date	Taxa	$n$	$ISmin$	$ISmax$	$ISmoy$	$SD$	$SE$	$CV$	$Asym$	$Appl$	$IStotal$
Va	6	II	Acr	48	0.22	3.27	1.84	0.94	0.14	0.51	-0.22	1.69	88.22
Va	6	IV	Acr	8	0.78	3.33	2.23	0.78	0.28	0.35	-0.49	2.64	17.83
Va	12	I	Acr	43	0.02	3.10	1.06	0.79	0.12	0.74	1.02	3.32	45.79
Va	12	II	Acr	24	0.05	2.79	0.82	0.70	0.14	0.86	1.46	4.47	19.69
Va	12	III	Acr	13	0.02	1.13	0.39	0.36	0.10	0.94	1.08	2.63	5.02
Va	12	IV	Acr	15	0.13	1.19	0.76	0.35	0.09	0.46	-0.45	2.08	11.36
Va	12	V	Acr	4	0.57	1.42	0.94	0.43	0.22	0.46	0.15	1.20	3.74
Va	18	II	Acr	41	0.13	2.24	0.72	0.46	0.07	0.63	1.05	4.36	29.71
Va	18	IV	Acr	24	0.22	1.69	0.72	0.31	0.06	0.43	1.32	5.47	17.21
Ti	6	I	Acr	48	0.11	3.43	1.20	0.78	0.11	0.65	0.70	3.37	57.69
Ti	6	II	Acr	44	0.07	3.53	1.14	0.88	0.13	0.77	0.81	2.94	50.30
Ti	6	III	Acr	39	0.21	3.67	1.46	0.90	0.14	0.61	0.65	2.61	56.91
Ti	6	IV	Acr	36	0.04	3.37	1.65	0.86	0.14	0.52	0.04	2.26	59.40
Ti	6	V	Acr	31	0.02	2.72	1.14	0.82	0.15	0.72	0.39	1.96	35.19
Ti	12	I	Acr	38	0.11	2.87	0.70	0.49	0.08	0.70	2.31	11.50	26.41
Ti	12	II	Acr	39	0.12	2.37	0.60	0.44	0.07	0.73	1.95	8.32	23.28
Ti	12	III	Acr	36	0.02	1.46	0.60	0.34	0.06	0.57	0.48	2.75	21.46
Ti	12	IV	Acr	19	0.15	1.29	0.70	0.35	0.08	0.51	0.18	1.89	13.21
Ti	12	V	Acr	4	0.22	1.49	0.72	0.56	0.28	0.77	0.63	1.90	2.90
Ti	18	I	Acr	115	0.01	1.51	0.53	0.33	0.03	0.62	0.64	3.06	61.14
Ti	18	II	Acr	115	0.01	1.70	0.58	0.38	0.04	0.66	0.65	3.04	66.45
Ti	18	III	Acr	43	0.05	0.96	0.38	0.26	0.04	0.69	0.79	2.55	16.36
Ti	18	IV	Acr	40	0.03	1.45	0.65	0.40	0.06	0.62	0.42	2.20	25.91
Ti	18	V	Acr	6	0.29	1.70	0.75	0.51	0.21	0.68	1.22	3.14	4.49
Ha	6	II	Acr	20	0.08	2.89	1.41	0.77	0.17	0.54	0.45	2.46	28.22
Ha	6	IV	Acr	9	0.80	1.77	1.36	0.33	0.11	0.24	-0.30	1.97	12.20
Ha	12	I	Acr	121	0.00	3.77	1.55	0.88	0.08	0.57	0.57	2.77	187.26
Ha	12	II	Acr	87	0.02	3.42	1.55	0.93	0.10	0.60	0.16	2.13	134.59
Ha	12	III	Acr	65	0.01	3.57	1.50	0.93	0.11	0.62	0.60	2.30	97.35
Ha	12	IV	Acr	42	0.24	3.09	1.22	0.77	0.12	0.63	0.66	2.45	51.37
Ha	12	V	Acr	46	0.06	3.01	1.19	0.82	0.12	0.69	0.57	2.36	54.59
Ha	18	II	Acr	32	0.11	1.74	0.59	0.45	0.08	0.76	1.02	3.20	19.02
Ha	18	IV	Acr	18	0.13	1.25	0.63	0.32	0.08	0.51	0.41	2.28	11.31
Ut	12	I	Acr	27	0.09	1.51	0.48	0.36	0.07	0.75	1.30	4.29	12.88
Ut	12	II	Acr	15	0.02	1.55	0.68	0.47	0.12	0.69	0.46	2.18	10.18
Ut	12	III	Acr	15	0.26	1.74	0.84	0.48	0.12	0.57	0.45	1.92	12.62
Ut	12	IV	Acr	11	0.36	1.95	1.19	0.56	0.17	0.47	-0.05	1.56	13.04
Mi	12	I	Acr	39	0.02	3.08	0.81	0.78	0.12	0.96	1.87	5.39	31.54
Mi	12	II	Acr	11	0.02	2.46	0.63	0.72	0.22	1.14	1.55	4.77	6.96
Mi	12	III	Acr	14	0.15	1.58	0.62	0.45	0.12	0.73	0.83	2.53	8.67
Mi	12	IV	Acr	15	0.10	1.76	0.84	0.48	0.12	0.56	0.19	2.24	12.64

<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Date</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	<i>lSmin</i>	<i>lSmax</i>	<i>lSmoy</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>CV</i>	<i>Asym</i>	<i>Appl</i>	<i>lStotal</i>
Va	6	II	<i>Poc</i>	93	0.05	3.57	2.19	1.01	0.10	0.46	-0.76	2.03	203.63
Va	6	IV	<i>Poc</i>	39	0.18	3.36	2.10	1.06	0.17	0.50	-0.49	1.49	82.04
Va	12	I	<i>Poc</i>	164	0.09	3.29	1.50	1.01	0.08	0.67	0.46	1.75	245.54
Va	12	II	<i>Poc</i>	106	0.07	3.16	1.06	0.81	0.08	0.76	1.21	3.59	112.84
Va	12	III	<i>Poc</i>	185	0.04	3.11	0.58	0.46	0.03	0.80	2.49	11.33	106.73
Va	12	IV	<i>Poc</i>	260	0.09	3.08	0.73	0.37	0.02	0.50	1.87	11.32	190.28
Va	12	V	<i>Poc</i>	41	0.11	2.25	0.86	0.44	0.07	0.51	1.05	4.68	35.16
Va	18	II	<i>Poc</i>	71	0.05	2.04	0.75	0.44	0.05	0.58	0.68	3.40	53.37
Va	18	IV	<i>Poc</i>	155	0.09	1.78	0.61	0.28	0.02	0.46	1.15	5.27	93.85
Ti	6	I	<i>Poc</i>	499	0.07	3.40	1.98	1.01	0.05	0.51	-0.51	1.73	986.59
Ti	6	II	<i>Poc</i>	422	0.09	3.45	1.97	1.00	0.05	0.51	-0.38	1.63	829.78
Ti	6	III	<i>Poc</i>	326	0.11	3.35	1.83	1.07	0.06	0.58	-0.19	1.47	596.46
Ti	6	IV	<i>Poc</i>	311	0.20	3.49	1.71	1.06	0.06	0.62	0.15	1.37	531.85
Ti	6	V	<i>Poc</i>	250	0.13	3.13	1.13	0.73	0.05	0.65	1.26	3.69	282.25
Ti	12	I	<i>Poc</i>	105	0.18	3.27	1.47	0.91	0.09	0.62	0.55	2.01	154.23
Ti	12	II	<i>Poc</i>	165	0.07	3.06	0.80	0.59	0.05	0.74	1.73	6.45	132.28
Ti	12	III	<i>Poc</i>	202	0.05	3.06	0.65	0.39	0.03	0.60	1.61	9.05	131.89
Ti	12	IV	<i>Poc</i>	249	0.07	2.00	0.67	0.33	0.02	0.49	0.91	3.72	167.24
Ti	12	V	<i>Poc</i>	68	0.13	1.88	0.80	0.35	0.04	0.44	0.91	4.01	54.19
Ti	18	I	<i>Poc</i>	376	0.04	2.79	0.66	0.35	0.02	0.53	1.05	6.12	247.81
Ti	18	II	<i>Poc</i>	413	0.04	1.57	0.64	0.36	0.02	0.56	0.36	2.28	265.09
Ti	18	III	<i>Poc</i>	173	0.05	1.62	0.59	0.32	0.02	0.54	0.71	3.25	102.04
Ti	18	IV	<i>Poc</i>	248	0.09	1.85	0.75	0.33	0.02	0.44	0.50	3.13	185.39
Ti	18	V	<i>Poc</i>	64	0.15	1.62	0.76	0.34	0.04	0.44	0.49	2.29	48.86
Ha	6	II	<i>Poc</i>	160	0.18	3.23	1.51	0.85	0.07	0.56	0.18	1.80	241.98
Ha	6	IV	<i>Poc</i>	102	0.30	3.14	1.57	0.88	0.09	0.56	0.28	1.67	160.18
Ha	12	I	<i>Poc</i>	329	0.05	3.67	1.90	0.94	0.05	0.49	-0.37	1.87	625.07
Ha	12	II	<i>Poc</i>	235	0.13	3.29	1.74	0.95	0.06	0.55	-0.09	1.67	409.55
Ha	12	III	<i>Poc</i>	162	0.11	3.19	1.30	1.00	0.08	0.77	0.61	1.81	210.32
Ha	12	IV	<i>Poc</i>	150	0.15	3.19	1.19	0.86	0.07	0.73	1.05	2.82	177.82
Ha	12	V	<i>Poc</i>	216	0.11	3.04	1.03	0.61	0.04	0.59	1.11	4.21	222.84
Ha	18	II	<i>Poc</i>	109	0.09	3.31	0.68	0.61	0.06	0.89	2.80	11.80	74.54
Ha	18	IV	<i>Poc</i>	103	0.15	3.18	0.71	0.40	0.04	0.56	2.43	14.81	73.59
Ut	12	I	<i>Poc</i>	148	0.05	2.10	0.73	0.35	0.03	0.48	0.66	3.79	107.77
Ut	12	II	<i>Poc</i>	208	0.07	2.32	0.81	0.37	0.03	0.46	0.70	3.98	168.33
Ut	12	III	<i>Poc</i>	256	0.07	2.46	0.92	0.44	0.03	0.47	0.25	2.52	234.59
Ut	12	IV	<i>Poc</i>	224	0.15	2.81	1.11	0.49	0.03	0.44	0.24	2.46	249.25
Mi	12	I	<i>Poc</i>	160	0.05	3.09	1.31	0.95	0.07	0.72	0.70	1.94	208.95
Mi	12	II	<i>Poc</i>	145	0.07	3.01	0.65	0.44	0.04	0.67	2.31	11.70	93.79
Mi	12	III	<i>Poc</i>	301	0.07	1.79	0.67	0.33	0.02	0.49	0.78	3.19	202.60
Mi	12	IV	<i>Poc</i>	387	0.11	1.94	0.86	0.35	0.02	0.41	0.47	2.92	334.15

<i>Site</i>	<i>Prof</i>	<i>Date</i>	<i>Taxa</i>	<i>n</i>	<i>lSmin</i>	<i>lSmax</i>	<i>lSmoy</i>	<i>SD</i>	<i>SE</i>	<i>CV</i>	<i>Asym</i>	<i>Appl</i>	<i>lStotal</i>
Va	6	II	<i>Por</i>	38	0.04	4.26	1.66	1.36	0.22	0.82	0.32	1.69	63.06
Va	6	IV	<i>Por</i>	43	0.14	3.99	1.73	1.17	0.18	0.68	0.21	1.71	74.49
Va	12	I	<i>Por</i>	164	0.01	4.61	1.80	1.37	0.11	0.76	0.30	1.78	295.32
Va	12	II	<i>Por</i>	232	0.01	4.66	1.37	1.12	0.07	0.82	0.69	2.57	318.15
Va	12	III	<i>Por</i>	219	0.00	4.51	1.20	0.96	0.06	0.80	0.68	2.86	261.78
Va	12	IV	<i>Por</i>	175	0.01	4.54	1.40	0.93	0.07	0.67	0.49	2.54	244.44
Va	12	V	<i>Por</i>	102	0.02	4.62	1.15	1.00	0.10	0.87	1.03	3.44	116.82
Va	18	II	<i>Por</i>	70	0.01	3.66	1.08	1.03	0.12	0.95	0.71	2.35	75.73
Va	18	IV	<i>Por</i>	36	0.02	2.94	0.94	0.85	0.14	0.91	0.91	2.63	33.93
Ti	6	I	<i>Por</i>	365	0.01	4.99	1.57	1.21	0.06	0.77	0.48	2.20	572.03
Ti	6	II	<i>Por</i>	360	0.01	4.41	1.48	1.21	0.06	0.82	0.65	2.31	531.80
Ti	6	III	<i>Por</i>	343	0.02	4.42	1.50	1.13	0.06	0.75	0.60	2.37	515.28
Ti	6	IV	<i>Por</i>	327	0.00	4.40	1.50	1.10	0.06	0.73	0.63	2.48	491.17
Ti	6	V	<i>Por</i>	301	0.02	4.14	1.39	1.06	0.06	0.76	0.70	2.55	418.44
Ti	12	I	<i>Por</i>	199	0.01	4.82	1.84	1.28	0.09	0.69	0.19	1.94	366.54
Ti	12	II	<i>Por</i>	327	0.00	4.28	1.22	1.02	0.06	0.84	0.72	2.54	399.03
Ti	12	III	<i>Por</i>	251	0.01	3.17	1.11	0.86	0.05	0.77	0.58	2.28	279.18
Ti	12	IV	<i>Por</i>	197	0.04	2.87	1.19	0.77	0.06	0.65	0.39	2.08	233.57
Ti	12	V	<i>Por</i>	149	0.01	3.02	1.13	0.78	0.06	0.69	0.48	2.25	167.64
Ti	18	I	<i>Por</i>	47	0.00	2.71	1.01	0.87	0.13	0.86	0.56	1.94	47.28
Ti	18	II	<i>Por</i>	48	0.01	2.42	0.89	0.70	0.10	0.78	0.57	2.10	42.94
Ti	18	III	<i>Por</i>	37	0.05	2.84	0.92	0.67	0.11	0.72	0.93	3.36	34.04
Ti	18	IV	<i>Por</i>	25	0.11	2.66	1.06	0.66	0.13	0.62	0.61	2.85	26.45
Ti	18	V	<i>Por</i>	11	0.40	3.05	1.29	0.85	0.26	0.66	0.87	2.70	14.19
Ha	6	II	<i>Por</i>	74	0.01	4.67	1.18	0.98	0.11	0.83	0.90	3.77	87.00
Ha	6	IV	<i>Por</i>	55	0.03	4.76	1.39	1.03	0.14	0.74	0.80	3.52	76.46
Ha	12	I	<i>Por</i>	301	0.00	4.01	1.53	1.16	0.07	0.76	0.32	1.90	459.72
Ha	12	II	<i>Por</i>	319	0.00	4.17	1.31	1.13	0.06	0.86	0.58	2.15	419.27
Ha	12	III	<i>Por</i>	321	0.01	4.04	1.22	1.01	0.06	0.83	0.72	2.66	393.22
Ha	12	IV	<i>Por</i>	280	0.01	3.99	1.21	1.01	0.06	0.83	0.75	2.61	339.71
Ha	12	V	<i>Por</i>	244	0.02	4.07	1.42	0.93	0.06	0.66	0.49	2.50	345.52
Ha	18	II	<i>Por</i>	93	0.01	5.40	1.19	1.11	0.12	0.93	1.38	5.05	110.57
Ha	18	IV	<i>Por</i>	117	0.04	4.36	1.32	0.84	0.08	0.64	0.89	4.16	154.50
Ut	12	I	<i>Por</i>	62	0.01	4.61	1.19	1.09	0.14	0.91	0.93	3.18	73.74
Ut	12	II	<i>Por</i>	68	0.00	4.51	0.88	0.93	0.11	1.06	1.73	6.38	59.74
Ut	12	III	<i>Por</i>	53	0.12	4.47	1.17	1.00	0.14	0.86	1.30	4.40	61.97
Ut	12	IV	<i>Por</i>	57	0.19	4.56	1.36	0.86	0.11	0.63	1.40	5.78	77.28
Mi	12	I	<i>Por</i>	355	0.01	3.45	1.01	0.77	0.04	0.76	0.82	3.08	359.25
Mi	12	II	<i>Por</i>	246	0.01	2.73	0.77	0.60	0.04	0.78	0.90	3.35	189.45
Mi	12	III	<i>Por</i>	185	0.02	2.40	0.89	0.56	0.04	0.63	0.49	2.43	164.22
Mi	12	IV	<i>Por</i>	174	0.03	2.79	0.94	0.64	0.05	0.68	0.60	2.52	164.28

**Tableau A2.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de croissance ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]) et de Raiatea (Uturoa [Ut] et Miri Miri [Mi]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression, *IS\**  $\log(x+1)$  de la surface moyenne *S\** calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies, *IS\*min*, *IS\*max* et *IS\*moy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les ND indiquent les données non disponibles.

Site	Prof	Périod	Taxa	n	IS*min	IS*max	IS*moy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	resSE	R <sup>2</sup>
Va	6	II-IV	Acr	9	0.5059	2.9974	1.9423	0.6185	0.3612	0.1306	-3.6472	0.7654	0.0020	0.9182	0.2952
Va	6	II-IV	Poc	18	0.3526	3.2559	2.2572	0.3382	0.2955	0.2693	-2.5450	0.7232	0.0028	1.1856	0.0757
Va	6	II-IV	Por	7	0.1564	3.4747	1.7115	0.6771	0.4040	0.1546	-1.6181	0.8451	0.1137	1.2855	0.3598
Va	12	I-II	Acr	8	0.2599	2.2706	1.0679	-1.4824	0.3029	0.0027	-0.7585	0.3766	0.0907	0.5455	0.7997
Va	12	I-II	Poc	32	0.1861	3.2012	1.5018	-0.3122	0.1762	0.0865	-1.4239	0.3163	0.0001	0.9799	0.0948
Va	12	I-II	Por	31	0.0234	4.2651	1.8279	0.0736	0.1497	0.6268	-1.8004	0.3416	0.0000	1.1382	0.0083
Va	12	II-III	Acr	4	0.3005	1.4267	0.7696	-1.3485	0.4682	0.1024	-1.5261	0.4111	0.0655	0.3958	0.8057
Va	12	II-III	Poc	20	0.1720	2.9737	1.0496	-0.8638	0.2810	0.0065	-0.7824	0.3648	0.0459	0.9602	0.3442
Va	12	II-III	Por	43	0.0233	4.0017	1.3594	-0.0354	0.1364	0.7964	-1.6534	0.2376	0.0000	0.9746	0.0016
Va	12	III-IV	Acr	4	0.1252	0.7358	0.3749	-5.5990	0.8079	0.0202	0.6341	0.3566	0.2173	0.3763	0.9600
Va	12	III-IV	Poc	36	0.1065	2.0302	0.5569	-2.2229	0.4622	0.0000	1.8246	0.3139	0.0000	1.0778	0.4048
Va	12	III-IV	Por	41	0.0156	3.4594	1.1910	0.6026	0.1648	0.0008	-1.5968	0.2483	0.0000	0.9743	0.2553
Va	12	IV-V	Acr	5	0.3876	1.1122	0.8107	-1.9119	2.0501	0.4198	-0.7473	1.7560	0.6991	1.2681	0.2248
Va	12	IV-V	Poc	51	0.1633	1.8442	0.7234	1.1491	0.3164	0.0007	-3.9477	0.2507	0.0000	0.7300	0.2121
Va	12	IV-V	Por	34	0.0862	3.3364	1.3881	0.4614	0.1981	0.0264	-2.8779	0.3267	0.0000	1.0275	0.1449
Va	18	II-IV	Acr	8	0.2397	1.3299	0.7562	-0.5428	0.6625	0.4440	-2.8865	0.5581	0.0021	0.6953	0.1006
Va	18	II-IV	Poc	13	0.1579	1.5330	0.7475	-1.7113	0.5766	0.0128	-0.6658	0.4797	0.1926	0.7593	0.4447
Va	18	II-IV	Por	14	0.0184	2.9115	1.1320	-0.6395	0.2484	0.0243	-1.9363	0.3739	0.0002	0.9223	0.3558
Ti	6	I-II	Acr	9	0.2123	2.3351	1.2360	0.6251	0.2887	0.0671	-1.2912	0.4041	0.0152	0.5690	0.4011
Ti	6	I-II	Poc	96	0.1270	3.2970	1.9762	0.3411	0.0905	0.0003	-1.1464	0.2006	0.0000	0.8894	0.1312
Ti	6	I-II	Por	69	0.0081	4.2194	1.5588	0.2791	0.0736	0.0003	-1.2460	0.1451	0.0000	0.7368	0.1765
Ti	6	II-III	Acr	8	0.2087	2.4436	1.2694	-0.0685	0.1858	0.7250	-1.0420	0.2762	0.0093	0.4064	0.0222
Ti	6	II-III	Poc	76	0.1524	3.3022	2.0150	0.1124	0.1053	0.2892	-1.3985	0.2370	0.0000	0.9207	0.0152
Ti	6	II-III	Por	69	0.0153	4.2196	1.5071	0.0959	0.0922	0.3023	-1.1101	0.1784	0.0000	0.9280	0.0159
Ti	6	III-IV	Acr	7	0.4811	2.7103	1.4841	0.0308	0.1192	0.8063	-0.2774	0.1981	0.2202	0.2358	0.0132
Ti	6	III-IV	Poc	60	0.1659	3.2564	1.8875	0.0730	0.0939	0.4401	-0.3035	0.2043	0.1428	0.7865	0.0103
Ti	6	III-IV	Por	66	0.0533	4.0650	1.5350	0.1950	0.0834	0.0225	-0.6151	0.1589	0.0003	0.7639	0.0787
Ti	6	IV-V	Acr	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	Poc	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	Por	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	12	I-II	Acr	7	0.2232	1.2444	0.6929	-0.4328	0.6878	0.5569	-1.4728	0.5262	0.0380	0.5896	0.0734
Ti	12	I-II	Poc	20	0.3032	3.1045	1.4989	-1.5832	0.1650	0.0000	0.7304	0.2883	0.0208	0.6627	0.8365
Ti	12	I-II	Por	38	0.0276	4.3221	1.8219	0.1691	0.1424	0.2428	-1.9003	0.3142	0.0000	1.0931	0.0377
Ti	12	II-III	Acr	7	0.2032	1.1337	0.5772	-0.7620	0.7623	0.3634	-0.9471	0.4957	0.1143	0.6037	0.1666
Ti	12	II-III	Poc	32	0.1249	2.5139	0.7891	-1.6572	0.2739	0.0000	0.0596	0.2609	0.8209	0.8273	0.5497
Ti	12	II-III	Por	64	0.0154	3.7269	1.2228	-0.0284	0.1241	0.8196	-1.7600	0.1968	0.0000	1.0032	0.0008
Ti	12	III-IV	Acr	7	0.2097	1.0102	0.6292	-1.8219	0.4419	0.0091	-0.4335	0.3036	0.2128	0.3227	0.7727
Ti	12	III-IV	Poc	39	0.1066	1.7062	0.6410	-0.2254	0.3842	0.5609	-0.4273	0.2800	0.1355	0.8317	0.0092
Ti	12	III-IV	Por	48	0.0251	3.0241	1.1409	0.0755	0.1893	0.6919	-1.0590	0.2696	0.0003	1.1182	0.0034
Ti	12	IV-V	Acr	3	0.4190	0.9693	0.6978	0.0000	0.0000	0.3189	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Ti	12	IV-V	Poc	49	0.1669	1.5258	0.6704	-0.0409	0.3940	0.9178	-2.8950	0.2919	0.0000	0.8698	0.0002
Ti	12	IV-V	Por	39	0.0715	2.7089	1.2074	0.4060	0.1875	0.0368	-1.8925	0.2686	0.0000	0.9034	0.1125
Ti	18	I-II	Acr	22	0.0617	1.2258	0.5246	-0.6820	0.2665	0.0187	-0.3069	0.1607	0.0705	0.3712	0.2466

Ti	18	I-II	Poc	74	0.1148	1.6582	0.6549	-0.4208	0.2037	0.0425	-0.4924	0.1493	0.0015	0.5774	0.0559
Ti	18	I-II	Por	9	0.0702	2.3379	1.0671	-0.6794	0.1784	0.0066	-0.3349	0.2398	0.2051	0.4374	0.6745
Ti	18	II-III	Acr	22	0.0312	1.3739	0.5692	-1.5440	0.4856	0.0047	-1.9041	0.3235	0.0000	0.7888	0.3358
Ti	18	II-III	Poc	81	0.0735	1.4679	0.6424	-1.2315	0.2975	0.0001	-1.4113	0.2178	0.0000	0.9407	0.1783
Ti	18	II-III	Por	9	0.1038	1.9602	0.9709	-0.0566	0.3767	0.8848	-0.7716	0.4421	0.1244	0.7451	0.0032
Ti	18	III-IV	Acr	8	0.1015	0.7857	0.3844	-0.6356	1.4103	0.6680	-0.3602	0.6288	0.5876	0.9011	0.0327
Ti	18	III-IV	Poc	34	0.1230	1.3494	0.5924	-0.5372	0.3057	0.0884	-0.1197	0.2034	0.5604	0.5405	0.0880
Ti	18	III-IV	Por	7	0.2475	1.8082	0.9728	-0.3908	0.5433	0.5042	-0.2001	0.6064	0.7548	0.7868	0.0938
Ti	18	IV-V	Acr	7	0.1798	1.2147	0.6378	1.1246	0.4869	0.0689	-4.1714	0.3492	0.0001	0.4223	0.5162
Ti	18	IV-V	Poc	49	0.1521	1.5361	0.7508	-0.1887	0.4112	0.6483	-2.5516	0.3345	0.0000	0.9014	0.0045
Ti	18	IV-V	Por	4	0.4602	1.6916	1.0333	-0.1168	1.4561	0.9434	-2.0377	1.6416	0.3403	1.3131	0.0032
Ha	6	II-IV	Acr	3	0.8218	2.0000	1.3779	-0.0765	0.7873	0.9383	-1.8215	1.1495	0.3584	0.6590	0.0094
Ha	6	II-IV	Poc	29	0.2828	3.0113	1.5527	0.6177	0.1859	0.0026	-1.7709	0.3308	0.0000	0.8693	0.2902
Ha	6	II-IV	Por	14	0.0643	2.9080	1.2107	0.1949	0.1149	0.1155	-0.3229	0.1723	0.0854	0.3803	0.1935
Ha	12	I-II	Acr	23	0.1942	3.4016	1.5407	-0.2511	0.2393	0.3059	-1.3835	0.4167	0.0033	0.9317	0.0498
Ha	12	I-II	Poc	65	0.1325	3.3315	1.9114	0.0711	0.1519	0.6416	-1.6244	0.3227	0.0000	1.1348	0.0035
Ha	12	I-II	Por	58	0.0118	3.8770	1.5293	-0.0230	0.0890	0.7974	-0.6196	0.1706	0.0006	0.7826	0.0012
Ha	12	II-III	Acr	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.9237	0.2119	0.0008	-0.7161	0.3908	0.0899	0.7617	0.5937
Ha	12	II-III	Poc	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.3630	0.1753	0.0456	-1.0445	0.3671	0.0073	1.0818	0.1064
Ha	12	II-III	Por	61	0.0099	3.8088	1.3117	0.3789	0.0889	0.0001	-1.7153	0.1541	0.0000	0.7868	0.2353
Ha	12	III-IV	Acr	11	0.3659	3.0352	1.4660	-1.3121	0.1749	0.0000	-0.1267	0.2934	0.6759	0.4730	0.8621
Ha	12	III-IV	Poc	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.0101	0.1271	0.9374	-0.8137	0.2121	0.0006	0.7149	0.0002
Ha	12	III-IV	Por	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.1688	0.1032	0.1072	-0.9870	0.1646	0.0000	0.8281	0.0420
Ha	12	IV-V	Acr	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5348	0.2225	0.0530	-0.5583	0.3154	0.1271	0.4127	0.4905
Ha	12	IV-V	Poc	28	0.2550	3.0525	1.1476	-0.8541	0.1884	0.0001	0.5618	0.2655	0.0441	0.8159	0.4415
Ha	12	IV-V	Por	55	0.0252	3.6297	1.2309	0.1077	0.1642	0.5145	-0.7413	0.2605	0.0063	1.2193	0.0081
Ha	18	II-IV	Acr	6	0.1935	1.1606	0.6104	1.7268	0.4241	0.0152	-4.2289	0.3004	0.0001	0.3733	0.8056
Ha	18	II-IV	Poc	21	0.1285	2.1900	0.6526	-1.4014	0.4185	0.0034	-0.8207	0.3326	0.0233	0.8700	0.3711
Ha	18	II-IV	Por	17	0.0443	3.5821	1.1444	0.2130	0.2930	0.4786	-1.2094	0.4362	0.0142	1.1499	0.0340
Ut	12	I-II	Acr	5	0.1654	0.8348	0.4983	1.2986	0.4669	0.0689	-1.3371	0.2610	0.0144	0.2647	0.7206
Ut	12	I-II	Poc	28	0.1542	1.4546	0.7356	0.0779	0.4504	0.8640	0.1435	0.3634	0.6962	0.7903	0.0012
Ut	12	I-II	Por	11	0.0612	3.0264	1.2458	-0.2704	0.1875	0.1831	-0.5332	0.3013	0.1106	0.6313	0.1877
Ut	12	II-III	Acr	5	0.2334	1.2193	0.7232	1.0945	0.8651	0.2952	-1.4272	0.7016	0.1348	0.7096	0.3479
Ut	12	II-III	Poc	40	0.1938	1.6863	0.8025	1.1764	0.3606	0.0023	-0.8343	0.3144	0.0116	0.7775	0.2188
Ut	12	II-III	Por	13	0.0317	2.6448	0.8803	1.1234	0.2603	0.0012	-1.8549	0.3076	0.0001	0.7398	0.6287
Ut	12	III-IV	Acr	5	0.3615	1.4014	0.8851	1.9776	0.2347	0.0035	-2.2238	0.2277	0.0023	0.2085	0.9595
Ut	12	III-IV	Poc	51	0.1892	1.8376	0.9269	1.2258	0.2645	0.0000	-1.2417	0.2698	0.0000	0.8044	0.3048
Ut	12	III-IV	Por	10	0.2064	2.8635	1.2102	-0.0592	0.3179	0.8570	-0.0095	0.4702	0.9844	0.8548	0.0043
Mi	12	I-II	Acr	7	0.2162	1.8074	0.7454	0.0287	0.4686	0.9535	-2.4281	0.4179	0.0021	0.6069	0.0007
Mi	12	I-II	Poc	30	0.2022	3.0261	1.3103	-1.0893	0.1605	0.0000	-0.3227	0.2577	0.2208	0.8154	0.6219
Mi	12	I-II	Por	65	0.0194	3.0731	1.0113	-0.3443	0.1595	0.0347	-1.3055	0.2009	0.0000	0.9659	0.0689
Mi	12	II-III	Acr	3	0.1051	1.1851	0.5800	1.4624	2.6537	0.6793	-2.6667	1.9488	0.4018	2.0703	0.2330
Mi	12	II-III	Poc	27	0.1430	1.7643	0.6295	0.6917	0.4213	0.1131	-0.7228	0.3057	0.0261	0.7899	0.0973
Mi	12	II-III	Por	46	0.0388	2.2968	0.7957	-0.0155	0.2547	0.9519	-0.5908	0.2513	0.0233	1.0079	0.0001
Mi	12	III-IV	Acr	4	0.2119	1.1410	0.5996	-1.6467	3.1818	0.6563	1.8019	2.2093	0.5004	2.2284	0.1181
Mi	12	III-IV	Poc	60	0.1786	1.5289	0.6807	1.0372	0.3581	0.0053	-1.2193	0.2701	0.0000	0.9014	0.1264
Mi	12	III-IV	Por	34	0.0698	2.0464	0.8771	0.6050	0.2440	0.0186	-0.8221	0.2495	0.0024	0.7482	0.1612

**Tableau A3.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de mortalité partielle ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [*Va*], Tiahura [*Ti*] et Haapiti [*Ha*]) et de Raiatea (Uturoa [*Ut*] et Miri Miri [*Mi*]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression, *IS\**  $\log(x+1)$  de la surface moyenne *S\** calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies, *IS\*min*, *IS\*max* et *IS\*moy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les ND indiquent les données non disponibles.

Site	Prof	Périod	Taxa	n	IS*min	IS*max	IS*moy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	resSE	R <sup>2</sup>
Va	6	II-IV	<i>Acr</i>	9	0.5059	2.9974	1.9423	0.2564	0.2541	0.3464	-3.8358	0.5384	0.0002	0.6458	0.1270
Va	6	II-IV	<i>Poc</i>	18	0.3526	3.2559	2.2572	0.7620	0.2571	0.0091	-4.4791	0.6292	0.0000	1.0313	0.3544
Va	6	II-IV	<i>Por</i>	7	0.1564	3.4747	1.7115	1.0926	0.1340	0.0005	-4.1889	0.2804	0.0000	0.4265	0.9300
Va	12	I-II	<i>Acr</i>	8	0.2599	2.2706	1.0679	1.3809	0.2870	0.0030	-4.6029	0.3569	0.0000	0.5170	0.7941
Va	12	I-II	<i>Poc</i>	32	0.1861	3.2012	1.5018	1.1830	0.1462	0.0000	-4.1906	0.2625	0.0000	0.8133	0.6857
Va	12	I-II	<i>Por</i>	31	0.0234	4.2651	1.8279	1.2311	0.1209	0.0000	-2.8133	0.2758	0.0000	0.9188	0.7815
Va	12	II-III	<i>Acr</i>	4	0.3005	1.4267	0.7696	0.0000	0.0000	NaN	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	NaN
Va	12	II-III	<i>Poc</i>	20	0.1720	2.9737	1.0496	0.8210	0.2218	0.0016	-3.8771	0.2880	0.0000	0.7580	0.4321
Va	12	II-III	<i>Por</i>	43	0.0233	4.0017	1.3594	1.2661	0.0942	0.0000	-2.9150	0.1641	0.0000	0.6729	0.8150
Va	12	III-IV	<i>Acr</i>	4	0.1252	0.7358	0.3749	0.0000	0.0000	NaN	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	NaN
Va	12	III-IV	<i>Poc</i>	36	0.1065	2.0302	0.5569	1.1535	0.3409	0.0018	-3.6409	0.2315	0.0000	0.7948	0.2520
Va	12	III-IV	<i>Por</i>	41	0.0156	3.4594	1.1910	1.2076	0.1820	0.0000	-3.0406	0.2742	0.0000	1.0759	0.5304
Va	12	IV-V	<i>Acr</i>	5	0.3876	1.1122	0.8107	0.0000	0.0000	0.1321	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.6020
Va	12	IV-V	<i>Poc</i>	51	0.1633	1.8442	0.7234	0.0000	0.0000	0.0829	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5050
Va	12	IV-V	<i>Por</i>	34	0.0862	3.3364	1.3881	1.2876	0.1337	0.0000	-3.7140	0.2205	0.0000	0.6935	0.7434
Va	18	II-IV	<i>Acr</i>	8	0.2397	1.3299	0.7562	0.0000	0.0000	0.1804	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5722
Va	18	II-IV	<i>Poc</i>	13	0.1579	1.5330	0.7475	0.0000	0.0000	0.1085	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5540
Va	18	II-IV	<i>Por</i>	14	0.0184	2.9115	1.1320	0.5557	0.3722	0.1613	-3.0138	0.5603	0.0002	1.3819	0.1566
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	9	0.2123	2.3351	1.2360	1.3229	0.2049	0.0003	-3.8583	0.2868	0.0000	0.4038	0.8562
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	96	0.1270	3.2970	1.9762	0.9998	0.0807	0.0000	-3.3732	0.1789	0.0000	0.7933	0.6199
Ti	6	I-II	<i>Por</i>	69	0.0081	4.2194	1.5588	0.6562	0.0762	0.0000	-1.8697	0.1502	0.0000	0.7626	0.5252
Ti	6	II-III	<i>Acr</i>	8	0.2087	2.4436	1.2694	1.5963	0.3738	0.0053	-4.1061	0.5556	0.0003	0.8176	0.7525
Ti	6	II-III	<i>Poc</i>	76	0.1524	3.3022	2.0150	1.0352	0.0962	0.0000	-3.4456	0.2165	0.0000	0.8409	0.6102
Ti	6	II-III	<i>Por</i>	69	0.0153	4.2196	1.5071	1.0824	0.0964	0.0000	-3.0249	0.1864	0.0000	0.9696	0.6530
Ti	6	III-IV	<i>Acr</i>	7	0.4811	2.7103	1.4841	1.9580	0.1631	0.0001	-4.7205	0.2711	0.0000	0.3228	0.9665
Ti	6	III-IV	<i>Poc</i>	60	0.1659	3.2564	1.8875	1.0629	0.0872	0.0000	-3.8053	0.1896	0.0000	0.7300	0.7194
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	66	0.0533	4.0650	1.5350	0.6872	0.0940	0.0000	-2.5549	0.1790	0.0000	0.8606	0.4552
Ti	6	IV-V	<i>Acr</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Poc</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Por</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	12	I-II	<i>Acr</i>	7	0.2232	1.2444	0.6929	1.1360	1.0971	0.3479	-3.1716	0.8392	0.0129	0.9404	0.1766
Ti	12	I-II	<i>Poc</i>	20	0.3032	3.1045	1.4989	1.4853	0.1399	0.0000	-4.4298	0.2444	0.0000	0.5617	0.8624
Ti	12	I-II	<i>Por</i>	38	0.0276	4.3221	1.8219	1.2820	0.1079	0.0000	-2.9599	0.2382	0.0000	0.8288	0.7967
Ti	12	II-III	<i>Acr</i>	7	0.2032	1.1337	0.5772	0.0000	0.0000	0.2421	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5902
Ti	12	II-III	<i>Poc</i>	32	0.1249	2.5139	0.7891	0.5727	0.2974	0.0637	-2.9962	0.2834	0.0000	0.8984	0.1100
Ti	12	II-III	<i>Por</i>	64	0.0154	3.7269	1.2228	1.4335	0.1160	0.0000	-3.0386	0.1840	0.0000	0.9377	0.7114
Ti	12	III-IV	<i>Acr</i>	7	0.2097	1.0102	0.6292	1.1531	0.6519	0.1371	-3.1323	0.4479	0.0009	0.4761	0.3849
Ti	12	III-IV	<i>Poc</i>	39	0.1066	1.7062	0.6410	1.0563	0.3652	0.0064	-3.8371	0.2662	0.0000	0.7906	0.1844
Ti	12	III-IV	<i>Por</i>	48	0.0251	3.0241	1.1409	1.4681	0.1356	0.0000	-3.1037	0.1932	0.0000	0.8014	0.7180
Ti	12	IV-V	<i>Acr</i>	3	0.4190	0.9693	0.6978	0.0000	0.0000	0.3189	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Ti	12	IV-V	<i>Poc</i>	49	0.1669	1.5258	0.6704	0.7363	0.1749	0.0001	-4.0076	0.1296	0.0000	0.3862	0.2737

Ti	12	IV-V	Por	39	0.0715	2.7089	1.2074	1.1900	0.2085	0.0000	-3.6111	0.2987	0.0000	1.0046	0.4683
Ti	18	I-II	Acr	22	0.0617	1.2258	0.5246	0.5655	0.4752	0.2480	-3.5603	0.2865	0.0000	0.6619	0.0661
Ti	18	I-II	Poc	74	0.1148	1.6582	0.6549	1.1148	0.3308	0.0012	-3.2636	0.2425	0.0000	0.9374	0.1363
Ti	18	I-II	Por	9	0.0702	2.3379	1.0671	1.0673	0.2541	0.0040	-2.6355	0.3416	0.0001	0.6231	0.7159
Ti	18	II-III	Acr	22	0.0312	1.3739	0.5692	0.0000	0.0000	0.1228	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5851
Ti	18	II-III	Poc	81	0.0735	1.4679	0.6424	0.9484	0.2360	0.0001	-3.8012	0.1728	0.0000	0.7463	0.1697
Ti	18	II-III	Por	9	0.1038	1.9602	0.9709	1.9514	0.3701	0.0012	-4.0454	0.4344	0.0000	0.7320	0.7988
Ti	18	III-IV	Acr	8	0.1015	0.7857	0.3844	0.0000	0.0000	0.2362	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.5548
Ti	18	III-IV	Poc	34	0.1230	1.3494	0.5924	1.1767	0.3824	0.0043	-3.9248	0.2545	0.0000	0.6763	0.2283
Ti	18	III-IV	Por	7	0.2475	1.8082	0.9728	1.4654	0.5288	0.0393	-3.6173	0.5903	0.0017	0.7658	0.6057
Ti	18	IV-V	Acr	7	0.1798	1.2147	0.6378	0.0000	0.0000	0.1812	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.6123
Ti	18	IV-V	Poc	49	0.1521	1.5361	0.7508	0.7321	0.2843	0.0132	-3.8675	0.2313	0.0000	0.6232	0.1236
Ti	18	IV-V	Por	4	0.4602	1.6916	1.0333	0.0000	0.0000	NaN	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	NaN
Ha	6	II-IV	Acr	3	0.8218	2.0000	1.3779	2.0220	0.9194	0.2717	-5.6906	1.3424	0.1475	0.7696	0.8287
Ha	6	II-IV	Poc	29	0.2828	3.0113	1.5527	0.7442	0.1908	0.0006	-3.8852	0.3394	0.0000	0.8920	0.3604
Ha	6	II-IV	Por	14	0.0643	2.9080	1.2107	0.7224	0.2208	0.0067	-2.7289	0.3312	0.0000	0.7312	0.4714
Ha	12	I-II	Acr	23	0.1942	3.4016	1.5407	1.2702	0.3364	0.0011	-3.8897	0.5858	0.0000	1.3097	0.4044
Ha	12	I-II	Poc	65	0.1325	3.3315	1.9114	1.2231	0.1317	0.0000	-4.3155	0.2798	0.0000	0.9839	0.5777
Ha	12	I-II	Por	58	0.0118	3.8770	1.5293	0.8266	0.0935	0.0000	-2.0890	0.1791	0.0000	0.8218	0.5827
Ha	12	II-III	Acr	15	0.1935	3.1391	1.5936	1.1120	0.2053	0.0001	-3.6739	0.3786	0.0000	0.7380	0.6929
Ha	12	II-III	Poc	38	0.1970	3.2059	1.8394	1.3153	0.1270	0.0000	-4.2955	0.2660	0.0000	0.7838	0.7486
Ha	12	II-III	Por	61	0.0099	3.8088	1.3117	1.0213	0.1062	0.0000	-2.6581	0.1840	0.0000	0.9394	0.6106
Ha	12	III-IV	Acr	11	0.3659	3.0352	1.4660	1.7926	0.2773	0.0001	-4.5594	0.4652	0.0000	0.7501	0.8228
Ha	12	III-IV	Poc	31	0.1679	3.0758	1.3274	1.1617	0.1530	0.0000	-3.8069	0.2551	0.0000	0.8602	0.6654
Ha	12	III-IV	Por	63	0.0196	3.8130	1.2337	0.8545	0.0999	0.0000	-2.4148	0.1593	0.0000	0.8010	0.5454
Ha	12	IV-V	Acr	8	0.3920	2.2665	1.2566	1.5469	0.5496	0.0306	-4.1923	0.7790	0.0017	1.0194	0.5690
Ha	12	IV-V	Poc	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.9846	0.1913	0.0000	-3.9262	0.2697	0.0000	0.8286	0.5046
Ha	12	IV-V	Por	55	0.0252	3.6297	1.2309	1.0745	0.1212	0.0000	-3.0142	0.1924	0.0000	0.9003	0.5971
Ha	18	II-IV	Acr	6	0.1935	1.1606	0.6104	0.0000	0.0000	0.2914	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.6659
Ha	18	II-IV	Poc	21	0.1285	2.1900	0.6526	0.9701	0.2828	0.0028	-3.9089	0.2247	0.0000	0.5877	0.3825
Ha	18	II-IV	Por	17	0.0443	3.5821	1.1444	1.2100	0.1239	0.0000	-3.8964	0.1844	0.0000	0.4862	0.8641
Ut	12	I-II	Acr	5	0.1654	0.8348	0.4983	0.0000	0.0000	0.2289	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.6882
Ut	12	I-II	Poc	28	0.1542	1.4546	0.7356	2.3454	0.3771	0.0000	-4.4240	0.3043	0.0000	0.6617	0.5980
Ut	12	I-II	Por	11	0.0612	3.0264	1.2458	1.2395	0.2025	0.0002	-2.9543	0.3255	0.0000	0.6819	0.8063
Ut	12	II-III	Acr	5	0.2334	1.2193	0.7232	2.5461	0.9602	0.0769	-4.1386	0.7787	0.0130	0.7876	0.7009
Ut	12	II-III	Poc	40	0.1938	1.6863	0.8025	1.0910	0.3561	0.0040	-3.6515	0.3105	0.0000	0.7678	0.1981
Ut	12	II-III	Por	13	0.0317	2.6448	0.8803	0.8885	0.2433	0.0038	-3.1186	0.2875	0.0000	0.6914	0.5481
Ut	12	III-IV	Acr	5	0.3615	1.4014	0.8851	2.5438	0.6870	0.0342	-5.0042	0.6665	0.0049	0.6102	0.8205
Ut	12	III-IV	Poc	51	0.1892	1.8376	0.9269	0.7040	0.2670	0.0112	-3.7660	0.2723	0.0000	0.8120	0.1243
Ut	12	III-IV	Por	10	0.2064	2.8635	1.2102	0.7477	0.3356	0.0565	-3.6192	0.4964	0.0001	0.9024	0.3829
Mi	12	I-II	Acr	7	0.2162	1.8074	0.7454	0.9285	0.2176	0.0080	-4.1462	0.1941	0.0000	0.2819	0.7845
Mi	12	I-II	Poc	30	0.2022	3.0261	1.3103	0.4730	0.1455	0.0030	-3.8422	0.2335	0.0000	0.7390	0.2741
Mi	12	I-II	Por	65	0.0194	3.0731	1.0113	1.5289	0.1632	0.0000	-3.3183	0.2056	0.0000	0.9881	0.5821
Mi	12	II-III	Acr	3	0.1051	1.1851	0.5800	-0.4873	2.3330	0.8689	-2.6218	1.7133	0.3685	1.8201	0.0418
Mi	12	II-III	Poc	27	0.1430	1.7643	0.6295	1.4807	0.3193	0.0001	-4.1012	0.2317	0.0000	0.5987	0.4624
Mi	12	II-III	Por	46	0.0388	2.2968	0.7957	1.6653	0.1727	0.0000	-3.6244	0.1704	0.0000	0.6833	0.6788
Mi	12	III-IV	Acr	4	0.2119	1.1410	0.5996	0.0000	0.0000	NaN	-3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	NaN
Mi	12	III-IV	Poc	60	0.1786	1.5289	0.6807	0.8905	0.2606	0.0012	-3.8517	0.1966	0.0000	0.6561	0.1676
Mi	12	III-IV	Por	34	0.0698	2.0464	0.8771	0.1411	0.3843	0.7158	-2.5663	0.3930	0.0000	1.1784	0.0042

**Tableau A4.** Statistiques descriptives de la distribution de la probabilité de mortalité ( $\logit[x]$ ) versus la taille des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [Acr], *Pocillopora* [Poc] et *Porites* [Por]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [Va], Tiahura [Ti] et Haapiti [Ha]) et de Raiatea (Uturoa [Ut] et Miri Miri [Mi]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de points utilisés pour tracer la régression, *IS\**  $\log(x+1)$  de la surface moyenne *S\** calculée sur une fenêtre mobile de 10 colonies, *IS\*min*, *IS\*max* et *IS\*moy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et *R*<sup>2</sup> coefficient de corrélation de la régression. Les ND indiquent les données non disponibles.

Site	Prof	Périod	Taxa	n	IS*min	IS*max	IS*moy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	resSE	R <sup>2</sup>
Va	6	II-IV	Acr	9	0.5059	2.9974	1.9423	-0.7060	0.4228	0.1389	3.7083	0.8960	0.0044	1.0748	0.2849
Va	6	II-IV	Poc	18	0.3526	3.2559	2.2572	-0.6816	0.3624	0.0783	2.9180	0.8869	0.0046	1.4538	0.1811
Va	6	II-IV	Por	7	0.1564	3.4747	1.7115	-1.3946	0.4045	0.0183	2.0037	0.8461	0.0641	1.2871	0.7039
Va	12	I-II	Acr	8	0.2599	2.2706	1.0679	0.1015	0.5241	0.8528	1.6979	0.6517	0.0404	0.9440	0.0062
Va	12	I-II	Poc	32	0.1861	3.2012	1.5018	-0.5016	0.1441	0.0016	1.7483	0.2587	0.0000	0.8015	0.2877
Va	12	I-II	Por	31	0.0234	4.2651	1.8279	-1.4419	0.1128	0.0000	1.7352	0.2574	0.0000	0.8577	0.8492
Va	12	II-III	Acr	4	0.3005	1.4267	0.7696	1.3485	0.4682	0.1024	1.5261	0.4111	0.0655	0.3958	0.8057
Va	12	II-III	Poc	20	0.1720	2.9737	1.0496	0.1788	0.2891	0.5441	1.0763	0.3753	0.0102	0.9877	0.0208
Va	12	II-III	Por	43	0.0233	4.0017	1.3594	-1.1780	0.0972	0.0000	1.6830	0.1694	0.0000	0.6946	0.7817
Va	12	III-IV	Acr	4	0.1252	0.7358	0.3749	5.5990	0.8079	0.0202	-0.6341	0.3566	0.2173	0.3763	0.9600
Va	12	III-IV	Poc	36	0.1065	2.0302	0.5569	1.6178	0.5438	0.0054	-1.8170	0.3693	0.0000	1.2681	0.2065
Va	12	III-IV	Por	41	0.0156	3.4594	1.1910	-1.6573	0.1960	0.0000	1.5036	0.2954	0.0000	1.1588	0.6471
Va	12	IV-V	Acr	5	0.3876	1.1122	0.8107	1.9119	2.0501	0.4198	0.7473	1.7560	0.6991	1.2681	0.2248
Va	12	IV-V	Poc	51	0.1633	1.8442	0.7234	-1.1491	0.3164	0.0007	3.9477	0.2507	0.0000	0.7300	0.2121
Va	12	IV-V	Por	34	0.0862	3.3364	1.3881	-1.2062	0.1430	0.0000	2.7512	0.2357	0.0000	0.7414	0.6898
Va	18	II-IV	Acr	8	0.2397	1.3299	0.7562	0.5428	0.6625	0.4440	2.8865	0.5581	0.0021	0.6953	0.1006
Va	18	II-IV	Poc	13	0.1579	1.5330	0.7475	1.7113	0.5766	0.0128	0.6658	0.4797	0.1926	0.7593	0.4447
Va	18	II-IV	Por	14	0.0184	2.9115	1.1320	0.0379	0.3329	0.9113	1.5070	0.5012	0.0109	1.2361	0.0011
Ti	6	I-II	Acr	9	0.2123	2.3351	1.2360	-1.2588	0.2692	0.0023	1.5519	0.3768	0.0045	0.5305	0.7575
Ti	6	I-II	Poc	96	0.1270	3.2970	1.9762	-1.2689	0.1209	0.0000	1.4586	0.2679	0.0000	1.1876	0.5396
Ti	6	I-II	Por	69	0.0081	4.2194	1.5588	-1.1365	0.0735	0.0000	0.7132	0.1448	0.0000	0.7356	0.7810
Ti	6	II-III	Acr	8	0.2087	2.4436	1.2694	-0.9068	0.1104	0.0002	1.4931	0.1640	0.0001	0.2414	0.9184
Ti	6	II-III	Poc	76	0.1524	3.3022	2.0150	-0.8956	0.1050	0.0000	1.5880	0.2362	0.0000	0.9177	0.4959
Ti	6	II-III	Por	69	0.0153	4.2196	1.5071	-1.2454	0.0856	0.0000	1.2856	0.1654	0.0000	0.8606	0.7598
Ti	6	III-IV	Acr	7	0.4811	2.7103	1.4841	-2.0395	0.3790	0.0030	1.9170	0.6299	0.0286	0.7500	0.8528
Ti	6	III-IV	Poc	60	0.1659	3.2564	1.8875	-0.8195	0.1144	0.0000	0.6106	0.2489	0.0172	0.9582	0.4693
Ti	6	III-IV	Por	66	0.0533	4.0650	1.5350	-0.7864	0.1106	0.0000	0.2998	0.2106	0.1595	1.0128	0.4413
Ti	6	IV-V	Acr	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	Poc	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	Por	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	12	I-II	Acr	7	0.2232	1.2444	0.6929	-0.1450	0.3624	0.7056	1.1788	0.2772	0.0081	0.3107	0.0310
Ti	12	I-II	Poc	20	0.3032	3.1045	1.4989	0.0631	0.1105	0.5753	0.3100	0.1932	0.1259	0.4440	0.0178
Ti	12	I-II	Por	38	0.0276	4.3221	1.8219	-1.5240	0.1350	0.0000	2.0025	0.2978	0.0000	1.0361	0.7798
Ti	12	II-III	Acr	7	0.2032	1.1337	0.5772	0.7620	0.7623	0.3634	0.9471	0.4957	0.1143	0.6037	0.1666
Ti	12	II-III	Poc	32	0.1249	2.5139	0.7891	1.0299	0.2892	0.0013	-0.1178	0.2756	0.6720	0.8737	0.2971
Ti	12	II-III	Por	64	0.0154	3.7269	1.2228	-1.3434	0.1250	0.0000	1.7199	0.1983	0.0000	1.0108	0.6507
Ti	12	III-IV	Acr	7	0.2097	1.0102	0.6292	0.9512	0.3808	0.0546	0.4166	0.2616	0.1722	0.2781	0.5552
Ti	12	III-IV	Poc	39	0.1066	1.7062	0.6410	-0.1107	0.3958	0.7812	0.4659	0.2885	0.1148	0.8569	0.0021
Ti	12	III-IV	Por	48	0.0251	3.0241	1.1409	-1.3577	0.1650	0.0000	1.1689	0.2350	0.0000	0.9748	0.5955
Ti	12	IV-V	Acr	3	0.4190	0.9693	0.6978	0.0000	0.0000	0.3189	3.6636	0.0000	0.0000	0.0000	0.0000
Ti	12	IV-V	Poc	49	0.1669	1.5258	0.6704	-0.4494	0.4150	0.2844	3.1142	0.3075	0.0000	0.9162	0.0243
Ti	12	IV-V	Por	39	0.0715	2.7089	1.2074	-1.0931	0.1655	0.0000	1.8935	0.2372	0.0000	0.7976	0.5410
Ti	18	I-II	Acr	22	0.0617	1.2258	0.5246	0.4734	0.2469	0.0696	0.2887	0.1489	0.0667	0.3440	0.1552

Ti	18	I-II	Poc	74	0.1148	1.6582	0.6549	-0.0715	0.2231	0.7494	0.3883	0.1635	0.0203	0.6322	0.0014
Ti	18	I-II	Por	9	0.0702	2.3379	1.0671	-0.2349	0.1303	0.1145	0.2547	0.1752	0.1893	0.3196	0.3170
Ti	18	II-III	Acr	22	0.0312	1.3739	0.5692	1.5440	0.4856	0.0047	1.9041	0.3235	0.0000	0.7888	0.3358
Ti	18	II-III	Poc	81	0.0735	1.4679	0.6424	0.4639	0.3136	0.1431	1.5818	0.2296	0.0000	0.9918	0.0269
Ti	18	II-III	Por	9	0.1038	1.9602	0.9709	-0.9113	0.1642	0.0009	0.9406	0.1928	0.0018	0.3249	0.8147
Ti	18	III-IV	Acr	8	0.1015	0.7857	0.3844	0.6356	1.4103	0.6680	0.3602	0.6288	0.5876	0.9011	0.0327
Ti	18	III-IV	Poc	34	0.1230	1.3494	0.5924	0.1375	0.3304	0.6800	0.2103	0.2199	0.3461	0.5843	0.0054
Ti	18	III-IV	Por	7	0.2475	1.8082	0.9728	-0.2724	0.3842	0.5100	0.2702	0.4289	0.5564	0.5565	0.0913
Ti	18	IV-V	Acr	7	0.1798	1.2147	0.6378	-1.1246	0.4869	0.0689	4.1714	0.3492	0.0001	0.4223	0.5162
Ti	18	IV-V	Poc	49	0.1521	1.5361	0.7508	-0.3063	0.4455	0.4952	2.6877	0.3624	0.0000	0.9765	0.0100
Ti	18	IV-V	Por	4	0.4602	1.6916	1.0333	0.1168	1.4561	0.9434	2.0377	1.6416	0.3403	1.3131	0.0032
Ha	6	II-IV	Acr	3	0.8218	2.0000	1.3779	-1.1221	0.2423	0.1354	3.0231	0.3538	0.0742	0.2028	0.9555
Ha	6	II-IV	Poc	29	0.2828	3.0113	1.5527	-1.1613	0.2484	0.0001	2.0914	0.4418	0.0001	1.1611	0.4475
Ha	6	II-IV	Por	14	0.0643	2.9080	1.2107	-0.8891	0.1908	0.0006	0.3314	0.2861	0.2692	0.6317	0.6441
Ha	12	I-II	Acr	23	0.1942	3.4016	1.5407	-0.9574	0.2744	0.0022	2.1212	0.4778	0.0002	1.0684	0.3670
Ha	12	I-II	Poc	65	0.1325	3.3315	1.9114	-0.8820	0.1471	0.0000	2.0757	0.3125	0.0000	1.0989	0.3632
Ha	12	I-II	Por	58	0.0118	3.8770	1.5293	-0.9872	0.0899	0.0000	0.2482	0.1722	0.1550	0.7902	0.6830
Ha	12	II-III	Acr	15	0.1935	3.1391	1.5936	-0.2046	0.1204	0.1131	1.1453	0.2221	0.0002	0.4328	0.1817
Ha	12	II-III	Poc	38	0.1970	3.2059	1.8394	-0.5800	0.1736	0.0020	1.5627	0.3636	0.0001	1.0714	0.2366
Ha	12	II-III	Por	61	0.0099	3.8088	1.3117	-1.3491	0.0801	0.0000	1.3970	0.1388	0.0000	0.7084	0.8280
Ha	12	III-IV	Acr	11	0.3659	3.0352	1.4660	-0.5410	0.2245	0.0393	1.4077	0.3767	0.0046	0.6073	0.3921
Ha	12	III-IV	Poc	31	0.1679	3.0758	1.3274	-0.7275	0.1437	0.0000	1.0725	0.2397	0.0001	0.8081	0.4691
Ha	12	III-IV	Por	63	0.0196	3.8130	1.2337	-0.9666	0.1022	0.0000	0.6777	0.1630	0.0001	0.8197	0.5945
Ha	12	IV-V	Acr	8	0.3920	2.2665	1.2566	-0.5608	0.3320	0.1422	1.2079	0.4707	0.0425	0.6159	0.3222
Ha	12	IV-V	Poc	28	0.2550	3.0525	1.1476	0.1577	0.1734	0.3715	-0.2217	0.2444	0.3728	0.7510	0.0308
Ha	12	IV-V	Por	55	0.0252	3.6297	1.2309	-1.1463	0.1313	0.0000	0.7959	0.2084	0.0004	0.9753	0.5897
Ha	18	II-IV	Acr	6	0.1935	1.1606	0.6104	-1.7268	0.4241	0.0152	4.2289	0.3004	0.0001	0.3733	0.8056
Ha	18	II-IV	Poc	21	0.1285	2.1900	0.6526	0.4770	0.4125	0.2619	1.1474	0.3279	0.0024	0.8575	0.0657
Ha	18	II-IV	Por	17	0.0443	3.5821	1.1444	-0.9397	0.2557	0.0023	1.5234	0.3806	0.0012	1.0034	0.4738
Ut	12	I-II	Acr	5	0.1654	0.8348	0.4983	-1.2986	0.4669	0.0689	1.3371	0.2610	0.0144	0.2647	0.7206
Ut	12	I-II	Poc	28	0.1542	1.4546	0.7356	-1.1163	0.4409	0.0177	0.2219	0.3558	0.5382	0.7737	0.1978
Ut	12	I-II	Por	11	0.0612	3.0264	1.2458	-0.6841	0.2069	0.0091	0.5199	0.3325	0.1523	0.6966	0.5485
Ut	12	II-III	Acr	5	0.2334	1.2193	0.7232	-2.1067	0.8079	0.0799	1.6047	0.6552	0.0917	0.6627	0.6938
Ut	12	II-III	Poc	40	0.1938	1.6863	0.8025	-1.7321	0.4072	0.0001	0.9450	0.3551	0.0113	0.8780	0.3226
Ut	12	II-III	Por	13	0.0317	2.6448	0.8803	-1.7865	0.2550	0.0000	1.7513	0.3013	0.0001	0.7248	0.8169
Ut	12	III-IV	Acr	5	0.3615	1.4014	0.8851	-3.0732	0.3935	0.0044	2.8012	0.3818	0.0052	0.3496	0.9531
Ut	12	III-IV	Poc	51	0.1892	1.8376	0.9269	-1.6400	0.2866	0.0000	1.3913	0.2923	0.0000	0.8716	0.4006
Ut	12	III-IV	Por	10	0.2064	2.8635	1.2102	-0.2758	0.2526	0.3068	0.0662	0.3737	0.8637	0.6793	0.1297
Mi	12	I-II	Acr	7	0.2162	1.8074	0.7454	-0.5422	0.5184	0.3435	2.6950	0.4623	0.0021	0.6713	0.1795
Mi	12	I-II	Poc	30	0.2022	3.0261	1.3103	0.7348	0.2190	0.0023	0.5321	0.3515	0.1413	1.1123	0.2868
Mi	12	I-II	Por	65	0.0194	3.0731	1.0113	-0.9818	0.1375	0.0000	1.4710	0.1732	0.0000	0.8324	0.4474
Mi	12	II-III	Acr	3	0.1051	1.1851	0.5800	-0.9752	0.3207	0.2023	1.6250	0.2355	0.0916	0.2502	0.9024
Mi	12	II-III	Poc	27	0.1430	1.7643	0.6295	-1.2063	0.3715	0.0033	0.8871	0.2696	0.0030	0.6965	0.2966
Mi	12	II-III	Por	46	0.0388	2.2968	0.7957	-1.0459	0.2265	0.0000	0.7389	0.2234	0.0019	0.8961	0.3265
Mi	12	III-IV	Acr	4	0.2119	1.1410	0.5996	1.6467	3.1818	0.6563	-1.8019	2.2093	0.5004	2.2284	0.1181
Mi	12	III-IV	Poc	60	0.1786	1.5289	0.6807	-1.3433	0.3660	0.0005	1.2977	0.2761	0.0000	0.9214	0.1884
Mi	12	III-IV	Por	34	0.0698	2.0464	0.8771	-0.7537	0.2320	0.0027	0.4363	0.2372	0.0752	0.7113	0.2481

**Tableau A5.** Statistiques descriptives de la distribution de la cinétique de croissance reliant la taille initiale et la taille finale des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) des stations situées sur l'île de Moorea (Vaipahu [*Va*], Tiahura [*Ti*] et Haapiti [*Ha*]) et de Raiatea (Uturoa [*Ut*] et Miri Miri [*Mi*]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de colonies, *lS*  $\log(x+1)$  de la surface des colonies, *lSmin*, *lSmax* et *lSmoy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les INS indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des paramètres. Les ND indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des paramètres. Les ND indiquent les données non disponibles.

Site	Prof	Périod	Taxa	n	lSmin	lSmax	lSmoy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	residSE	R <sup>2</sup>
Va	6	II-IV	<i>Acr</i>	5	0.2186	3.0874	2.1209	0.8682	0.0402	0.0002	0.5701	0.0941	0.0090	0.0891	0.9936
Va	6	II-IV	<i>Poc</i>	18	0.2517	3.3251	2.2425	0.8523	0.0210	0.0000	0.4892	0.0529	0.0000	0.1015	0.9903
Va	6	II-IV	<i>Por</i>	13	0.3164	3.1921	2.0840	0.8894	0.0502	0.0000	0.5817	0.1135	0.0003	0.1580	0.9661
Va	12	I-II	<i>Acr</i>	5	0.1841	0.9433	0.6065	0.7679	0.5014	0.2232	0.4579	0.3283	0.2574	0.2769	0.4388
Va	12	I-II	<i>Poc</i>	27	0.1081	3.1391	1.1786	0.8645	0.0246	0.0000	0.4172	0.0370	0.0000	0.1197	0.9802
Va	12	I-II	<i>Por</i>	32	0.1448	4.6077	2.0072	0.9797	0.0165	0.0000	0.2152	0.0399	0.0000	0.1249	0.9915
Va	12	II-III	<i>Acr</i>	2	0.1238	0.6465	0.3851	1.2369	INS	INS	0.0811	INS	INS	INS	1.0000
Va	12	II-III	<i>Poc</i>	22	0.0686	3.0459	0.6732	0.8952	0.0700	0.0000	0.3758	0.0664	0.0000	0.2191	0.8911
Va	12	II-III	<i>Por</i>	40	0.0391	3.7403	1.3519	0.9466	0.0334	0.0000	0.2978	0.0544	0.0000	0.1927	0.9549
Va	12	III-IV	<i>Acr</i>	3	0.0750	0.2393	0.1781	3.6013	0.9073	0.1571	-0.1533	0.1748	0.5416	0.1153	0.9403
Va	12	III-IV	<i>Poc</i>	111	0.0363	1.4088	0.4406	0.8928	0.0641	0.0000	0.3865	0.0327	0.0000	0.1730	0.6402
Va	12	III-IV	<i>Por</i>	69	0.0538	4.5057	1.4685	0.9296	0.0252	0.0000	0.3743	0.0434	0.0000	0.1892	0.9532
Va	12	IV-V	<i>Acr</i>	2	0.5553	1.1934	0.8743	0.3757	INS	INS	0.9714	INS	INS	INS	1.0000
Va	12	IV-V	<i>Poc</i>	11	0.6172	1.8103	0.9726	0.9113	0.0730	0.0000	0.3388	0.0750	0.0015	0.0799	0.9454
Va	12	IV-V	<i>Por</i>	22	0.1946	4.5354	1.7402	0.9484	0.0246	0.0000	0.2792	0.0501	0.0000	0.1216	0.9867
Va	18	II-IV	<i>Acr</i>	1	0.5339	0.5339	0.5339	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Va	18	II-IV	<i>Poc</i>	10	0.1769	1.1589	0.5850	1.0060	0.1941	0.0008	0.4141	0.1244	0.0104	0.1607	0.7706
Va	18	II-IV	<i>Por</i>	6	0.0681	1.3554	0.4699	0.9896	0.1277	0.0015	0.1883	0.0821	0.0835	0.1372	0.9376
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	18	0.3770	3.4289	1.4926	0.9563	0.0316	0.0000	0.2599	0.0532	0.0002	0.1045	0.9828
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	195	0.1081	3.3611	2.1530	0.9056	0.0081	0.0000	0.3327	0.0193	0.0000	0.1124	0.9847
Ti	6	I-II	<i>Por</i>	114	0.0051	4.2853	1.7713	0.9679	0.0124	0.0000	0.2494	0.0269	0.0000	0.1647	0.9818
Ti	6	II-III	<i>Acr</i>	11	0.1426	2.4307	1.1214	0.7842	0.0598	0.0000	0.5698	0.0806	0.0001	0.1482	0.9502
Ti	6	II-III	<i>Poc</i>	102	0.1769	3.2358	2.1123	0.8970	0.0080	0.0000	0.3529	0.0189	0.0000	0.0845	0.9920
Ti	6	II-III	<i>Por</i>	106	0.0187	4.3525	1.6065	0.9302	0.0143	0.0000	0.3372	0.0281	0.0000	0.1684	0.9762
Ti	6	III-IV	<i>Acr</i>	16	0.4741	3.1454	1.4847	0.8011	0.0673	0.0000	0.6180	0.1126	0.0001	0.2079	0.9102
Ti	6	III-IV	<i>Poc</i>	140	0.1081	3.2698	1.8802	0.8952	0.0072	0.0000	0.3573	0.0157	0.0000	0.0954	0.9912
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	143	0.0180	4.0075	1.6137	0.9637	0.0117	0.0000	0.2887	0.0230	0.0000	0.1561	0.9795
Ti	6	IV-V	<i>Acr</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Poc</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Por</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	12	I-II	<i>Acr</i>	7	0.1507	0.9864	0.5240	0.9354	0.1412	0.0012	0.2402	0.0871	0.0400	0.1216	0.8978
Ti	12	I-II	<i>Poc</i>	25	0.1769	1.6203	0.7908	0.7810	0.0539	0.0000	0.3974	0.0474	0.0000	0.1032	0.9012
Ti	12	I-II	<i>Por</i>	40	0.1238	4.1685	1.9411	0.9451	0.0197	0.0000	0.2771	0.0433	0.0000	0.1287	0.9838
Ti	12	II-III	<i>Acr</i>	8	0.1535	0.8329	0.5087	0.7726	0.2032	0.0089	0.5071	0.1133	0.0042	0.1314	0.7067
Ti	12	II-III	<i>Poc</i>	44	0.1300	1.5883	0.5426	0.6876	0.0867	0.0000	0.4982	0.0536	0.0000	0.1707	0.5994
Ti	12	II-III	<i>Por</i>	56	0.0200	3.0826	1.2918	0.9535	0.0209	0.0000	0.2220	0.0318	0.0000	0.1266	0.9748
Ti	12	III-IV	<i>Acr</i>	7	0.1289	0.8440	0.4246	1.0297	0.4012	0.0502	0.3499	0.1934	0.1302	0.2421	0.5685
Ti	12	III-IV	<i>Poc</i>	75	0.1300	1.6045	0.6270	0.8770	0.0562	0.0000	0.4088	0.0402	0.0000	0.1680	0.7694
Ti	12	III-IV	<i>Por</i>	70	0.0681	2.7925	1.1729	0.9384	0.0264	0.0000	0.3155	0.0375	0.0000	0.1766	0.9489
Ti	12	IV-V	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	12	IV-V	<i>Poc</i>	14	0.3541	1.4571	0.6717	0.9779	0.1543	0.0000	0.3057	0.1171	0.0228	0.2040	0.7699

Ti	12	IV-V	Por	44	0.1147	2.8228	1.3148	0.9337	0.0326	0.0000	0.3536	0.0491	0.0000	0.1584	0.9512
Ti	18	I-II	Acr	40	0.0200	1.2701	0.4783	1.0511	0.1453	0.0000	0.3129	0.0826	0.0005	0.2820	0.5792
Ti	18	I-II	Poc	123	0.1081	1.4284	0.6219	0.7999	0.0491	0.0000	0.4180	0.0343	0.0000	0.1736	0.6866
Ti	18	I-II	Por	12	0.0681	2.2625	0.7080	1.0325	0.1699	0.0001	0.2872	0.1575	0.0983	0.3523	0.7868
Ti	18	II-III	Acr	8	0.0134	0.6550	0.3258	1.2754	0.1751	0.0003	0.1873	0.0697	0.0361	0.1130	0.8984
Ti	18	II-III	Poc	52	0.0686	1.1589	0.5358	0.9544	0.0783	0.0000	0.2587	0.0482	0.0000	0.1722	0.7484
Ti	18	II-III	Por	14	0.0366	2.1690	0.8479	0.9446	0.0595	0.0000	0.2396	0.0642	0.0029	0.1486	0.9546
Ti	18	III-IV	Acr	16	0.0886	0.9641	0.3932	0.8875	0.2123	0.0009	0.6081	0.1008	0.0000	0.2263	0.5553
Ti	18	III-IV	Poc	68	0.1081	1.5381	0.5712	0.8559	0.0597	0.0000	0.4539	0.0383	0.0000	0.1426	0.7567
Ti	18	III-IV	Por	13	0.0818	2.0055	0.8232	0.7765	0.1030	0.0000	0.5137	0.1025	0.0004	0.2078	0.8377
Ti	18	IV-V	Acr	1	1.3126	1.3126	1.3126	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Ti	18	IV-V	Poc	18	0.2264	1.3256	0.7441	0.7312	0.1084	0.0000	0.4826	0.0875	0.0000	0.1435	0.7397
Ti	18	IV-V	Por	4	0.1199	2.6560	1.3717	0.9686	0.1273	0.0168	0.4790	0.2167	0.1577	0.2570	0.9666
Ha	6	II-IV	Acr	2	1.2495	1.4126	1.3311	-0.9789	INS	INS	2.9466	INS	INS	INS	1.0000
Ha	6	II-IV	Poc	50	0.1769	3.1224	1.7595	0.8697	0.0194	0.0000	0.4448	0.0385	0.0000	0.1250	0.9766
Ha	6	II-IV	Por	34	0.0538	4.6658	1.3308	0.9407	0.0361	0.0000	0.4192	0.0623	0.0000	0.2311	0.9549
Ha	12	I-II	Acr	20	0.2440	2.7217	1.4435	0.8505	0.0637	0.0000	0.4723	0.1016	0.0002	0.1932	0.9083
Ha	12	I-II	Poc	75	0.0514	3.2171	1.9455	0.9277	0.0106	0.0000	0.2652	0.0233	0.0000	0.0944	0.9906
Ha	12	I-II	Por	104	0.0034	3.9539	1.4751	0.9828	0.0116	0.0000	0.1793	0.0220	0.0000	0.1417	0.9860
Ha	12	II-III	Acr	10	0.2101	2.0452	1.0266	0.9273	0.0805	0.0000	0.3366	0.0992	0.0095	0.1736	0.9431
Ha	12	II-III	Poc	37	0.1769	3.0923	1.4652	0.8817	0.0199	0.0000	0.3724	0.0367	0.0000	0.1356	0.9825
Ha	12	II-III	Por	75	0.0187	3.9215	1.5661	0.9525	0.0145	0.0000	0.2799	0.0280	0.0000	0.1411	0.9833
Ha	12	III-IV	Acr	9	0.3855	1.5792	0.8419	1.0503	0.1622	0.0003	0.3212	0.1501	0.0696	0.1865	0.8569
Ha	12	III-IV	Poc	50	0.1081	3.0981	1.2717	0.8852	0.0190	0.0000	0.3719	0.0310	0.0000	0.1374	0.9785
Ha	12	III-IV	Por	106	0.0121	3.6165	1.2956	0.9391	0.0185	0.0000	0.2976	0.0297	0.0000	0.1798	0.9611
Ha	12	IV-V	Acr	10	0.2519	2.1388	0.9448	0.8470	0.0990	0.0000	0.4711	0.1118	0.0029	0.1939	0.9015
Ha	12	IV-V	Poc	60	0.2014	2.9113	0.9014	0.8637	0.0278	0.0000	0.3818	0.0295	0.0000	0.1202	0.9433
Ha	12	IV-V	Por	106	0.0484	3.9929	1.3073	0.9439	0.0165	0.0000	0.2919	0.0263	0.0000	0.1541	0.9691
Ha	18	II-IV	Acr	1	0.9605	0.9605	0.9605	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Ha	18	II-IV	Poc	20	0.0876	1.0772	0.4647	0.9194	0.1661	0.0000	0.5237	0.0882	0.0000	0.1911	0.6299
Ha	18	II-IV	Por	27	0.0438	3.0286	1.2338	0.8990	0.0584	0.0000	0.4386	0.0837	0.0000	0.2223	0.9047
Ut	12	I-II	Acr	8	0.0985	1.2526	0.5649	0.9353	0.2250	0.0060	0.3498	0.1526	0.0618	0.2390	0.7423
Ut	12	I-II	Poc	77	0.0514	2.0993	0.7279	0.8973	0.0444	0.0000	0.3762	0.0364	0.0000	0.1472	0.8450
Ut	12	I-II	Por	17	0.0054	3.6438	0.9483	1.0058	0.0398	0.0000	0.2133	0.0537	0.0012	0.1578	0.9771
Ut	12	II-III	Acr	6	0.0416	1.5519	0.8715	0.7211	0.0768	0.0007	0.5556	0.0787	0.0021	0.1015	0.9566
Ut	12	II-III	Poc	106	0.1530	2.3198	0.8530	0.8024	0.0435	0.0000	0.5175	0.0406	0.0000	0.1676	0.7655
Ut	12	II-III	Por	21	0.0538	3.8669	1.3774	0.9190	0.0314	0.0000	0.3167	0.0548	0.0000	0.1542	0.9783
Ut	12	III-IV	Acr	6	0.4034	1.7418	0.9994	1.1163	0.2092	0.0059	0.2575	0.2298	0.3253	0.2337	0.8768
Ut	12	III-IV	Poc	123	0.0686	2.0379	0.9967	0.8253	0.0293	0.0000	0.5384	0.0317	0.0000	0.1370	0.8674
Ut	12	III-IV	Por	25	0.1414	4.4750	1.1822	0.8665	0.0384	0.0000	0.5343	0.0587	0.0000	0.1863	0.9568
Mi	12	I-II	Acr	3	0.3139	0.8913	0.5900	1.1453	0.0182	0.0101	0.1553	0.0116	0.0474	0.0075	0.9997
Mi	12	I-II	Poc	31	0.1769	2.9131	0.7414	0.9024	0.0467	0.0000	0.3551	0.0418	0.0000	0.1303	0.9280
Mi	12	I-II	Por	65	0.0134	2.5553	0.8877	0.9395	0.0321	0.0000	0.2734	0.0344	0.0000	0.1555	0.9314
Mi	12	II-III	Acr	3	0.0391	1.1735	0.7166	0.8367	0.2996	0.2189	0.4461	0.2599	0.3358	0.2536	0.8864
Mi	12	II-III	Poc	60	0.1300	1.7715	0.6763	0.7523	0.0593	0.0000	0.5036	0.0447	0.0000	0.1529	0.7351
Mi	12	II-III	Por	85	0.0538	2.2723	0.8295	0.9345	0.0307	0.0000	0.2843	0.0299	0.0000	0.1456	0.9179
Mi	12	III-IV	Acr	7	0.2519	1.0341	0.5405	1.1263	0.3916	0.0347	0.4291	0.2347	0.1271	0.2686	0.6233
Mi	12	III-IV	Poc	120	0.0686	1.6203	0.7226	0.8725	0.0482	0.0000	0.4593	0.0383	0.0000	0.1743	0.7353
Mi	12	III-IV	Por	77	0.0200	2.4026	0.9629	0.9486	0.0449	0.0000	0.4084	0.0503	0.0000	0.2264	0.8562

**Tableau A6.** Statistiques descriptives de la distribution de la cinétique de mortalité partielle reliant la taille initiale et la taille finale des colonies (surface  $S$  en  $\text{cm}^2$ ,  $\log[x+1]$ ) des populations de coraux (*Acropora* [*Acr*], *Pocillopora* [*Poc*] et *Porites* [*Por*]) des stations situées à 12 m de profondeur sur l'île de Moorea (Vaipahu [*Va*], Tiahura [*Ti*] et Haapiti [*Ha*]). Les dates d'échantillonnage sont numérotées en chiffres romains, I mars 2008, II septembre 2008, III mars 2009, IV septembre 2009, V mars 2010 (cf., **Tableau 14**). *Prof* profondeur, *n* nombre de colonies, *lS*  $\log(x+1)$  de la surface des colonies, *lSmin*, *lSmax* et *lSmoy* valeurs minimale, maximale et moyenne de la gamme de taille utilisée pour le calcul de la régression, *a* coefficient de variation, *b* ordonnée à l'origine, *SE* erreur standard, *p* significativité, *resSE* erreur standard des résidus, et  $R^2$  coefficient de corrélation de la régression. Les INS indiquent un nombre de colonies insuffisant pour le calcul des paramètres. Les ND indiquent les données non disponibles.

Site	Prof	Périod	Taxa	n	lSmin	lSmax	lSmoy	a	SE(a)	p(a)	b	SE(b)	p(b)	residSE	R <sup>2</sup>
Va	6	II-IV	<i>Acr</i>	1	2.3632	2.3632	2.3632	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Va	6	II-IV	<i>Poc</i>	9	2.8324	3.5662	3.0901	0.6536	0.2577	0.0389	0.7867	0.7991	0.3576	0.1930	0.4788
Va	6	II-IV	<i>Por</i>	6	1.8902	4.2592	3.3925	0.8436	0.6339	0.2541	-0.1509	2.2028	0.9487	1.1692	0.3069
Va	12	I-II	<i>Acr</i>	3	2.1315	3.1039	2.6716	0.8523	0.1253	0.0930	0.0990	0.3387	0.8190	0.0878	0.9788
Va	12	I-II	<i>Poc</i>	22	0.5263	3.2921	2.5413	0.9430	0.1873	0.0001	-0.5786	0.4931	0.2544	0.6038	0.5589
Va	12	I-II	<i>Por</i>	65	0.3529	4.4582	2.7210	0.7996	0.0636	0.0000	-0.1348	0.1866	0.4727	0.5598	0.7147
Va	12	II-III	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	12	II-III	<i>Poc</i>	5	0.5950	3.1252	1.9890	0.7295	0.1051	0.0061	0.1134	0.2386	0.6671	0.2569	0.9413
Va	12	II-III	<i>Por</i>	64	0.0354	4.6645	2.2945	0.7981	0.0646	0.0000	-0.2605	0.1656	0.1207	0.5918	0.7114
Va	12	III-IV	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	12	III-IV	<i>Poc</i>	11	0.1530	3.1139	1.2917	0.9492	0.0692	0.0000	-0.1534	0.1134	0.2092	0.2318	0.9544
Va	12	III-IV	<i>Por</i>	51	0.2517	3.9655	1.8481	0.8845	0.0651	0.0000	-0.2507	0.1348	0.0690	0.4341	0.7901
Va	12	IV-V	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	12	IV-V	<i>Poc</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	12	IV-V	<i>Por</i>	32	0.6163	3.5862	2.1576	0.9524	0.1608	0.0000	-0.6157	0.3673	0.1041	0.6838	0.5391
Va	18	II-IV	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	18	II-IV	<i>Poc</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Va	18	II-IV	<i>Por</i>	10	0.3169	3.6572	1.7016	0.7865	0.1567	0.0010	-0.4282	0.3077	0.2016	0.4860	0.7590
Ti	6	I-II	<i>Acr</i>	5	0.8254	2.8156	1.7602	1.1066	0.1226	0.0029	-0.3323	0.2313	0.2463	0.1865	0.9645
Ti	6	I-II	<i>Poc</i>	123	0.2014	3.3968	2.5338	0.9719	0.0522	0.0000	-0.1911	0.1370	0.1656	0.3951	0.7412
Ti	6	I-II	<i>Por</i>	117	0.0391	4.2224	2.0448	0.9822	0.0381	0.0000	-0.3824	0.0897	0.0000	0.4785	0.8522
Ti	6	II-III	<i>Acr</i>	6	0.8412	3.5264	2.1538	0.9260	0.0980	0.0007	-0.0890	0.2258	0.7137	0.1962	0.9571
Ti	6	II-III	<i>Poc</i>	104	0.2773	3.4486	2.6038	1.0229	0.0544	0.0000	-0.3196	0.1461	0.0310	0.3634	0.7761
Ti	6	II-III	<i>Por</i>	93	0.0428	4.4143	2.4552	0.9615	0.0506	0.0000	-0.4421	0.1374	0.0018	0.5651	0.7985
Ti	6	III-IV	<i>Acr</i>	8	1.2948	3.6732	2.4891	1.3171	0.1842	0.0004	-1.2177	0.4768	0.0433	0.3703	0.8950
Ti	6	III-IV	<i>Poc</i>	61	0.4543	3.3504	2.6278	1.0862	0.0432	0.0000	-0.3950	0.1165	0.0013	0.2076	0.9147
Ti	6	III-IV	<i>Por</i>	76	0.1092	4.4233	2.0844	0.9133	0.0614	0.0000	-0.2881	0.1442	0.0494	0.5802	0.7496
Ti	6	IV-V	<i>Acr</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Poc</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	6	IV-V	<i>Por</i>	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND	ND
Ti	12	I-II	<i>Acr</i>	4	0.4442	2.8736	1.2613	0.8688	0.1588	0.0318	-0.2183	0.2523	0.4781	0.3068	0.9374
Ti	12	I-II	<i>Poc</i>	16	1.2097	3.2710	2.4635	0.8286	0.1882	0.0006	-0.0096	0.4798	0.9844	0.4934	0.5806
Ti	12	I-II	<i>Por</i>	82	0.5379	4.8204	2.6845	0.7551	0.0737	0.0000	-0.1802	0.2122	0.3985	0.6940	0.5673
Ti	12	II-III	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	12	II-III	<i>Poc</i>	15	0.2014	3.0611	1.1276	0.5156	0.0994	0.0002	0.1902	0.1389	0.1942	0.3178	0.6741
Ti	12	II-III	<i>Por</i>	96	0.0960	4.2825	2.0402	0.7610	0.0580	0.0000	-0.2339	0.1313	0.0781	0.5563	0.6465
Ti	12	III-IV	<i>Acr</i>	3	0.3270	1.1012	0.7182	0.6403	0.0611	0.0606	0.1273	0.0479	0.2294	0.0335	0.9910
Ti	12	III-IV	<i>Poc</i>	8	0.4787	1.5552	0.8934	1.0053	0.2703	0.0099	-0.1890	0.2595	0.4938	0.2685	0.6974
Ti	12	III-IV	<i>Por</i>	62	0.2314	3.1725	1.7670	0.7734	0.0736	0.0000	-0.0968	0.1416	0.4969	0.4426	0.6481
Ti	12	IV-V	<i>Acr</i>	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	12	IV-V	<i>Poc</i>	3	0.9401	1.9979	1.3742	0.9630	0.1286	0.0845	-0.0588	0.1860	0.8050	0.1007	0.9825
Ti	12	IV-V	<i>Por</i>	29	0.1746	2.8735	1.8090	0.8621	0.0913	0.0000	-0.2311	0.1808	0.2120	0.3960	0.7676
Ti	18	I-II	<i>Acr</i>	3	0.1946	0.9700	0.6439	0.8195	0.3133	0.2325	-0.0514	0.2264	0.8580	0.1781	0.8725

Ti	18	I-II	Poc	35	0.2014	2.7901	0.8201	0.6115	0.0658	0.0000	0.1589	0.0608	0.0133	0.1653	0.7236
Ti	18	I-II	Por	10	0.2393	2.7067	1.6192	0.6440	0.1806	0.0073	-0.0502	0.3284	0.8822	0.4721	0.6138
Ti	18	II-III	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	18	II-III	Poc	15	0.3795	1.4476	0.9092	0.8765	0.1634	0.0001	-0.0648	0.1558	0.6844	0.1821	0.6888
Ti	18	II-III	Por	7	0.8014	2.2310	1.5676	0.3130	0.4329	0.5020	0.4110	0.7037	0.5846	0.4925	0.0947
Ti	18	III-IV	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	18	III-IV	Poc	6	0.5950	1.4571	0.9095	1.3730	0.3880	0.0241	-0.6782	0.3721	0.1424	0.2887	0.7579
Ti	18	III-IV	Por	5	0.1448	2.8377	1.4579	0.8677	0.2610	0.0449	-0.1901	0.4451	0.6981	0.5159	0.7864
Ti	18	IV-V	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ti	18	IV-V	Poc	6	0.6389	1.2340	0.9660	0.4559	0.3758	0.2918	0.2455	0.3718	0.5451	0.1966	0.2690
Ti	18	IV-V	Por	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ha	6	II-IV	Acr	2	2.6435	2.8923	2.7679	2.1389	INS	INS	-4.4167	INS	INS	INS	1.0000
Ha	6	II-IV	Poc	12	0.7223	3.2296	2.3227	0.9685	0.1039	0.0000	-0.1755	0.2557	0.5081	0.2935	0.8969
Ha	6	II-IV	Por	11	0.1327	3.1742	1.6499	0.8799	0.0802	0.0000	-0.3122	0.1495	0.0664	0.2306	0.9304
Ha	12	I-II	Acr	26	0.0818	3.7709	2.3624	0.8821	0.0893	0.0000	-0.1423	0.2301	0.5422	0.4677	0.8024
Ha	12	I-II	Poc	62	0.1530	3.4090	2.6196	1.0011	0.0958	0.0000	-0.3528	0.2562	0.1736	0.4081	0.6455
Ha	12	I-II	Por	103	0.0750	4.0140	2.1040	0.9351	0.0499	0.0000	-0.2989	0.1171	0.0122	0.5292	0.7769
Ha	12	II-III	Acr	13	0.7096	3.3544	2.2111	0.8274	0.2043	0.0019	-0.0519	0.4733	0.9147	0.5090	0.5986
Ha	12	II-III	Poc	39	0.7422	3.2686	2.6911	0.9700	0.1305	0.0000	-0.2355	0.3581	0.5148	0.4345	0.5987
Ha	12	II-III	Por	86	0.0663	4.1703	2.1023	0.8500	0.0542	0.0000	-0.2730	0.1278	0.0356	0.5371	0.7454
Ha	12	III-IV	Acr	12	1.0228	3.2572	2.3619	0.8240	0.1297	0.0001	0.0775	0.3173	0.8121	0.2855	0.8014
Ha	12	III-IV	Poc	24	0.5027	3.1940	2.3827	1.0081	0.0655	0.0000	-0.2352	0.1639	0.1654	0.2455	0.9150
Ha	12	III-IV	Por	79	0.0249	4.0399	1.8348	0.8965	0.0538	0.0000	-0.3625	0.1149	0.0023	0.5221	0.7829
Ha	12	IV-V	Acr	6	0.7179	3.0931	2.2153	0.9341	0.0901	0.0005	-0.0742	0.2105	0.7422	0.1647	0.9641
Ha	12	IV-V	Poc	14	0.3795	3.1583	2.2746	0.8903	0.0769	0.0000	0.0012	0.1872	0.9948	0.2493	0.9178
Ha	12	IV-V	Por	59	0.0265	3.8832	1.9713	0.8921	0.0618	0.0000	-0.1708	0.1370	0.2177	0.4806	0.7850
Ha	18	II-IV	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ha	18	II-IV	Poc	4	0.6603	3.3104	1.9897	0.7198	0.3095	0.1456	0.0837	0.7223	0.9183	0.7550	0.7301
Ha	18	II-IV	Por	12	0.8739	5.3957	2.8944	0.6463	0.1271	0.0005	-0.0297	0.4070	0.9432	0.6021	0.7210
Ut	12	I-II	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Ut	12	I-II	Poc	11	0.5263	1.3364	0.9977	0.8424	0.1247	0.0001	0.0499	0.1275	0.7043	0.0915	0.8352
Ut	12	I-II	Por	14	0.2831	4.6061	2.1622	0.8855	0.1970	0.0007	-0.5051	0.4782	0.3116	0.8125	0.6273
Ut	12	II-III	Acr	1	0.7597	0.7597	0.7597	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Ut	12	II-III	Poc	13	0.4787	2.0477	0.9839	1.0726	0.0505	0.0000	-0.1436	0.0537	0.0216	0.0732	0.9762
Ut	12	II-III	Por	7	0.3089	4.5079	1.5719	1.0682	0.0478	0.0000	-0.3447	0.0966	0.0161	0.1607	0.9901
Ut	12	III-IV	Acr	1	1.5112	1.5112	1.5112	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Ut	12	III-IV	Poc	11	0.5027	1.6203	1.1847	0.9713	0.1010	0.0000	-0.0941	0.1266	0.4763	0.1374	0.9113
Ut	12	III-IV	Por	4	0.3139	3.8912	2.3207	0.9800	0.0989	0.0100	-0.1359	0.2656	0.6597	0.2675	0.9800
Mi	12	I-II	Acr	1	2.5827	2.5827	2.5827	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Mi	12	I-II	Poc	6	1.0484	3.0596	2.3950	0.4853	0.3857	0.2767	0.2734	0.9779	0.7936	0.7867	0.2836
Mi	12	I-II	Por	70	0.1714	3.3701	1.6452	0.5338	0.0675	0.0000	0.0608	0.1243	0.6262	0.4684	0.4793
Mi	12	II-III	Acr	1	0.5114	0.5114	0.5114	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS	INS
Mi	12	II-III	Poc	5	0.5263	1.4665	1.0270	0.5930	0.3195	0.1605	0.2736	0.3470	0.4880	0.2527	0.5345
Mi	12	II-III	Por	29	0.1887	2.7344	1.3247	0.5118	0.1060	0.0000	0.2577	0.1559	0.1099	0.3642	0.4633
Mi	12	III-IV	Acr	0	INS	INS	INS	INS	INS						
Mi	12	III-IV	Poc	9	0.3541	1.3887	0.9371	0.8285	0.1343	0.0005	-0.0016	0.1338	0.9911	0.1366	0.8447
Mi	12	III-IV	Por	19	0.1001	1.5731	0.9885	0.6784	0.1270	0.0001	0.0092	0.1390	0.9482	0.2604	0.6266

**VII.3. Kayal *et al.* (sous presse)**

# Associational refuges among corals mediate impacts of a crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreak

## Indirect positive interactions in communities

Mohsen Kayal · Hunter S. Lenihan ·  
Cédric Pau · Lucie Penin · Mehdi Adjeroud

Received: 5 August 2010 / Accepted: 16 April 2011  
© Springer-Verlag 2011

**Abstract** Interactions among coral populations can moderate the impact of coral predator outbreaks, enhancing community resilience and recovery. This study used predator-exclusion cages and neighbour removals in a field experiment to test how indirect interactions between populations of three coral taxa, *Acropora*, *Pocillopora*, and *Porites*, influenced their survival during an outbreak of the crown-of-thorns starfish, *Acanthaster planci*, in Moorea, French Polynesia. High densities of corals enhanced

survival by generating associational refuges: physical structures that impeded *Acanthaster* and protected corals, and by simple density-dependent prey dilution that reduced predation rates. *Acanthaster* showed feeding preferences, resulting in varying intensities of predation on corals, which (1) influenced the type and strength of the associational refuge among corals and (2) resulted in significant loss of the competitive dominants to the benefit of the competitive inferiors. The result was a set of indirect positive interactions (IPIs) that prevented *Acanthaster* from eradicating *Acropora* and may have enhanced *Porites*, a relatively weak competitor among corals. IPIs probably play a key role in many ecosystems, especially in coral reefs in which corals act as engineer species, to reduce impacts of perturbations and enhance community resilience. This study illustrates the importance of IPIs in community regulation with a new conceptual model.

Communicated by Biology Editor Dr. Hugh Sweatman.

**Electronic supplementary material** The online version of this article (doi:10.1007/s00338-011-0763-1) contains supplementary material, which is available to authorized users.

M. Kayal · C. Pau · L. Penin  
USR 3278 CNRS-EPHE, Centre de Recherches Insulaires et  
Observatoire de l'Environnement, BP 1013, 98729 Papetoai,  
Moorea, French Polynesia

M. Kayal (✉) · C. Pau · L. Penin · M. Adjeroud  
UMR 5244 CNRS-EPHE-UPVD, Biologie et Ecologie Tropicale  
et Méditerranéenne, Université de Perpignan Via Domitia,  
66860 Perpignan Cedex, France  
e-mail: mohsen.kayal@univ-perp.fr

H. S. Lenihan  
Bren School of Environmental Science and Management,  
University of California, Santa Barbara, CA 93106-5131, USA

L. Penin  
ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook  
University, 4811 Townsville, QLD, Australia

M. Adjeroud  
Institut de Recherche pour le Développement,  
Unité 227 CoRéUs2 "Biocomplexité des écosystèmes coralliens  
de l'Indo-Pacifique", BP A5, 98848 Nouméa Cedex,  
New Caledonia

**Keywords** Predation · Mortality · Habitat complexity ·  
Indirect positive interaction · Community regulation ·  
Resilience

## Introduction

Indirect effects of species interactions are fundamental processes influencing community composition, structure, and function. They occur when the impact of a stressor on one species is influenced by another species in the system and can have positive or negative effects within the cascade of interactions. Indirect positive interactions are increasingly reported in terrestrial and aquatic systems (Callaway and Walker 1997; Stachowicz 2001; Levenbach 2008, 2009). A multitude of examples of positive indirect effects exists in the ecological literature, including case studies in

which interspecific interactions disproportionately influence species diversity, primary production, or nutrient cycling through the modification of physical habitat (Jones et al. 1997; Altieri et al. 2007), removal of superior competitors (Paine 1974; Hacker and Gaines 1997), mitigation of stressful environmental conditions (Crain and Bertness 2006; Michalet et al. 2006), or other complexities within food webs (Grabowski et al. 2008; Schmitt et al. 2009).

An associational refuge is a form of indirect positive interaction whereby one species indirectly benefits another by reducing consumer pressure (Milchunas and Noy-Meir 2002; Bruno et al. 2003). For sessile organisms, such associations among species are usually established through a haphazard process such as passive settlement. Associational refuges can strongly influence predator–prey interactions (Bertness and Callaway 1994; Hacker and Gaines 1997; Bruno et al. 2003), a prediction tested by Levenbach (2008) who found that such refuges influence patterns of herbivory with indirect links to community dynamics. Strong top-down control of community dynamics is observed during predator outbreaks, when predator–prey interactions are intensified, prey populations are decimated, and ecosystem structure can be modified (Prugh et al. 2009). Understanding how indirect effects, including indirect positive interactions, influence the outcome of predator outbreaks may help to elucidate why certain species survive, how communities recover, and why communities are resilient.

Coral reefs have both high biodiversity and high densities of organisms, leading to intense and complex biological interactions. Scleractinian corals are ecosystem engineers that help maintain biodiversity, as growth of colonies creates physically complex habitats and modifies availability of other resources utilized by many species (Jones et al. 1997; Crain and Bertness 2006; Lenihan et al. 2008). The crown-of-thorns starfish (COTS) *Acanthaster planci* (Linnaeus, 1758) is a major coral predator on Indo-Pacific reefs (Rotjan and Lewis 2008), and outbreaks of this corallivore usually lead to mass mortality of corals and highly modified reef communities (Berumen and Pratchett 2006; Pratchett et al. 2009). However, all coral populations do not necessarily decline during an outbreak, and the effects of outbreaks can vary in time and space, especially in terms of what taxa survive and how much coral is consumed (Faure 1989; Keesing and Lucas 1992). Differences in the outcome of outbreaks appear to result in part from feeding preferences of *A. planci* (De'ath and Moran 1998; Pratchett 2007). Studies of COTS outbreaks have been for the most part observational and correlative and thus, have rarely identified specific mechanisms that can cause variation in coral community composition and structure.

This study explores the indirect effects of coral-coral interactions on the outcome of an *A. planci* outbreak and

shows that associational refuges are an important factor in mitigating the impact of this otherwise catastrophic disturbance. A field experiment based on a factorial combination of predator-exclusion and coral-removals was used to test whether associational refuges provided by neighbouring corals influence the survivorship of coral colonies within an assemblage of three coral populations impacted by an outbreak of *A. planci*. The outbreak in the Society Islands of French Polynesia began in 2006 (Adjeroud et al. 2009) and impacted the study area located on the outer reef of Moorea by 2008. Results of the study were used to generalize how indirect positive interactions regulate communities, especially those in coral reef ecosystems.

## Materials and methods

### Study site

The study was conducted on May–August 2008 on the island of Moorea, French Polynesia (17°30'S, 149°50'W), specifically on the outer reef near Vaipahu, a site that has been monitored extensively since 1992 for coral community dynamics (e.g., Adjeroud et al. 2005, 2007; Penin et al. 2010). Coral assemblages in Moorea and elsewhere in the Indo-Pacific region are dominated by three genera, *Acropora*, *Pocillopora*, and *Porites*, that compete among each other for space and have different competitive abilities as well as susceptibility to predation by *A. planci* (Faure 1989; Adjeroud et al. 2009). *Acropora* often grows relatively fast and is usually considered a superior competitor for space among scleractinian corals (Harriott 1999; Connell et al. 2004). It is also the preferred prey for *A. planci* (De'ath and Moran 1998; Pratchett 2007). *Pocillopora* grows at moderately fast rates and can outcompete many other corals for space, except *Acropora*, and is less preferred by *A. planci* than *Acropora* (Harriott 1999). Massive *Porites* grows slowly and is susceptible to overgrowth by competitors, and is usually ranked as a weak competitor for space among corals (Cox 1986; Connell et al. 2004). *Porites* is the least preferred by *A. planci* among the three taxa (De'ath and Moran 1998; Pratchett 2007).

### Experimental design

Two types of associational refuges were predicted to influence predation rates and coral responses, simple dilution and physical sheltering. We refer to these as “associational refuges”. Dilution through density is caused by a relatively high abundance of surrounding corals that provide alternative prey for *A. planci*: The prey can passively divert predators from focal corals (Gurevitch et al. 2000; Milchunas and Noy-Meir 2002; Sandin and Pacala 2005).

Sheltering through physical structure is provided by neighbouring corals that impede *A. planci* from locating or reaching focal corals (Schmitt et al. 2009; and see Grabowski et al. 2008). Such physical shelter includes barriers, overhangs, or complex substrata that COTS may avoid. Variation in the rates of survival and growth for individual focal corals located within a coral community under attack by *A. planci* were tested as a function of the abundance of neighbouring corals, which influenced prey dilution, and the physical habitat structure they created, which influenced sheltering. The study also tested whether growth and survival varied among coral taxa due to feeding preference hypothesized for *A. planci* by De'ath and Moran (1998) and Pratchett (2007). The tests were performed in a relatively large field experiment using 450 randomly assigned colonies (150 for each taxon) within an area of about 500 m<sup>2</sup>. The minimum gap between each focal coral was of 1 m. The experiment consisted of six treatments in a fully crossed factorial design, with 3 levels of predator access (caged, partial cages, or no cages) and 2 levels of coral-neighbour density (removed or not removed) (see Table 1). Focal corals consisted of the most abundant species within the three major coral taxa, *Acropora globiceps* (Dana, 1846), *Pocillopora meandrina* (Dana, 1846), and the massive *Porites* complex consisting of *P. australiensis* (Vaughan, 1918), *P. lobata* (Dana, 1846), and *P. lutea* (Milne Edwards and Haime, 1851) (Adjeroud et al. 2007; Penin et al. 2007). Each of the six predator access × coral-neighbour density treatments was applied to each of the three coral taxa. All treatments were replicated 25–31 times but some loss before or during the early stage of the experiment occurred

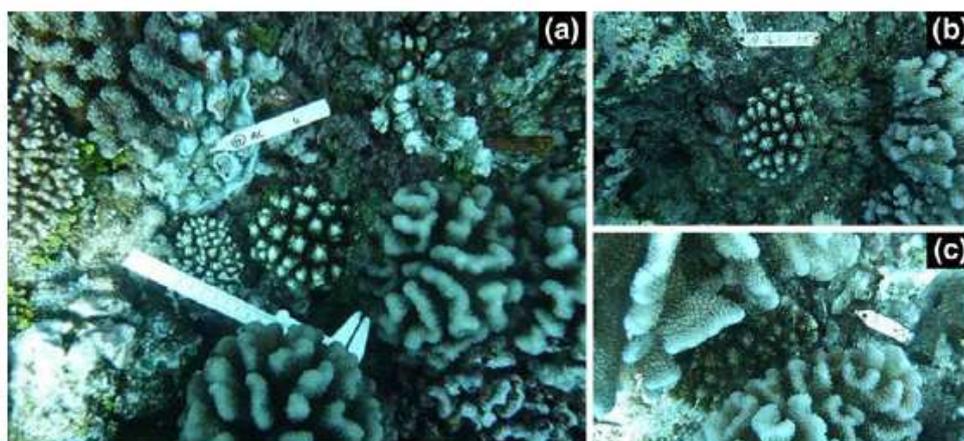
( $n = 19–31$  per treatment). The experiment was established at the onset of the COTS outbreak during a period when densities of *A. planci* were escalating in the specific area of the experiment (Electronic Supplementary Material, ESM 1). Coral growth and mortality in each treatment replicate were measured after 100 days.

Caging treatments were designed to test for the effects of predation on coral growth and transition dynamics (i.e., proportion of corals showing growth, partial mortality, or death). Neighbour removals tested for the effect of both forms of associational refuge, dilution and physical sheltering. Predator-exclusion cages (40 cm diameter × 30 cm tall cylinders) were made of galvanized 3-cm wire mesh. Partial cages that controlled for cage artefacts were similar to full cages but did not include wire mesh along two opposing portions of the cylinder. In the neighbour-removal treatment, any coral and sessile organisms present within a distance of 10 cm from the margin of focal colonies were removed and transplanted elsewhere within the study area, thus eliminating potential associational refuges (see Fig. 1 for illustrations taken in the field). The six experimental treatments are described in detail in Table 1. The taxa of neighbouring corals were recorded but not reported here as the specific identity of these random assemblages did not influence the outcome of the experiment. The natural assemblage of neighbouring corals was dominated by the three major genera in French Polynesia (*Acropora*, *Pocillopora*, and *Porites*).

Two indices were used to quantify the relative importance of each associational refuge in terms of the survival of individual focal colonies. To quantify the dilution effect,

**Table 1** Number of replicate colonies ( $n$ ) and mean ( $\pm$ SE) of neighbouring coral density ( $dC$ ) and of sheltering index ( $Si$ ) per coral taxa and caging × removal treatments. Because corals are habitat-forming ecosystem engineers, the removal of neighbouring corals always lowers habitat complexity as quantified by  $Si$

Taxa	Treatment	$n$	Mean $dC$ ( $\pm$ SE)	Mean $Si$ ( $\pm$ SE)
<i>Acropora</i>	Cage + removal	19	0.0 ( $\pm$ 0.0)	4.3 ( $\pm$ 2.1)
	Cage	23	2.5 ( $\pm$ 0.2)	17.7 ( $\pm$ 2.1)
	Partial cage + removal	31	0.0 ( $\pm$ 0.0)	5.5 ( $\pm$ 2.6)
	Partial cage	26	2.2 ( $\pm$ 0.3)	19.7 ( $\pm$ 2.6)
	No cage + removal	25	0.0 ( $\pm$ 0.0)	6.2 ( $\pm$ 2.1)
	No cage (control)	26	2.2 ( $\pm$ 0.2)	21.0 ( $\pm$ 2.3)
<i>Pocillopora</i>	Cage + removal	26	0.0 ( $\pm$ 0.0)	-3.27 ( $\pm$ 2.1)
	Cage	24	2.5 ( $\pm$ 0.3)	8.5 ( $\pm$ 3.0)
	Partial cage + removal	25	0.0 ( $\pm$ 0.0)	-2.1 ( $\pm$ 2.4)
	Partial cage	25	2.7 ( $\pm$ 0.3)	10.0 ( $\pm$ 2.2)
	No cage + removal	25	0.0 ( $\pm$ 0.0)	2.5 ( $\pm$ 3.0)
	No cage (control)	25	2.2 ( $\pm$ 0.4)	14.6 ( $\pm$ 2.4)
<i>Porites</i>	Cage + removal	19	0.0 ( $\pm$ 0.0)	-2.4 ( $\pm$ 3.0)
	Cage	29	1.4 ( $\pm$ 0.3)	4.1 ( $\pm$ 2.1)
	Partial cage + removal	27	0.0 ( $\pm$ 0.0)	4.4 ( $\pm$ 2.6)
	Partial cage	25	1.8 ( $\pm$ 0.2)	15.6 ( $\pm$ 2.4)
	No cage + removal	25	0.0 ( $\pm$ 0.0)	4.6 ( $\pm$ 2.6)
	No cage (control)	25	2.0 ( $\pm$ 0.3)	21.0 ( $\pm$ 3.4)



**Fig. 1** Photographs taken in the field illustrating the link between the presence of surrounding corals and the two habitat characteristics neighbouring coral density ( $dC$ ) and habitat complexity (expressed by the sheltering index  $Si$ ). Photographs illustrate an *Acropora* colony with neighbouring corals (a, high  $dC$ , intermediate  $Si$ ), after

neighbours were removed from a 10 cm perimeter around the focal coral (b, low  $dC$ , low  $Si$ ), and highly sheltered by neighbouring *Pocillopora* colonies that reduced detection and/or access by predators (c, intermediate  $dC$ , high  $Si$ )

the density of surrounding corals ( $dC$ ) was estimated as the number of live colonies located within 5 cm of the outer edge of each focal colony. To quantify structural refuges around focal corals, a sheltering index ( $Si$ ) was developed by calculating the difference in height between the focal colony, and two points located within a radius of 10 cm on the neighbouring substrate (i.e., live or dead corals, or seafloor). Height measurements were made vertically from the base of the focal coral, and the sheltering index was calculated as:  $Si = H_{max} + H_{opp} - h$ ; with  $H_{max}$  being the vertical distance to the highest neighbouring point,  $H_{opp}$  being the height of the randomly selected substrate situated as directly as possible on the opposing side of the colony in relation to  $H_{max}$ , and  $h$  focal colony height. The greater the  $Si$ , the more a focal colony was physically sheltered by its surrounding substrates (see Fig. 1 for more detail). Mean values of  $dC$  and  $Si$  for each treatment and taxa are shown in Table 1. How values of  $dC$  and  $Si$  were linked to coral growth and transition dynamics is described below in the *Statistical analysis* section.

Treatments were maintained on a weekly basis by cleaning algae and cyanobacteria from cages, cage controls, and within neighbour-free areas around focal colonies. To account for potential caging artefacts, irradiance, mass water exchange, and sedimentation rates were measured in a subset ( $n = 6$ ) of each treatment. Caging showed little impact on these environmental factors (see ESM 2 for details on methods and results) and was considered as having negligible effects on growth and mortality of corals within the experiment.

The experiment was established at 8–10 m water depth on the outer reef slope where coral distribution was

relatively continuous, where a high density of *A. planci* was observed (see ESM 1) and where live coral cover was  $38.9\% \pm 4.0$  SE at the beginning of the experiment. This is among the highest values of live coral cover observed on outer reef slopes in French Polynesia (Adjeroud et al. 2005, 2007; Penin et al. 2007). To determine the percent cover of live coral populations and other benthic organisms, the reef was sampled at the beginning of the experiment using 10 randomly placed 1-m<sup>2</sup> quadrats, and the composition of the substrate was recorded beneath 81 points defined by a grid of 10-cm mesh. *A. planci* densities were quantified once a month beginning in May using four replicate 200-m<sup>2</sup> transects (50 × 4 m) placed haphazardly along constant depth contours within the study area. The other major macro-corallivores in the study area were butterflyfishes (Chaetodontidae) (Penin et al. 2010), but their contribution to predation on corals was not considered because the rapid decline of coral populations appeared due entirely to predation by *A. planci*.

#### Population responses

Corals are colonial organisms that experience colony growth and mortality but also shrinkage through partial mortality, fragmentation, and fission. Demographic responses of corals including survival, growth, and fecundity are related to colony size rather than age, and colony size is often used as a measurement of colony fitness (Hughes and Connell 1987; Hall and Hughes 1996). Colony size was measured initially and at the end of the experiment, and used to calculate colony growth, a response variable in the experiment. Colony size was estimated by calculating the surface area based

on geometric formulas corresponding to the general shape of colonies (Adjeroud et al. 2007). *Pocillopora* colonies were considered spherical, and surface areas ( $S$ ) were calculated using the geometric formula  $S = 4 \times \pi \times \left(\frac{L+l+h}{6}\right)^2$ , with ( $L$ ) being the maximum diameter, ( $l$ ) the maximum perpendicular diameter and ( $h$ ) the maximum height of live colony tissue. *Acropora*, and *Porites* colonies were considered cylinders with an ellipsoidal base, and surface areas were calculated using the geometric formula  $S = \frac{\pi}{4} \times L \times l \times h$ .

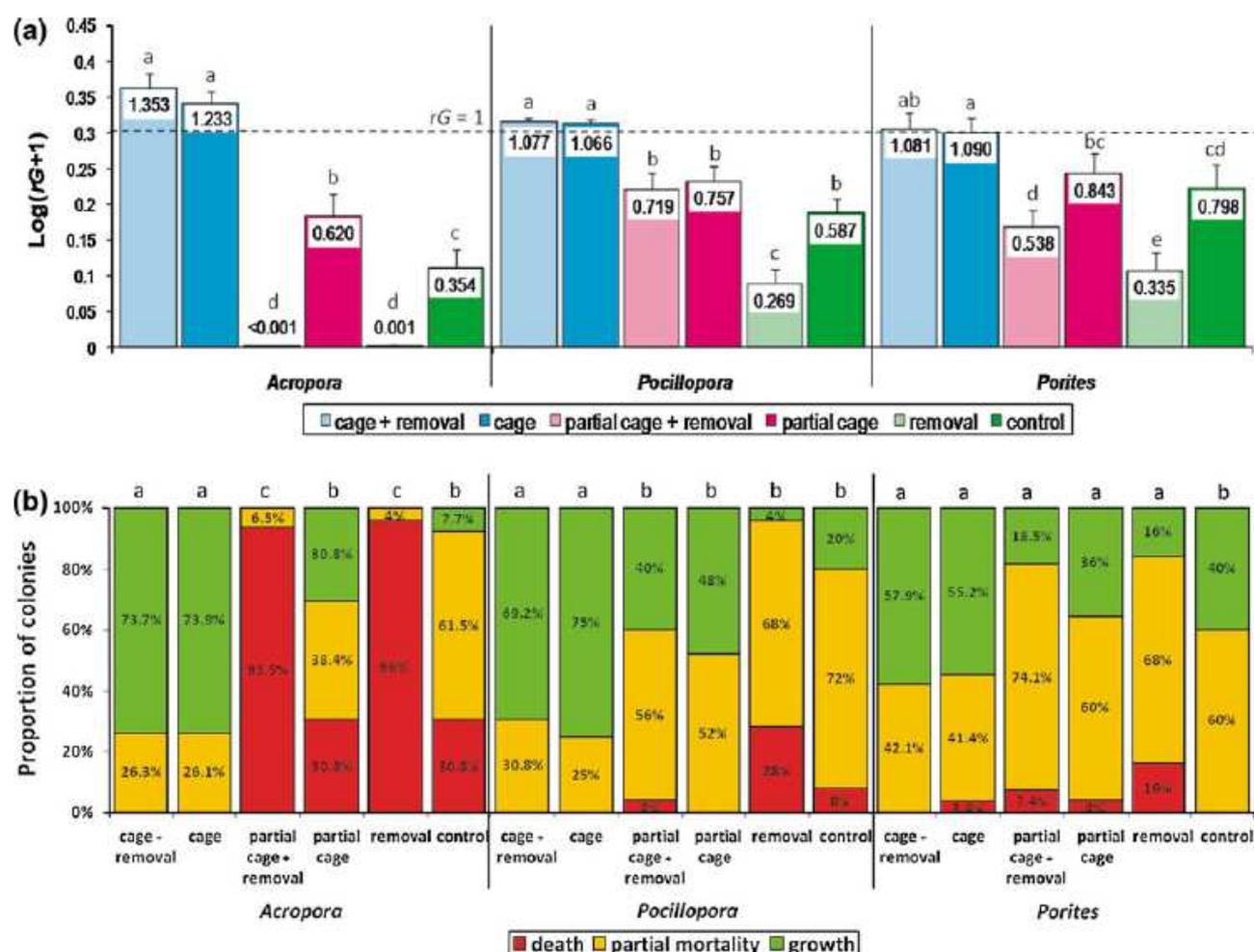
Treatment effects on population demographics were measured by comparing colony transition dynamics (i.e., proportion of corals showing growth, partial mortality, and death) and growth rates. The transition dynamics indicated the frequency of colonies showing growth versus decline (partial mortality, and colony death) within a population. As recruitment was not considered in this study, the mean colony growth rate of a population was a direct expression of the population growth in terms of the change in total live coral cover (positive for growth, negative for decline). To minimize size-related variability in coral demographics, adult colonies were chosen within a narrow size range (maximum diameter  $10 \leq L \leq 20$  cm), and the relative growth of colonies ( $rG = \frac{S_{\text{final}}}{S_{\text{initial}}}$ ) is reported. Colonies with positive growth had an  $rG > 1$ , while colonies that shrank had an  $rG < 1$ . Relative growth of dead colonies was zero as no live surface was left at the end of the experiment ( $S_{\text{final}} = 0$ ). Population growth or decline was characterized by changes in *mean rG* values. Population decline rate ( $Dr$ ) was expressed as a percent and calculated as the difference between *mean rG* and 1 (the no-surface-change threshold) multiplied by 100.

#### Taxa susceptibility to predation

The susceptibility to predation by *A. planci* of different coral taxa was examined within the unmanipulated controls by comparing predation frequency and intensity using transition dynamics and the *mean rG* values, respectively. To test which coral species *A. planci* preferred, Ivlev's electivity index calculated as  $E_i = \frac{r_i - p_i}{r_i + p_i}$  was used. For this equation,  $r_i$  is proportion of food  $i$  consumed and  $p_i$  is proportion of food  $i$  in the environment. Here,  $r_i = \frac{Dr_i}{\sum_i Dr_i}$  and  $p_i$  represents the contribution of species  $i$  to total live coral cover on study site at the beginning of the experiment (*A. globiceps* = 2.3%, *P. meandrina* = 13.0%, massive *Porites* spp. = 17.9%).  $E_i$  varies from  $-1$  (avoidance) to  $+1$  (important selectivity), via 0 (neutrality).

#### Statistical analyses

The relative growth of coral (*rG*) and transition dynamics (i.e., the relative abundance of colonies showing growth, partial mortality, and death) were used to quantify the demographic responses of focal corals to the experimental treatments. Under attack by COTS, the relative growth of corals was a measure of predation intensity, because it reflected the amount of coral killed by predators. Similarly, the transition dynamics was a measure of the frequency of predation on corals, as it quantified the proportion of colonies growing, shrinking, and dying within populations. To address the hypothesis that coral survivorship varied as a function of predation, presence of coral neighbours, and the taxon of the focal coral, Pearson's  $\chi^2$  test was used to compare frequencies of colonies among colony transitions (i.e., growth, partial mortality, and death). To test whether mean relative growth (*mean rG*) varied as a function of predation, presence of neighbouring corals, focal coral taxa, and their interaction, a three-way ANOVA was used in which caging, removal, and taxa were crossed fixed factors. When ANOVA was significant, Fisher's least significant differences (LSD) post hoc test was used to compare differences among individual treatments. To compare the susceptibility to predation among taxa, differences in predation frequency (measured by the transition dynamics) and intensity (quantified by the *mean rG* values) were tested for colonies in the unmanipulated control treatment (i.e., natural conditions). Predation frequency was compared using Pearson's  $\chi^2$  test on relative abundances of colonies among colony transitions. Predation intensity was tested using planned comparisons with Fisher's LSD test as a complement to a one-way ANOVA. To assess whether the two associational refuges, neighbouring coral density (quantified by *dC*) and physical sheltering (quantified by *Si*), influenced the intensity of COTS predation on focal corals, we compared *mean rG* of exposed corals (i.e., uncaged and partially caged colonies pooled,  $n = 100$ ) in a one-way ANCOVA, in which taxon was a fixed factor, and *dC* and *Si* were random covariates. Once the influence of *dC* and *Si* on predation intensity was estimated, the relative importance of these variables in mediating the probability of predation was tested independently for each population by comparing mean values of *dC* and *Si* among colony transitions using one-way ANOVAs. These ANOVAs tested whether there were differences in neighbouring coral density and in physical sheltering among colonies showing growth, partial mortality, and death within each population. When ANOVA was significant, mean values of *dC* and *Si* were compared with Fisher's LSD post hoc test. Before ANOVAs, data were tested for normality and homoscedasticity and were  $\log(x + 1)$  transformed when needed. All statistics were performed with  $\alpha = 0.05$ .



**Fig. 2** Relative growth of colonies (mean  $rG \pm SE$ ) after  $\log(x + 1)$  transformation (a) and colony transition dynamics (b) of taxa under different treatments ( $n = 19\text{--}31$ ). Horizontal dashed line on plot (a) indicates the threshold of zero net growth  $rG = 1$ . Values on plot (a) indicate mean colony relative growth prior  $\log(x + 1)$

transformation, and letters on plots indicate statistically different groups within each taxon ( $P < 0.05$ ). The relative growth (a) and the transition dynamics (b) are used to quantify, respectively, the intensity and the frequency of predation on corals within each treatment

## Results

### *Acanthaster planci* predation on corals

Predation by *A. planci* was intense during the study period when densities of the starfish reached  $10.75 \pm 2.21$  SE ind.200  $m^{-2}$  ( $n = 4$ , see ESM 1). The predator caused a 42.3% decline in the total live cover of all three focal coral taxa over the 100 days (average  $rG$  of colonies in the unmanipulated control treatment over the three taxa =  $0.577 \pm 0.069$  SE,  $n = 76$ ) and showed a strong preference for *Acropora* (Ivlev's electivity index,  $E = 0.91$ ), an intermediate selectivity for *Pocillopora* ( $E = 0.55$ ), and neutral preference relative to its abundance for *Porites* ( $E = -0.06$ ). The feeding preference of the sea star resulted in a different frequency ( $\chi^2$ ,  $P = 0.003$ ) and intensity (one-way ANOVA,  $F_{2,76} = 4.45$ ,  $P = 0.015$ ) of

predation on the three coral taxa (refer to control colonies in Fig. 2):  $\chi^2$ ,  $P = 0.071$  between *Acropora* and *Pocillopora*,  $P = 0.001$  between *Acropora* and *Porites*,  $P = 0.140$  between *Pocillopora* and *Porites*; Fisher's,  $P = 0.048$  between *Acropora* and *Pocillopora*,  $P = 0.005$  between *Acropora* and *Porites*,  $P = 0.378$  between *Pocillopora* and *Porites*. There was a relatively severe decline in live coral cover for *Acropora* ( $Dr = 64.6\%$ ), intermediate decline for *Pocillopora* ( $Dr = 41.3\%$ ) and relatively low decline for *Porites* ( $Dr = 20.2\%$ ).

The survival and growth of focal corals outside of cages were heavily influenced by *A. planci* predation, especially in treatments in which neighbouring corals were removed (Fig. 2). Colonies without predation (within cages) grew whether their neighbours were removed or not while colonies exposed to predators (no cages and cage controls) declined in mean  $rG$ . There was a statistically significant

interaction of predator-exclusion and neighbour-removal treatments (three-way ANOVA,  $F_{2,450} = 12.34$ ,  $P < 0.001$ ) because removal of surrounding corals had no effect within cages but accelerated the decline of populations when exposed to *A. planci* predation (Fig. 2). This process was particularly intense for the most preferred prey *Acropora* which was always preyed upon when neighbours were removed and whose population was driven almost to extinction (decline rate  $Dr \geq 99.9\%$ , vs. 64.6% when neighbouring colonies present). For the few *Acropora* that were attacked but survived, those survivors that had neighbours removed ( $rG = 0.012 \pm 0.011$ ,  $n = 3$ ) shrank much more than those for which neighbours were not removed ( $rG = 0.458 \pm 0.060$ ;  $n = 26$ ; Fisher's,  $P = 0.010$ ). Neighbours thus had a positive effect on *Acropora* by mediating the impact of *A. planci*, resulting in lower frequency and intensity of predation on colonies.

The removal of neighbouring corals surrounding *Pocillopora* and *Porites* colonies showed results that were qualitatively similar to those observed for *Acropora*, although the responses were not all statistically significant (Fig. 2). For *Pocillopora*, colonies with neighbours removed tended to be attacked at higher rates than those that had neighbours; however, the survivors without neighbours were not significantly smaller ( $rG = 0.382 \pm 0.056$ ;  $n = 31$ ) than those with neighbours ( $rG = 0.466 \pm 0.041$ ;  $n = 31$ ; Fisher's,  $P = 0.156$ ). The same pattern in attack frequency and relative growth was observed for *Porites* ( $rG = 0.332 \pm 0.052$  vs.  $0.457 \pm 0.068$ ;  $n = 37$  and 30, respectively; Fisher's,  $P = 0.167$ ).

#### Role of habitat characteristics in predation process

Close neighbour coral density (as quantified by  $dC$ ) and habitat complexity (quantified by  $Si$ ) had a significant influence on relative growth and transition dynamics of corals exposed to *A. planci* predation (Table 2). For *Acropora*, both neighbour density and physical sheltering were key for survival (Table 3). Colonies that grew and suffered partial mortality had higher levels of  $dC$  (higher abundance of neighbouring colonies) and  $Si$  (more complex habitat) compared with colonies that died (Fig. 3). As *Acropora* was the most preferred prey, the availability of alternative prey colonies was probably not sufficient to alter the predator's choice. However, physical refuges created by the presence of these neighbours apparently reduced predation frequency and intensity on *Acropora* (see Figs. 1, 2). For *Pocillopora*, the presence of neighbouring coral density had a positive effect on colony survival but habitat complexity did not (Table 3, Fig. 3). *Pocillopora* survival was thus enhanced by the availability of alternative prey in the close vicinity, resulting in an inverse density dependence of predation potentially

**Table 2** ANCOVA table

Source	df	SS	MS	F	P
Taxa (T)	2	0.938	0.469	30.582	<0.0001
$dC$	1	0.298	0.298	19.411	<0.0001
$Si$	1	0.011	0.011	0.713	0.3991
$T \times dC$	2	0.169	0.085	5.519	0.0044
$T \times Si$	2	0.107	0.053	3.479	0.0321
$dC \times Si$	1	0.006	0.006	0.417	0.5191
$T \times dC \times Si$	2	0.107	0.053	3.488	0.0318
Residual	298	4.569	0.015		

ANCOVA table showing results of the effect of neighbouring coral density ( $dC$ , covariable) and sheltering index ( $Si$ , covariable) on the relative growth ( $\log(x + 1)$  transformed data) of colonies of different coral taxa (T, fixed factor) that were exposed to predation by *A. planci*. Degrees of freedom (df), sum of squares (SS), mean square (MS), F-statistics (F), and P value (P)

**Table 3** ANOVA table

Source	df	SS	MS	F	P
<i>Acropora</i> (n = 108)					
$dC$	2	33.474	16.737	26.212	<0.0001
$Si$	2	5717.665	2858.832	17.963	<0.0001
<i>Pocillopora</i> (n = 100)					
$dC$	2	8.873	4.437	3.779	0.0263
$Si$	2	74.614	37.307	0.187	0.8301
<i>Porites</i> (n = 102)					
$dC$	2	1.402	0.701	0.724	0.4873
$Si$	2	941.268	470.634	1.986	0.1427

Corresponding one-way ANOVA table for within taxa differences in  $dC$  and  $Si$  among colony transitions (growth, partial mortality, and death)

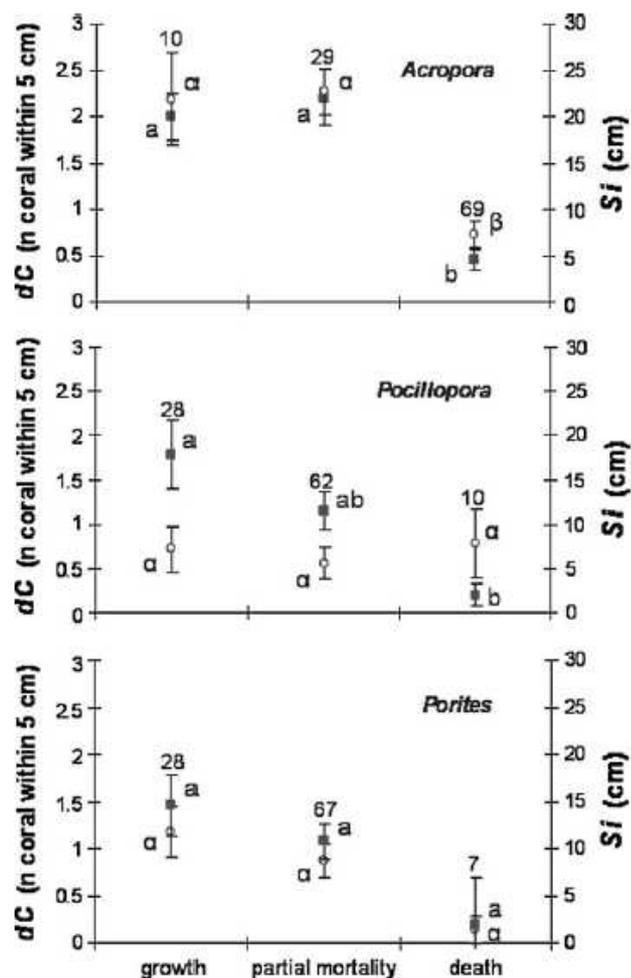
Degrees of freedom (df), sum of squares (SS), mean square (MS), F-statistics (F), and P value (P)

associated with the alteration of predator's choice through dilution. *Porites* showed no significant differences among colony transitions, neither with density nor with sheltering index (Table 3).

## Discussion

### *Acanthaster planci* predation on corals

Densities of *A. planci* (maximum = 53,750 ind.km<sup>-2</sup>, June 2008) were among the highest reported in the literature and were much higher than the estimated maximum sustainable density for coral communities of 1,000 ind.km<sup>-2</sup> (Keesing and Lucas 1992). The outbreak of the predator induced dramatic population declines that



**Fig. 3** Density of neighbouring corals ( $dC$ , filled square) and sheltering index ( $Si$ , open circle) of colonies exposed to predators for each colony transition (growth, partial mortality, death) (mean  $\pm$  SE). Impact of *A. planci* predation increases from left to right on the x-axis and is null for growing colonies, intermediate for colonies showing partial mortality, and maximal for dying ones. Numbers on plots indicate sample sizes; letters on plots (a/b for  $dC$ ,  $\alpha/\beta$  for  $Si$ ) indicate statistically different groups within populations (one-way ANOVA followed by Fisher's post hoc tests if significant,  $P < 0.05$ )

varied among the three focal coral taxa. Declines in coral density and live coral cover were severe for *Acropora*, intermediate for *Pocillopora*, and only moderate for *Porites*. The pattern of decline was positively related to feeding preferences of *A. planci*, as measured in aquaria (De'ath and Moran 1998; Pratchett 2007) and in the field in French Polynesia and other regions (Faure 1989; Rotjan and Lewis 2008; Pratchett et al. 2009).

The outcome of predation in terms of coral survival and growth was strongly influenced by the presence of surrounding corals, suggesting that association among neighbouring corals deterred predation by *A. planci*. However, the specific type of associational refuge varied among the

three coral taxa and appeared related to the level of predation that each taxon experienced. *Porites*, the least preferred prey, experienced relatively low predation and derived no benefit from surrounding corals. However, *Porites* may benefit from associations at higher predation intensities, where positive interactions among potentially competing organisms theoretically become more important (Bertness and Callaway 1994; Hacker and Gaines 1997; Bruno et al. 2003). *Pocillopora*, the moderately preferred prey, benefited simply from the presence and increased density of surrounding corals without the provision of physical sheltering, thereby gaining an associational refuge apparently through dilution created by its neighbours. The most preferred prey, *Acropora*, escaped attacks by *A. planci* in structural refuges created by larger neighbours (i.e., potential competitors), which probably deterred detection (fewer colonies preyed upon) and access (lower proportional mortality) by COTS. Therefore, under intense predation, *Acropora* gained an advantage when it was competing with bigger corals because they provided refuge from *A. planci* (see Fig. 1).

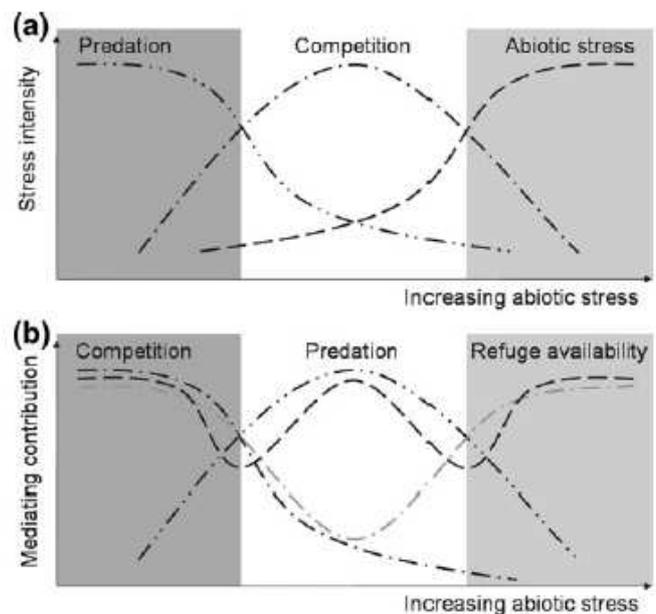
Differences in the mechanisms by which surrounding corals provided refuge appeared to vary with the intensity of predation, a relationship that is consistent with those observed by Milchunas and Noy-Meir (2002) for terrestrial plants under varying grazing pressures. They found that associational avoidance of grazers through alteration of the grazers's choice (e.g., dilution) is usually observed in prey that are subject to moderate grazing pressure, while prey that are grazed intensely often use avoidance strategies that rely on structural or other physical refuges. A similar pattern was observed with corals preyed upon by *A. planci*, where moderately preferred prey, *Pocillopora*, escaped predation through dilution of predation pressure when surrounded by a higher density of neighbours, whereas the preferred prey, *Acropora*, only survived in structural refuges provided by bigger neighbours. Because corals are major ecosystem engineers that form reef habitat (Jones et al. 1997; Stachowicz 2001; Crain and Bertness 2006), the availability of structural or other physical refuges on reefs is often related to the density and size of resident coral colonies (see Fig. 1).

Associational refuges that generated indirect positive interactions (IPIs) among neighbouring corals in the form of structural refuges and dilution were effective in reducing consumer pressure on the most preferred taxa, *Acropora* and *Pocillopora*, during the COTS outbreak. In contrast, *Porites* the inferior competitor in this study was less preyed upon by *A. planci* than its competitors, resulting in its dominance in coral assemblages despite its relative low competitive ability. This form of regulation of superior competitors among prey populations constitutes a different type of IPI generated by predation. Predator-prey interactions are dynamic, such

that their development, form, and outcome depend at least in part on their duration. As *A. planici* preys on most coral species (De'ath and Moran 1998; Pratchett 2007), its impact on a given reef is a function of the density of the predator, the duration of the outbreak, and prey preference (Keesing and Lucas 1992; Rotjan and Lewis 2008). If relatively high *A. planici* densities persist during an outbreak, predation on less preferred taxa may increase progressively, especially if preferred prey are extirpated. Sequential extirpation of prey is a common phenomenon (e.g., Kvitek et al. 1992). In contrast, if predator density declines before predators switch to less preferred prey, populations of the less preferred prey remain and may dominate the community. Such has been the case for *Porites* during a previous *A. planici* outbreak in Moorea (Faure 1989), as well as outbreaks in other regions (e.g., Rotjan and Lewis 2008; Pratchett et al. 2009). In fact, many coral communities in the Indo-Pacific are now dominated by *Porites*, implying that historical outbreaks of *A. planici* may have had an important influence on the composition of the coral communities that we observe today. Predators that act to regulate populations of superior competitors and maintain prey diversity are usually called keystone predators (Paine 1974; Hacker and Gaines 1997). However, compared with other corals, massive *Porites* shows strong resistance to a wide range of disturbances in French Polynesia and other regions (see Adjeroud et al. 2009), and *A. planici* outbreak reveals yet another disturbance for which *Porites* is resistant. IPIs may play a critical role in coral community dynamics by enhancing the survival of various species, especially in communities where competition (Connell et al. 2004) and predation (Rotjan and Lewis 2008) play major roles in regulating coral populations.

#### Positive versus negative interactions in community regulation

Based on a compilation of extensive data from field studies, Menge and Sutherland (1987) proposed a conceptual model of the relative importance of predation, competition, and abiotic stress in community regulation along gradients of abiotic stress and recruitment (Fig. 4). This model provided the conceptual foundation for developing ideas about positive interactions and their role in mitigating the ecological impacts of abiotic stress, competition, and predation (Bertness and Callaway 1994; Callaway and Walker 1997; Hacker and Gaines 1997; Bruno et al. 2003; Michalet et al. 2006). More recently, Crain and Bertness (2006) used Menge and Sutherland's (1987) framework as a basis for conceptualizing the relative importance of ecosystem engineers in mediating the effects of predation, competition, and abiotic stress. The major mechanism entails the creation or modification of



**Fig. 4** a Conceptual model illustrating the relative importance of predation (dashed line with two dots), competition (dashed line with one dot), and abiotic stress (dashed line) on community regulation across a gradient of abiotic stress, adapted from Menge and Sutherland (1987). b A corresponding model showing the relative contribution of competition, predation, and physical refuge as processes mediating the effects of each of the Menge and Sutherland environmental stressors. X-axis depicts maximum predation to the left (mediated by competition and refuge availability), maximum competition in the centre (mediated by predation and refuge availability), and maximum abiotic stress on right (mediated by refuge availability). Grey line on plot b indicates the contribution of competing ecosystem engineers in terms of the provision of both refuge availability and the positive effects of competition. See text for more details on mechanisms and link to results from this study

physical habitats by the engineer species that act as structural refuges from abiotic or biotic stresses. In our study system of three engineer taxa, each possessing different susceptibilities to predation and competition (respectively, high and low for *Acropora*, low and high for *Porites*, and intermediate to both for *Pocillopora*), different types of IPIs emerged from multiple regulation pathways during a predator outbreak. The various IPIs modulated the level of predation upon each population. These results extend our understanding within the scope of the role of both ecosystem engineering and IPIs in regulation processes and illustrate the high level of complexity in ecological interactions when dealing with species playing key functional roles in communities. This study combines the elements of the prior models with the results of the present experiments, as well as the findings of published studies from other community types in a new conceptual model that describes the mechanisms through which competition, predation, and physical refuge can provide positive attributes that mediate the impact of predation, competition, and abiotic stress (Fig. 4).

A positive contribution from predation is observed within communities undergoing intense competition, specifically through the preferential regulation of superior competitor populations by predators (Paine 1974; Cox 1986; Hacker and Gaines 1997). A similar indirect positive interaction (IPI) caused by the predator was observed in this study for the less competitive taxon *Porites* that was less impacted by *A. planci* than the better competitors *Acropora* and *Pocillopora*. As competition is a relatively slow process that regulates populations on longer time scales than predation (Gurevitch et al. 2000; Chesson and Kuang 2008), and as corals are sessile organisms that grow slowly and live a long time, predators can substantially interfere with competitive interactions among corals, and through their choice of prey, can favour inferior competitors (Cox 1986; Faure 1989; Pratchett et al. 2009). Positive effects from competition occur during intense predation events through associational refuges among competitors, such as the dilution effect that lowers predation probability on focal organisms in an inversely density-dependent way (Gurevitch et al. 2000; Milchunas and Noy-Meir 2002; Sandin and Pacala 2005). A similar IPI was observed for *Pocillopora* in the present experiment because competing corals were alternative prey for predators, thus lowering predation probability on colonies. The positive influence of structural refuges generally increases with intensity of predation (Grabowski et al. 2008; Levenbach 2008, 2009), competition (Crain and Bertness 2006), and abiotic stress (Michalet et al. 2006; Altieri et al. 2007). However, the function of refuges differs with the type and intensity of stress (Bertness and Callaway 1994; Callaway and Walker 1997; Milchunas and Noy-Meir 2002). In Moorea, *Acropora* colonies escaped intense predation within structural refuges provided by surrounding colonies because the competitors engineered complex habitat, which probably precluded detection and access by predators (Grabowski et al. 2008; Schmitt et al. 2009). Because corals perform multiple ecological functions in reef communities, including engineering habitat, competing for resources, and providing prey for predators, they help regulate community dynamics through multiple types of interactions, the form and function of which are influenced by environmental gradients. The composite role of ecosystem engineers probably contributes to the high level of complexity of species interactions observed in many ecosystems.

The IPI model is generally valid for sessile communities undergoing sporadic or intense perturbations because predation, competition, and abiotic stress are key processes in community regulation in many ecosystems. However, testing the ubiquity of this model quantitatively in various systems would be difficult, as it presents asymmetric distortions in multiple dimensions because regulatory processes are highly influenced by many intrinsic and extrinsic

factors (Menge and Sutherland 1987). Such factors include density, species characteristics, ecological functions, habitat features, and effectiveness of refuges, spatial and temporal scales, and the duration, intensity, and history of external stresses (e.g., Gurevitch et al. 2000; Milchunas and Noy-Meir 2002; Bruno et al. 2003). IPIs may play a key role in community resilience and recovery because they prevent predators from eradicating prey populations, prevent competitive exclusion of relative weak species, provide refuges from abiotic stress and thus, enhance resistance and plasticity of natural ecosystems under intense stresses.

**Acknowledgments** The authors are grateful to Pauline Bosserelle, as well as to many volunteers from CRIOBE and Planète Urgence for assistance in the field, and to three anonymous reviewers for their critical comments on this manuscript. This study was supported by a grant from Société Polynésienne des Eaux et de l'Assainissement and Planète Urgence. H. Lenihan was supported by NSF (OCE0417412) and the Gordon and Betty Moore Foundation. This is another publication of the Moorea Coral Reef LTER.

## References

- Adjeroud M, Pratchett MS, Kospartov MC, Lejeune C, Penin L (2007) Small-scale variability in the size structure of scleractinian corals around Moorea, French Polynesia: patterns across depths and locations. *Hydrobiologia* 589:117–126
- Adjeroud M, Chancerelle Y, Schrimm M, Perez T, Lecchini D, Galzin R, Salvat B (2005) Detecting the effects of natural disturbances on coral assemblages in French Polynesia: A decade survey at multiple scales. *Aquat Living Resour* 18:111–123
- Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds PJ, Chancerelle Y, Lison de Loma T, Penin L, Thibaut L, Vidal-Dupiol J, Salvat B, Galzin R (2009) Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs* 28:775–780
- Altieri AH, Silliman BR, Bertness MD (2007) Hierarchical organization via a facilitation cascade in intertidal cordgrass bed communities. *Am Nat* 169:195–206
- Bertness MD, Callaway R (1994) Positive interactions in communities. *Trends Ecol Evol* 9:191–193
- Benumen ML, Pratchett MS (2006) Recovery without resilience: persistent disturbance and long-term shifts in the structure of fish and coral communities at Tiahura Reef, Moorea. *Coral Reefs* 25:647–653
- Bruno JF, Stachowicz JJ, Bertness MD (2003) Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends Ecol Evol* 18:119–125
- Callaway RM, Walker LR (1997) Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958–1965
- Chesson P, Kuang JJ (2008) The interaction between predation and competition. *Nature* 456:235–238
- Connell JH, Hughes TP, Wallace CC, Tanner JE, Harms KE, Kerr AM (2004) A long-term study of competition and diversity of corals. *Ecol Monogr* 74:179–210
- Cox EF (1986) The effects of a selective corallivore on growth rates and competition for space between two species of Hawaiian corals. *J Exp Mar Biol Ecol* 101:161–174
- Crain CM, Bertness MD (2006) Ecosystem engineering across environmental gradients: implications for conservation and management. *Bioscience* 56:211–218

- De'ath G, Moran PJ (1998) Factors affecting the behaviour of crown-of-thorns starfish (*Acanthaster planci* L.) on the Great Barrier Reef: 2: Feeding preferences. *J Exp Mar Biol Ecol* 220:107–126
- Faure G (1989) Degradation of coral reefs at Moorea Island (French Polynesia) by *Acanthaster planci*. *J Coast Res* 5:295–305
- Grabowski JH, Hughes AR, Kimbro DL (2008) Habitat complexity influences cascading effects of multiple predators. *Ecology* 89:3413–3422
- Gurevitch J, Morrison JA, Hedges LV (2000) The interaction between competition and predation: a meta-analysis of field experiments. *Am Nat* 155:435–453
- Hacker SD, Gaines SD (1997) Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology* 78:1990–2003
- Hall VR, Hughes TP (1996) Reproductive strategies of modular organisms: comparative studies of reef-building corals. *Ecology* 77:950–963
- Harriott VJ (1999) Coral growth in subtropical eastern Australia. *Coral Reefs* 18:281–291
- Hughes TP, Connell JH (1987) Population dynamics based on size or age? A reef-coral analysis. *Am Nat* 129:818–829
- Jones CG, Lawton JH, Shachak M (1997) Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology* 78:1946–1957
- Keesing JK, Lucas JS (1992) Field measurement of feeding and movement rates of the crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* (L.). *J Exp Mar Biol Ecol* 156:89–104
- Kvitek RG, Oliver JS, DeGange AR, Anderson BS (1992) Changes in Alaskan soft-bottom prey communities along a gradient in sea otter predation. *Ecology* 73:413–428
- Lenihan HS, Adjeroud M, Kotchen M, Hench J, Nakamura T (2008) Reef structure regulates small-scale spatial variation in coral bleaching. *Mar Ecol Prog Ser* 370:127–141
- Levenbach S (2008) Community-wide ramifications of an associational refuge on shallow rocky reefs. *Ecology* 89:2819–2828
- Levenbach S (2009) Grazing intensity influences the strength of an associational refuge on temperate reefs. *Oecologia* 159:181–190
- Menge BA, Sutherland JP (1987) Community regulation: variation in disturbance, competition and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am Nat* 130:730–757
- Michalet R, Brooker RW, Cavieres LA, Kikvidze Z, Lortie CJ, Pugnaire FI, Valiente-Banuet A, Callaway RM (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecol Lett* 9:767–773
- Milchunas DG, Noy-Meir I (2002) Grazing refuges, external avoidance of herbivory and plant diversity. *Oikos* 99:113–130
- Paine RT (1974) Intertidal community structure. Experimental studies on the relationship between a dominant competitor and its principal predator. *Oecologia* 15:93–120
- Penin L, Adjeroud M, Pratchett MS, Hughes TP (2007) Spatial distribution of juvenile and adult corals around Moorea (French Polynesia): implications for population regulation. *Bull Mar Sci* 80:379–389
- Penin L, Michonneau F, Baird AH, Connolly SR, Pratchett MS, Kayal M, Adjeroud M (2010) Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. *Mar Ecol Prog Ser* 408:55–64
- Pratchett MS (2007) Feeding preferences of *Acanthaster planci* (Echinodermata: Asteroidea) under controlled conditions of food availability. *Pac Sci* 61:113–120
- Pratchett MS, Schenk TJ, Baine M, Syms C, Baird AH (2009) Selective coral mortality associated with outbreaks of *Acanthaster planci* L. in Bootless Bay, Papua New Guinea. *Mar Environ Res* 67:230–236
- Pruhl LR, Stoner CJ, Epps CW, Bean WT, Ripple WJ, Laliberte AS, Brashares JS (2009) The rise of the mesopredator. *Bioscience* 59:779–791
- Rotjan RD, Lewis SM (2008) Impact of coral predators on tropical reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 367:73–91
- Sandin SA, Pacala SW (2005) Fish aggregation results in inversely density-dependent predation on continuous coral reefs. *Ecology* 86:1520–1530
- Schmitt RJ, Holbrook SJ, Brooks AJ, Lape JCP (2009) Intraguild predation in a structured habitat: distinguishing multiple-predator effects from competitor effects. *Ecology* 90:2434–2443
- Stachowicz JJ (2001) Mutualism, facilitation, and the structure of ecological communities. *Bioscience* 51:235–246

#### **VII.4. Penin *et al.* 2010**

# Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages

Lucie Penin<sup>1,2,3,\*</sup>, François Michonneau<sup>1,4</sup>, Andrew H. Baird<sup>3</sup>, Sean R. Connolly<sup>3,5</sup>,  
Morgan S. Pratchett<sup>3</sup>, Mohsen Kayal<sup>1,2</sup>, Mehdi Adjroud<sup>1,6</sup>

<sup>1</sup>UMR CNRS-EPHE-UPVD 5244 Biologie et Écologie Tropicale et Méditerranéenne, Université de Perpignan, 66860 Perpignan Cedex, France

<sup>2</sup>USR CNRS-EPHE 3278, CRIOBE, Université de Perpignan, BP 1013 Moorea, French Polynesia

<sup>3</sup>ARC Centre of Excellence for Coral Reef Studies, James Cook University, Townsville, 4811 Queensland, Australia

<sup>4</sup>Department of Biology, University of Florida, Gainesville, Florida 32611-7800, USA

<sup>5</sup>School of Marine and Tropical Biology, James Cook University, Townsville, 4811 Queensland, Australia

<sup>6</sup>Institut de Recherche pour le Développement, U 227 COREUS 2, CBETM, Université de Perpignan Via Domitia, 66860 Perpignan Cedex, France

**ABSTRACT:** Events occurring early in life history can have profound effects on the structure of populations and communities. In particular, susceptibility to predation is often highest early in life, and can greatly influence community structure. To better understand these events in reef-forming coral communities, we investigated how spatial variation in recruitment and early post-settlement predation influenced the spatial structure of a coral assemblage. Over a 5 yr period, we compared recruitment of corals and abundance of juveniles and adults at a combination of 3 locations and 3 depths in French Polynesia. We then measured mortality of recruits (<3 mo old) and juveniles (about 1 to 4 yr old), and abundance of potential predators. Results demonstrate the crucial role of events occurring in the first weeks of the benthic stage. The abundance of scraping herbivorous parrotfishes explained substantial spatial variation in the mortality of recruits, but not juveniles, revealing a likely effect of incidental removal by grazing. Conversely, abundance of coral-feeding butterflyfishes explained substantial spatial variation in the mortality of juveniles. These findings underscore the importance of incidental mortality from grazing and specialized corallivory on coral populations. Moreover, these processes can play a key role in determining spatial patterns in coral assemblage structure.

**KEY WORDS:** Scleractinian corals · Recruitment · Predation · Grazing · Population structure · Coral reefs · Early life-history traits · Moorea · French Polynesia

*Resale or republication not permitted without written consent of the publisher*

## INTRODUCTION

Population structure and dynamics are influenced by a complex set of interacting factors acting on different stages of organisms' life cycles. For marine organisms with a dispersive larval phase, the supply of larvae can vary in time and space, and stochastic settlement can exert a major influence on spatial and temporal heterogeneity among relatively site-attached adult assemblages (Caley et al. 1996). However, population structure also depends on processes occurring in the period following settlement. Early post-settlement mortality is usually very high (e.g. >90% for marine invertebrates;

Gosselin & Qian 1997), and is both spatially and taxonomically variable (Dalby & Young 1992, Steele & Forrester 2002). Thus early post-settlement mortality is likely to have substantial effects on spatial patterns in abundance and, where taxonomic variation in mortality is present, on assemblage structure (Gosselin & Qian 1997, Steele & Forrester 2002, Almany & Webster 2006).

Predation is one of the most important biological processes affecting population dynamics and community structure, especially for species with juveniles or adults with small body sizes (Hixon 1991, Sundell 2006, Huang et al. 2008). Heavy predation on early life stages can play a major role in shaping assemblage structure

\*Email: penin@univ-perp.fr

for many organisms, including plants, fish and marine invertebrates (Ostfeld et al. 1997, Osman & Whillatch 2004, Almany & Webster 2006). Scleractinian corals, in particular, are subject to high mortality early in life (e.g. Wilson & Harrison 2005) which can be spatially, taxonomically and temporally variable (Babcock & Mundy 1996, Baird & Hughes 2000, Vermeij 2006). Predation is a possible cause of a large part of this mortality, even if direct evidence is scarce (Sammarco 1985, Christiansen et al. 2009). Therefore, corals are a good model for investigating effects of early stage mortality from predation on population and assemblage structure. Moreover, scleractinian corals are the key habitat-forming and foundation species of coral reef ecosystems (Jones et al. 2004); therefore, understanding the processes that maintain their populations is of crucial importance given increasing rates of coral mortality on reefs globally (Hughes et al. 2003).

The non-reproductive benthic phase of corals can be separated into a recruit stage, i.e. corals invisible to the naked eye on natural substrata, generally aged less than 1 yr, and a juvenile stage, observable *in situ* (>1 cm) and typically aged at least 1 yr (Banks & Harriott 1996, Chiappone & Sullivan 1996; Fig. 1). Most studies conducted on early post-settlement mortality of corals have focused either on recruits or juveniles, but rarely on both, probably because the techniques used to investigate each stage are different. Consequently,

the relative importance of events occurring during each of these stages remains largely unknown. Recruit and juvenile stages are ecologically very different. Sizes vary by up to an order of magnitude between these stages (i.e. 1 mm at settlement versus ~1 cm after 1 yr), and many processes such as mortality are size-dependent in corals (Brock 1979, Babcock 1985, Vermeij 2006). In addition, organisms interacting through competition or predation with recruits are likely to be different from those interacting with juveniles and/or to have differing severity in their effect on recruits versus juveniles (Christiansen et al. 2009).

In the present study, we examined the effects of recruitment and early post-settlement mortality in structuring adult coral assemblages by comparing the spatial distribution of recruits, juveniles and adults over a period of 5 yr. In addition, we assessed the extent to which spatial variation in grazing and corallivory from fishes and macroinvertebrates may explain spatial patterns in recruit and juvenile mortality. A growing body of studies highlights the capacity of some grazers to be detrimental to adult corals (Miller & Hay 1996, Grottoli-Everett & Wellington 1997, Rotjan & Lewis 2005, Rotjan & Lewis 2008). However, the effect of corallivory on young corals has received little attention, despite the fact that removal of such corals is likely to be a major source of mortality, especially during the period immediately following settlement (Brock 1979, Sato 1985,

Mumby 2009). Grazing is as an important ecological process on coral reefs, benefiting corals at the expense of their competitors for space, such as macroalgae (Hixon 1997, Mumby et al. 2007). However, the incidental removal of recruits by grazers is a major source of mortality for some sessile organisms (Denley & Underwood 1979, Stoner 1990), and probably for coral recruits as well, given their small size and their interspersions with algae (Brock 1979, Sato 1985). To identify and quantify the effects of grazing and corallivory on early stage mortality, we estimated the mortality of recruits and juveniles in field conditions and then determined how much of the spatial variation in this mortality could be explained by variation in the abundances of potential predators. To extend previous studies which have focused either on recruits (e.g. Hughes et al. 1999) or juveniles (e.g. Ruiz-Zarate & Arias-Gonzales 2004) exclusively, we explicitly compared mortality patterns during these 2 life stages.

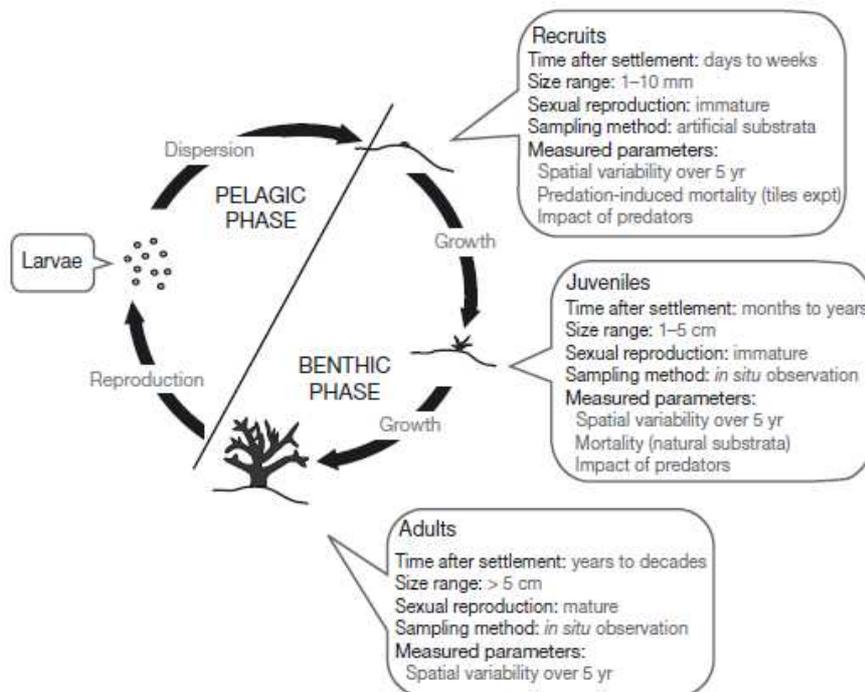


Fig. 1. Coral life cycle, showing the specificities of the 3 benthic stages—recruit, juvenile and adult—and the parameters measured in the present study

## MATERIALS AND METHODS

**Sampling stations.** The present study was conducted at Moorea (17° 30' S, 149° 50' W), in the Society Archipelago, French Polynesia. Sampling was undertaken on the outer reef slope in 3 water depths (6, 12 and 18 m) at each of 3 locations (Vaipahu, Tiahura and Haapiti), giving a total of 9 stations. Haapiti is located on the western shore and is directly exposed to the prevailing SW swell, while the other locations are situated on the northern shore and are more sheltered. Previous studies have demonstrated significant variation in coral recruitment (Adjeroud et al. 2007a) and juvenile and adult abundance (Penin et al. 2007) among these locations and depths. For a more detailed description of these sites, see Penin et al. (2007).

**Recruitment patterns.** To assess variation in settlement among stations, 20 unglazed terracotta tiles (11 × 11 × 1 cm) were deployed at each station following the direct attachment method (Mundy 2000). Each settlement plate was attached to the substratum using a small stainless steel base plate with a stainless steel bolt secured to the centre of the plate. The base plates were attached to the substratum with 2 plastic expansion plugs inserted through holes in the base plate into the substratum. The settlement plates were secured to the base plate with a stainless steel wing nut. The base plates were placed flush with the substratum and the heads of the plastic plugs provided a gap of about 1 cm between the settlement plate and the base plate, creating a gap habitat. Two consecutive sets of tiles were deployed on the base plates for 3 mo during the main recruitment period (September to December and December to March; Adjeroud et al. 2007a) every year for 5 yr (2001–2002 to 2005–2006). The same base plates were kept in place during the whole experiment, so that the tiles were relocated at the exact same place. Once collected, all tiles were bleached and sun-dried, and then coral recruits present on each surface of the tiles (upperside, underside and edges) were counted and identified using a dissecting microscope. At this stage of development, the micro-architecture of the corallum is not sufficiently developed to allow high taxonomic resolution; therefore, recruits were categorized to each of the 3 families that together constitute the overwhelming majority of coral cover in this reef system (Acroporidae, Pocilloporidae and Poritidae), following Babcock et al. (2003). In Moorea, the family Acroporidae only encompasses 3 genera (*Acropora*, *Montipora* and the uncommon *Astreopora*), whereas Pocilloporidae and Poritidae are each represented by only 1 genus (*Pocillopora* and *Porites*, respectively). All *Acropora*, *Montipora*, *Pocillopora* and *Porites* species for which reproductive data exist are broadcast spawners on the outer slopes of Moorea.

Comparison of recruitment on natural and artificial substrata showed that natural spatial variation of recruit abundance among stations was conserved on tiles, and relative abundance of the 3 families studied (Acroporidae, Pocilloporidae and Poritidae) was similar on tiles and on natural substrata (Appendix 1). As a consequence, the use of tiles does not introduce a bias in the comparison of spatial patterns of recruits, juveniles and adults among the study stations.

**Juvenile and adult abundance patterns.** Juveniles were defined as colonies with maximum diameters between 1 and 5 cm, whereas colonies >5 cm maximum diameter were regarded as adults (e.g. Miller et al. 2000). For each of the 6 major genera (*Pocillopora*, *Acropora*, *Porites*, *Pavona*, *Montastrea* and *Montipora*), colonies <5 cm maximum diameter are most likely non-reproductive (Harrison & Wallace 1990). Juvenile and adult corals were sampled on natural reef substrates along 3 replicate permanent 10 × 1 m belt transects at each station, once a year for 5 yr (2003 to 2007). All the colonies at least partially enclosed in the belt transects were counted and identified to the genus level. Because juveniles are at least 1 yr old, sampling was initiated 1 yr after the first recruitment sampling. Transects were parallel to the depth contour and separated by >2 m. Spearman non-parametric correlations were used to determine the relationships among recruit, juvenile and adult abundance variation among stations. Because juvenile and adult assemblages are the result of several years of recruitment, data were pooled among years for the main analysis, the objective being to determine if spatial variation in juvenile and adult abundance was correlated with spatial variations in recruitment patterns over time. Nevertheless, year-by-year analyses were also carried out to ensure that results of the pooled analysis were consistent with those for individual years.

**Effect of predation on recruit mortality.** A manipulative experiment was used to determine the predation-induced mortality rate at the 9 study stations. Four PVC racks containing 6 tiles each were deployed at each station for 3 mo during the main recruitment period (December to March). PVC racks (53 × 37 cm) were attached flush with the substratum with polyamide strings. On each PVC rack, 6 unglazed terracotta tiles were attached horizontally using a stainless steel bolt. To maintain a gap between the tiles and the PVC rack, drops of silicone glue of about 1 cm high were used to act as shock absorbers. After 3 mo, half of the tiles from each of the 36 experimental racks were turned over. Initially, the underside of the tiles was protected from predation by macropredators, as the gap between the bottom of the tile and the PVC rack did not exceed 1 cm. After being turned upside down, the underside of the tiles was exposed to predators.

After 7 more days, all tiles were brought back to the laboratory and bleached for further examination under a dissecting microscope. The number of intact and broken recruit skeletons was recorded on each tile. The effect of overturning tiles on the abundance of intact recruits was assessed using a 3-way ANOVA (site  $\times$  depth  $\times$  treatment). To ensure residual variation was approximately Gaussian and homoscedastic, data were square root transformed prior to analysis. Mortality caused by predation was calculated for each rack by subtracting the number of intact recruits on overturned tiles from the number of intact recruits on control (not flipped) tiles. As a consequence, only the predation inducing partial or total skeleton damage is included in what is hereinafter called predation-induced mortality. Although some natural variation in recruit densities among tiles was undoubtedly present (Baird & Hughes 1997), this was not expected to create differences in initial abundance between the control and manipulated batches (each containing 12 tiles per station), since tiles for the 2 treatments were interspersed with one another on the same racks. Nevertheless, given low enough mortality and variation in initial abundance among tiles, it was possible for exposed tiles to end up with more recruits than protected ones. However, this only happened at 1 of our 9 stations (T18): we thus set mortality for this station to zero.

The abundance of potential predators was quantified at all 9 stations for comparison with recruit mortality. Invertebrate predators (*Acanthaster planci*, grazing urchins and carnivorous mollusks) were counted on each of the 3 permanent belt transects present at every station. These censuses were conducted once during the day and once at night, except at Haapiti, where censuses were conducted only during the day for logistical and safety reasons. Due to the very low abundance of potential invertebrate predators on the outer reef slopes of Moorea during the present study (in total, only 4 and 5 grazing urchins were counted during day and night censuses, respectively, and 3 *A. planci* during night censuses), only predation by fish was considered. Most specialized corallivore fish in Moorea are Chaetodontidae (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983), but some select species from several other families including the Balistidae, Labridae and Monacanthidae also feed on corals (Cole et al. 2008). In addition, other families of fishes that are predominantly herbivorous (e.g. Scaridae) may cause incidental mortality of young corals while scraping algae from carbonate substrates (Hixon 1997, Cole et al. 2008).

Fishes of the families Chaetodontidae, Balistidae, Monacanthidae, Labridae, Acanthuridae and Scaridae were counted and identified in belt transects of 100 m<sup>2</sup> (2  $\times$  50 m). At each station, counting was repeated 3

times on 2 consecutive days during the period when coral recruit mortality was measured (i.e. 10 to 15 March 2005). As all the targeted species are diurnal, counting was performed after 10:00 h and before 16:00 h.

Linear mixed effect models were used to assess the relationship between recruit mortality and abundance of the families Acanthuridae, Balistidae, Chaetodontidae, Monacanthidae, Labridae and Scaridae, using station as a random effect. Box-Cox transformations of the data were used to ensure an approximately Gaussian distribution of the residuals. Each linear mixed effect model was then tested against the corresponding model omitting the random effect using a likelihood ratio test. When there was no significant difference between the 2 models, the simpler model (i.e. the model omitting the random effect) was used for statistical inference.

**Juvenile mortality patterns.** Juvenile mortality was evaluated at each station for 2 different periods of time, and mortality patterns were then compared with potential predator abundance. To characterize juvenile mortality, 10 to 16  $\times$  1 m<sup>2</sup> permanent quadrats were randomly selected along each of the 3 permanent belt transects at each station. All the juvenile colonies were counted, identified to genus and mapped. The number of quadrats varied as a function of juvenile abundance in order to sample at least 50 juveniles per station. Quadrats were re-surveyed after 4 and 14 mo (in August 2004 and June 2005, respectively) to determine juvenile survivorship. Spatial variation of juvenile mortality was assessed using 2-way ANOVA (Location  $\times$  Depth) on percent mortality after 4 and 14 mo. To ensure residual variation was approximately Gaussian and homoscedastic, data were arcsine transformed prior to analysis.

Juvenile coral mortality patterns were then compared with the patterns of fish abundance of the families Acanthuridae, Balistidae, Chaetodontidae, Labridae, Monacanthidae and Scaridae. As described above, linear mixed effects models using station as a random effect and the corresponding models omitting the random effect were used to assess the correlation between abundance of the different fish families and juvenile coral mortality.

## RESULTS

### Relationships among recruits, juveniles and adults

Three main families, Pocilloporidae (genus *Pocillopora*), Acroporidae (genera *Acropora*, *Montipora* and *Astreopora*) and Poritidae (genus *Porites*), accounted for more than 70% of corals recorded in each life history stage (Fig. 2), and so limited consideration was given to other taxa. Relative contributions of families in

the adult assemblage were very similar to those of the juvenile assemblage (respectively, Pocilloporidae: 30.7 and 30.3%, Acroporidae: 25.2 and 26.9%, Poritidae: 14.1 and 13.0%), but the recruit assemblage differed from juvenile and adult assemblages, with a much higher proportion of Pocilloporidae (68.0%) and a lower proportion of Acroporidae (11.7%).

For the total assemblage (all taxa pooled), mean abundance of juveniles over 5 yr was positively correlated with adult abundance (Table 1). However, there was no correlation between mean abundances of recruits and adults, nor was there a correlation between mean abundances of recruits and juveniles. Year-by-year correlations carried out on all taxa pooled support these results (Table S1 in the online Supplement available at [www.int-res.com/articles/suppl/m408p055\\_supp.pdf](http://www.int-res.com/articles/suppl/m408p055_supp.pdf)). Specifically, juvenile–adult correlations were positive in all 15 year-by-year comparisons, and about half were individually statistically significant. In contrast, for the comparisons involving recruits, the direction of correlation varied among years, and none of the year-by-year comparisons were statistically significant. Variations in the abundance of recruits for the 5 yr of the study are presented in Fig. S1 in the Supplement, and recruitment patterns across the 9 study stations are presented in Adjeroud et al. (2007a).

Relationships among recruits, juveniles and adults varied among taxa (Tables 1 & S1). For Pocilloporidae, there were no significant correlations among recruit, juvenile and adult abundance: neither pooled nor year-by-year correlations were significant. For Acroporidae, mean juvenile abundance was positively and significantly correlated with mean recruit abundance over 5 yr, and juvenile abundance of individual years was generally correlated with recruit abundance over 5 yr. Juvenile abundance was also positively and sig-

Table 1. Non-parametric correlations among abundance at the 9 sampling stations of recruits, juveniles and adults for all taxa pooled, Pocilloporidae, Acroporidae and Poritidae. All years pooled.  $\rho$ : Spearman non-parametric correlation coefficient; ns: not significant

	Recruits		Juveniles	
	$\rho$	p	$\rho$	p
<b>All taxa pooled</b>				
Adults	0.167	ns	0.690	<0.0001
Juveniles	0.233	ns		
<b>Pocilloporidae</b>				
Adults	0.233	ns	-0.016	ns
Juveniles	-0.433	ns		
<b>Acroporidae</b>				
Adults	0.567	ns	0.567	0.0002
Juveniles	0.833	0.0184		
<b>Poritidae</b>				
Adults	0.770	0.0294	0.458	0.0197
Juveniles	0.748	0.0034		

nificantly correlated with adult abundance over 5 yr, and each of the correlation coefficients for the corresponding year-by-year comparisons were positive as well. Correlations between juvenile and adult abundance were also ubiquitously positive. Conversely, recruit abundance was not significantly correlated with adult abundance, although it is worth noting that, as with the other Acroporidae comparisons, all of the year-by-year correlation coefficients were positive. For Poritidae, all of the pooled correlations involving recruits, adults and juveniles were positive and statistically significant, and all of the correlation coefficients for the year-by-year comparisons were positive as well.

### Effect of predation on recruit mortality

Intact recruits were more abundant on control tiles (10.92 recruits tile<sup>-1</sup>) than on overturned tiles (8.39 recruits tile<sup>-1</sup>; ANOVA,  $F_1 = 14.068$ ,  $p = 0.0002$ ), and varied among locations and depths ( $F_2 = 9.362$ ,  $p < 0.0001$  and  $F_2 = 23.785$ ,  $p < 0.0001$ ), with no significant interaction.

Recruit mortality 1 wk after exposing the underside of tiles to potential predators and grazers varied from 0% at Stn T18 to 69.2% at Stn T6, with a mean of 23.7% (Fig. 3). There was no evidence for a random effect of station (ANOVA,  $p > 0.05$ ). However, recruit mortality was positively and significantly related to the local abundance of Scaridae (linear model,  $R = 0.804$ ,  $p = 0.0157$ ) (Fig. 4), but not Acanthuridae, Balistidae, Chaetodontidae, Labridae or Monacanthidae (all  $p > 0.05$ ).

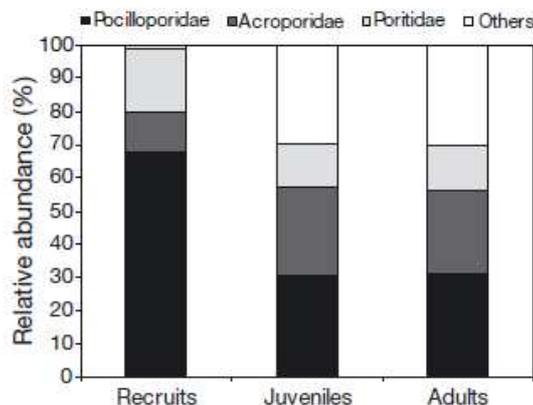


Fig. 2. Proportion of Pocilloporidae, Acroporidae, Poritidae and other families in recruit, juvenile and adult coral assemblages around Moorea (all stations pooled)

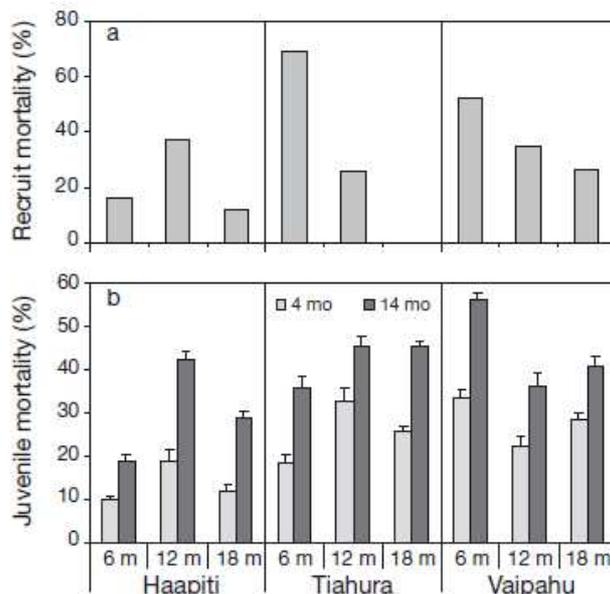


Fig. 3. Early stage mortality. (a) Predation-induced mortality of recruits during 1 wk at the 9 stations, calculated as the difference between abundance of intact recruits on control and overturned tiles. At 18 m at Tiahura (Stn T18), abundance of recruits was slightly higher on overturned tiles than on control tiles; mortality was thus set to 0. (b) Mean juvenile mortality over 4 and 14 mo at the 9 stations. Error bars: +SE

#### Mortality patterns of juvenile corals

Mean ( $\pm$ SD) juvenile mortality was  $23.6 \pm 8.2\%$  after 4 mo and  $39.4 \pm 10.6\%$  after 14 mo (all stations and genera pooled). Mortality rates varied significantly among locations and depths (ANOVA, 4 mo: Location:  $F_2 = 6.452$ ,  $p = 0.0027$ ; 14 mo: Location  $\times$  Depth:  $F_4 = 28.48$ ,  $p = 0.0288$ ; Location:  $F_2 = 6.000$ ,  $p = 0.037$ ) (Fig. 2). However, patterns of spatial variation were very similar after 4 and 14 mo (Fig. 3).

Juvenile mortality was positively and significantly related to local abundance of Chaetodontidae (linear model, 4 mo:  $R = 0.458$ ,  $p = 0.0270$ ; 14 mo:  $R = 0.464$ ,  $p = 0.0464$ ) (Fig. 4), but not Acanthuridae, Balistidae, Labridae, Monacanthidae or Scaridae (all  $p > 0.05$ ).

#### DISCUSSION

The spatial patterns and taxonomic composition of adult coral populations at Moorea did not reflect spatial and taxonomic variation in recruitment rates, as measured by the relative abundance of different taxa settling to terracotta tiles. This suggests that differences in mortality during the early post-settlement phase among the major coral taxa, among locations and among depths can be important in determining the final taxonomic composition and spatial distribution of coral assemblages. Discrepancies among families in maintenance processes are probably linked with specific life history traits. Pocilloporidae appeared to settle in disproportionately higher abundance compared to other families, but then probably experienced higher rates of early post-settlement mortality. *Pocillopora* is generally described as an opportunistic genus, capable of high recruitment but presenting high turnover and mortality (Tomascik et al. 1996, Adjeroud et al. 2007b). Contrary to other families, the relative abundance of juvenile and adult Poritidae was positively correlated with local densities of recruits among stations and throughout the 5 yr study. For this family, higher abundance of recruits appeared to translate directly to higher abundance of juveniles and adults. Poritidae are characterized by a high resistance to harsh conditions, such as high turbidity and variable salinity (Wittenberg & Hunte 1992), and natural disturbances, in particular coral bleaching (Baird & Marshall 2002), which is a recurrent event on the reefs of

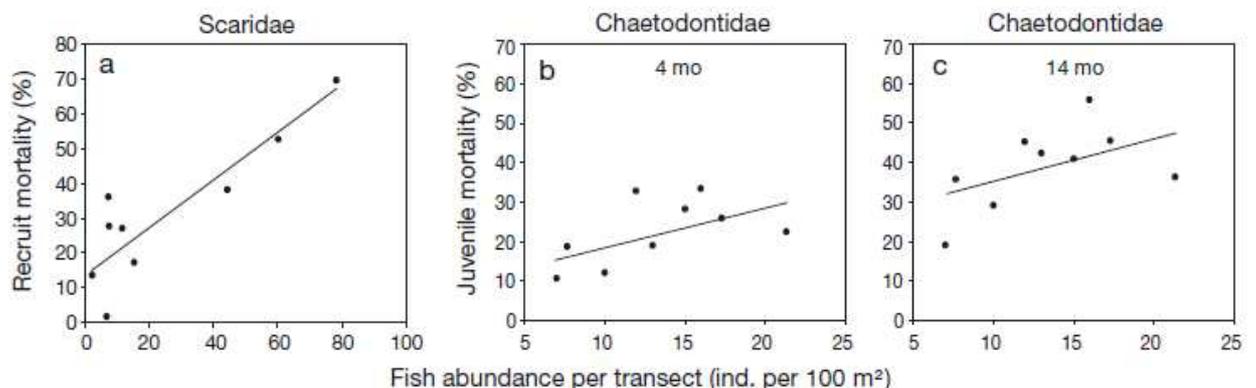


Fig. 4. Influence of fish predation on early stage mortality. (a) Predation-induced mortality of recruits during 1 wk versus abundance of scarids at the 9 study stations. (b) Mean juvenile mortality over 4 mo versus abundance of Chaetodontidae. (c) Mean juvenile mortality over 14 mo versus abundance of Chaetodontidae



Fig. 5. Tile immersed for 3 mo, showing typical Scaridae bite marks

Moorea (Adjeroud et al. 2009). This higher resistance may be responsible for lower post-settlement mortality and the strong relationship between recruit, juvenile and adult abundance. For Acroporidae, spatial distribution of juveniles was largely dependent upon previous recruitment events and adult distribution was also contingent on juvenile patterns, but we failed to detect any significant relationship between recruit and adult patterns. Thus, for this family, it is difficult to discriminate the relative importance of recruitment and early stage mortality. It is possible, particularly for the abundant genus *Acropora*, that some of the adults originate as asexually generated fragments (Smith & Hughes 1999), which could explain the absence of a relationship between adult and recruit distributions.

In the present study, local densities of Scaridae explained 65% of the spatial variation in recruit mortality associated with exposing settlement substrates to potential predators and grazers, suggesting that incidental mortality by grazing parrotfishes was responsible for a substantial proportion of the high predation induced recruit mortality (27% in 7 d). Scaridae, while highly diverse in their ecology, are the primary family of fishes responsible for recurrent grazing of reef substrates (Bellwood et al. 2004, Mumby et al. 2007). At our stations, this family was mainly represented by *Chlorurus sordidus* (42.5%), *Scarus psittacus* (41.5%), *S. oviceps* (5.7%), *S. globiceps* (4.8%) and *S. altipinnis* (2.1%), the other species representing less than 1% of the scarid assemblage. These Scaridae consume algae

by grazing the substratum, removing both calcareous material and algal organic matter. Although some Scaridae are able to detect and avoid small corals (3 mm; Birkeland 1977), it is likely that many smaller recruits are included in the substantial amount of coral material that they ingest (Bellwood et al. 2004). The high abundance of Scaridae in Moorea (Galzin 1987), their method of grazing and the numerous scrape marks typical of Scaridae grazing activity on settlement tiles (Fig. 5) support the hypothesis of a causal relationship between Scaridae abundance and recruit mortality. Other possible sources of recruit mortality include changes in environmental conditions due to the overturning of the tiles. In particular, light levels and sedimentation will be higher on overturned tiles, although in these high energy stations, sediment is unlikely to accumulate, nor are light levels likely to stress the corals and damage their skeletons.

Spatial patterns of juveniles were highly correlated with those of adults, suggesting juvenile mortality was not sufficiently variable in space and/or intensity to influence spatial pattern in adult abundances. Scarid abundance explained significant spatial variation in recruit mortality but not juvenile mortality, suggesting that juveniles were less susceptible to incidental mortality due to grazers than recruits (Christiansen et al. 2009). However, Chaetodontidae abundance explained a significant part of juvenile mortality, suggesting an effect of specialized corallivory, as observed for adult corals. Chaetodontidae are the most abun-

dant and specialized coral feeders, and corals represent an important part (between 60 and 100%) of the diet of abundant chaetodontid species in Moorea like *Chaetodon pelewensis*, *C. reticulatus* and *C. ornatus* (Harmelin-Vivien & Bouchon-Navaro 1983). While butterflyfishes rarely kill adult corals (Rotjan & Lewis 2008), polyp feeding may be sufficient to kill small corals. Moreover, differential feeding by butterflyfishes can influence the outcomes of interspecific competition and patterns of abundance for major prey species (Neudecker 1979). Importantly, most butterflyfishes target either Acroporidae or Pocilloporidae (Pratchett 2005), having a disproportionate impact on these corals. This highlights the need for further examination of the role of corallivory on different coral life cycle stages.

Mortality rates of juvenile corals in Moorea (10 to 33% over 4 mo and 19 to 56% over 14 mo, depending on the station) are quite similar to those observed elsewhere: in Florida, annual mortality in Biscayne Bay ranged from 22 to 49% (Miller et al. 2000); in Bonaire, mortality rates were 32% over 6 mo (Bak & Engel 1979); on the Great Barrier Reef, annual mortality of juveniles was 36% (Connell 1973). Potential sources of juvenile mortality are numerous and include competition with other benthic organisms, and sedimentation (Miller & Hay 1996, Grottoli-Everett & Wellington 1997, Rotjan & Lewis 2005, Rotjan & Lewis 2008). While we cannot eliminate these factors as sources of mortality in the present study, the correlation with predator abundance suggests predation may have an important and underappreciated role in population dynamics of susceptible coral species.

In conclusion, we show that there are marked differences in the proportional representation of major coral families at different life history stages in Moorea. Specifically, Pocilloporidae are overrepresented in assemblages of coral recruits compared to those of juveniles and adults. In addition, spatial variation in recruit abundance was a poor predictor of spatial variation in abundance for Acroporidae and Pocilloporidae, whereas a strong positive correlation was found for Poritidae. Moreover, our analyses indicate that spatial variation in predation is likely to play a significant role in the distribution of adult corals. Specifically, incidental predation by Scaridae explained substantial spatial variation in mortality of recruits, whereas corallivory by Chaetodontidae explained a large proportion of the spatial variation in juvenile coral mortality. These findings support an emerging consensus that predation on early life stages (including incidental predation) is a major cause of population regulation and the structure of assemblages in marine organisms (Gosselin & Qian 1997, Almany & Webster 2006). Most research on the effects of fishes on coral reefs has emphasized the indi-

rect benefits of grazing, e.g. reducing algal abundance and facilitating coral recruitment and growth (McCook et al. 2001, Bellwood et al. 2004, Mumby 2009). We show that there are also important direct effects, with the feeding activities of different fish influencing assemblage structure of corals by causing mortality on different stages in the coral life cycle.

*Acknowledgements.* We thank Y. Chancerelle, T. Lison de Loma, J. Algret, P. Ung, E. Rouanet and numerous students for their help with fieldwork. This research was conducted at USR CNRS-EPHE 3278 CRIOBE, and was supported by grants from the French Ministère de l'Éducation Nationale, de la Recherche et de la Technologie, from the Plan Pluri Formation EPHE and from the French Ministère de l'Outre-Mer.

#### LITERATURE CITED

- ▶ Adjeroud M, Penin L, Carroll A (2007a) Spatio-temporal heterogeneity in coral recruitment around Moorea, French Polynesia: implications for population maintenance. *J Exp Mar Biol Ecol* 341:204–218
- ▶ Adjeroud M, Pratchett M, Kospartov M, Lejeune C, Penin L (2007b) Small-scale variability in the size structure of scleractinian corals around Moorea, French Polynesia: patterns across depths and locations. *Hydrobiologia* 589: 117–126
- ▶ Adjeroud M, Michonneau F, Edmunds PJ, Chancerelle Y and others (2009) Recurrent disturbances, recovery trajectories, and resilience of coral assemblages on a South Central Pacific reef. *Coral Reefs* 28:775–780
- ▶ Almany G, Webster M (2006) The predation gauntlet: early post-settlement mortality in reef fishes. *Coral Reefs* 25: 19–22
- Babcock RC (1985) Growth and mortality in juvenile corals (*Goniastrea*, *Platygyra* and *Acropora*): the first year. *Proc 5th Int Coral Reef Congr* 4:355–360
- ▶ Babcock RC, Mundy C (1996) Coral recruitment: consequences of settlement choice for early growth and survivorship in two scleractinians. *J Exp Mar Biol Ecol* 206: 179–201
- Babcock RC, Baird AH, Piromvaragorn S, Thomson DP, Wills BL (2003) Identification of scleractinian coral recruits from Indo-Pacific Reefs. *Zool Stud* 42:211–226
- Baird AH, Hughes TP (1997) Spatial variation in coral recruitment around Lizard Island, Australia. *Proc 8th Int Coral Reef Symp* 2:1207–1210
- ▶ Baird AH, Hughes TP (2000) Competitive dominance by tabular corals: an experimental analysis of recruitment and survival of understorey assemblages. *J Exp Mar Biol Ecol* 251:117–132
- ▶ Baird AH, Marshall PA (2002) Mortality, growth and reproduction in scleractinian corals following bleaching on the Great Barrier Reef. *Mar Ecol Prog Ser* 237:133–141
- ▶ Bak RPM, Engel MS (1979) Distribution, abundance and survival of juvenile hermatypic corals (Scleractinia) and the importance of life history strategies in the parent coral community. *Mar Biol* 54:341–352
- Banks SA, Harriott VJ (1996) Patterns of coral recruitment at the Gneering Shoals, southeast Queensland, Australia. *Coral Reefs* 15:225–230
- ▶ Bellwood DR, Hughes TP, Folke C, Nyström M (2004) Confronting the coral reef crisis. *Nature* 429:827–833
- Birkeland CE (1977) The importance of rate of biomass accumulation in early successional stages of benthic communi-

- ties to the survival of coral recruits. Proc 3rd Int Coral Reef Symp 1:15–21
- ▶ Brock R (1979) An experimental study on the effects of grazing by parrotfishes and role of refuges in benthic community structure. Mar Biol 51:381–388
  - ▶ Caley MJ, Carr MH, Hixon MA, Hughes TP, Jones GP, Menge BA (1996) Recruitment and the local dynamics of open marine populations. Annu Rev Ecol Syst 27:477–500
  - ▶ Chancerelle Y (2000) Méthodes d'estimation des surfaces développées de coraux scléactiniaires à l'échelle d'une colonie ou d'un peuplement. Oceanol Acta 23:211–219
  - Chiappone M, Sullivan K (1996) Distribution, abundance and species composition of juvenile scleractinian corals in the Florida reef tract. Bull Mar Sci 58:555–569
  - ▶ Christiansen N, Ward S, Harii S, Tibbetts I (2009) Grazing by a small fish affects the early stages of a post-settlement stony coral. Coral Reefs 28:47–51
  - Cole AJ, Pratchett MS, Jones GP (2008) Diversity and functional importance of coral-feeding fishes on tropical coral reefs. Fish Fish 9:286–307
  - Connell JH (1973) Population ecology of reef-building corals. In: Jones OA, Endean R (eds) Biology and geology of coral reefs, Vol II. Academic Press, New York, p 205–245
  - ▶ Dalby JE Jr, Young CM (1992) Role of early post-settlement mortality in setting the upper limit of ascidians in Florida epifaunal communities. Mar Ecol Prog Ser 80:221–228
  - ▶ Denley EJ, Underwood AJ (1979) Experiments on factors influencing settlement, survival, and growth of two species of barnacles in New South Wales. J Exp Mar Biol Ecol 36:269–293
  - ▶ Galzin R (1987) Structure of fish communities of French Polynesian coral reefs. II. Temporal scales. Mar Ecol Prog Ser 41:137–145
  - ▶ Gosselin LA, Qian PY (1997) Juvenile mortality in benthic marine invertebrates. Mar Ecol Prog Ser 146:265–282
  - ▶ Grotoli-Everett AG, Wellington GM (1997) Fish predation on the scleractinian coral *Madracis mirabilis* controls its depth distribution in the Florida Keys, USA. Mar Ecol Prog Ser 160:291–293
  - ▶ Harmelin-Vivien ML, Bouchon-Navaro Y (1983) Feeding diets and significance of coral feeding among Chaetodontid fishes in Moorea (French Polynesia). Coral Reefs 2:119–127
  - Harrison PL, Wallace CC (1990) Reproduction, dispersal and recruitment of scleractinian corals. In: Dubinsky Z (ed) Coral reefs, Vol 25. Elsevier, Amsterdam, p 133–207
  - Hixon MA (1991) Predation as a process structuring coral reef fish communities. In: Sale PJ (ed) The ecology of fishes on coral reefs. Academic Press, San Diego, CA, p 475–509
  - Hixon MA (1997) Effects of reef fishes on corals and algae. In: Birkeland C (ed) Life and death of coral reefs. Chapman & Hall, New York, p 230–248
  - ▶ Huang SC, Norval G, Tso IM (2008) Predation by an exotic lizard, *Anolis sagrei*, alters the ant community structure in betelnut palm plantations in southern Taiwan. Ecol Entomol 33:569–576
  - ▶ Hughes TP, Baird AH, Dinsdale EA, Moltschanivskyj NA, Pratchett MS, Tanner JE, Willis BL (1999) Patterns of recruitment and abundance of corals along the Great Barrier Reef. Nature 397:59–63
  - ▶ Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M and others (2003) Climate change, human impacts, and the resilience of coral reefs. Science 301:929–933
  - ▶ Jones GP, McCormick MI, Srinivasan M, Eagle JV (2004) Coral decline threatens fish biodiversity in marine reserves. Proc Natl Acad Sci USA 101:8251–8253
  - ▶ McCook LJ, Jompa J, Diaz-Pulido G (2001) Competition between corals and algae on coral reefs: a review of evidence and mechanisms. Coral Reefs 19:400–417
  - ▶ Miller MW, Hay ME (1996) Coral-seaweed-nutrient interaction on temperate reefs. Ecol Monogr 66:323–344
  - ▶ Miller MW, Weil E, Szmant AM (2000) Coral recruitment and juvenile mortality as structuring factors for reef benthic communities in Biscayne National Park, USA. Coral Reefs 19:115–123
  - ▶ Mumby PJ (2009) Herbivory versus corallivory: Are parrotfish good or bad for Caribbean coral reefs? Coral Reefs 28:683–690
  - ▶ Mumby PJ, Harborne AR, Williams J, Kappel CV and others (2007) Trophic cascade facilitates coral recruitment in a marine reserve. Proc Natl Acad Sci USA 104:8362–8367
  - ▶ Mundy CN (2000) An appraisal of methods used in coral recruitment studies. Coral Reefs 19:124–131
  - ▶ Neudecker S (1979) Effects of grazing and browsing fishes on the zonation of corals in Guam. Ecology 60:666–672
  - ▶ Osman RW, Whitlatch RB (2004) The control of the development of a marine benthic community by predation on recruits. J Exp Mar Biol Ecol 311:117–145
  - ▶ Ostfeld RS, Manson RH, Canham CD (1997) Effects of rodents on survival of tree seeds and seedlings invading old fields. Ecology 78:1531–1542
  - Penin L, Adjeroud M, Pratchett MS, Hughes TP (2007) Spatial distribution of juvenile and adult corals around Moorea (French Polynesia): implications for population regulation. Bull Mar Sci 80:379–389
  - ▶ Pratchett MS (2005) Dietary overlap among coral-feeding butterflyfishes (Chaetodontidae) at Lizard Island, northern Great Barrier Reef. Mar Biol 148:373–382
  - ▶ Rotjan RD, Lewis SM (2005) Selective predation by parrotfishes on the reef coral *Porites astreoides*. Mar Ecol Prog Ser 305:193–201
  - ▶ Rotjan RD, Lewis SM (2008) Impact of coral predators on tropical reefs. Mar Ecol Prog Ser 367:73–91
  - Ruiz-Zarate MA, Arias-Gonzales JE (2004) Spatial study of juvenile corals in the northern region of the Mesoamerican Barrier Reef System (MBRS). Coral Reefs 23:584–594
  - Sammarco PW (1985) The Great Barrier Reef vs. the Caribbean: comparisons of grazers, coral recruitment patterns and reef recovery. Proc 5th Int Coral Reef Congr 4:391–397
  - ▶ Sato M (1985) Mortality and growth of juvenile coral *Pocillopora damicornis* (Linnaeus). Coral Reefs 4:27–33
  - ▶ Smith LD, Hughes TP (1999) An experimental assessment of survival re-attachment and fecundity of coral fragments. J Exp Mar Biol Ecol 235:147–164
  - ▶ Steele MA, Forrester GE (2002) Early post-settlement predation on three reef fishes: effects of spatial patterns on recruitment. Ecology 83:1076–1091
  - ▶ Stoner DS (1990) Recruitment of a tropical colonial ascidian: relative importance of pre-settlement vs. post-settlement processes. Ecology 71:1682–1690
  - ▶ Sundell J (2006) Experimental tests of the role of predation in the population dynamics of voles and lemmings. Mammal Rev 36:107–141
  - Tomascik T, vanWoesik R, Mah A (1996) Rapid coral colonisation of a recent lava flow following a volcanic eruption, Banda Islands, Indonesia. Coral Reefs 15:169–175
  - ▶ Vermeij MJA (2006) Early life-history dynamics of Caribbean coral species on artificial substratum: the importance of competition, growth and variation in life-history strategy. Coral Reefs 25:59–71
  - ▶ Wilson J, Harrison P (2005) Post-settlement mortality and growth of newly settled reef corals in a subtropical environment. Coral Reefs 24:418–421
  - ▶ Wittenberg M, Hunte W (1992) Effects of eutrophication and sedimentation on juvenile corals. I. Abundance, mortality and community structure. Mar Biol 112:131–138

### Appendix 1. Estimation of bias introduced by the use of settlement tiles

To estimate eventual bias caused by the use of terracotta tiles in the sampling of recruits, we compared abundance and composition of recruits on 20 tiles deployed at each of the 9 study stations between September 2004 and December 2005 with abundance and composition of recruits on 20 pieces of natural substrata sampled in December 2005. Surface of pieces of natural substrata was estimated following Chancerelle (2000). Abundance ( $m^{-2}$ ) of recruits on tiles at the 9 stations was strongly correlated with abundance of recruits on natural substrata (Pearson correlation,  $R = 0.838$ ,  $p = 0.0029$ ), even if abundance was higher on

tiles than on natural substrata (Fig. A1a). Moreover, relative abundance of the families Acroporidae, Pocilloporidae and Poritidae did not significantly vary between natural and artificial substrata ( $\chi^2 = 0.9584$ ,  $p = 0.9609$ ) (Fig. A1b).

The present study aimed at comparing spatial variation of recruit abundance with spatial variations of juvenile and adult abundance. Since spatial patterns of variation and relative abundance of the studied taxa were consistent between artificial and natural substrata, we conclude that the use of terracotta tiles did not bias the results.

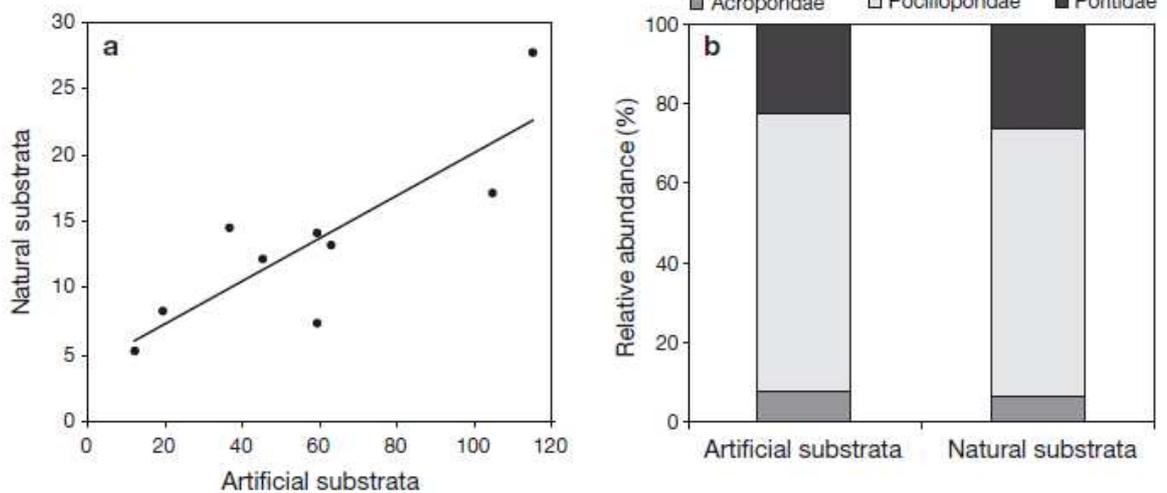


Fig. A1. (a) Mean recruit abundance ( $m^{-2}$ ) on artificial (tiles) versus natural substrata at the 9 study stations. (b) Relative abundance of Acroporidae, Pocilloporidae and Poritidae on artificial (tiles) and natural substrata

Editorial responsibility: Peter Edmunds,  
Northridge, California, USA

Submitted: October 6, 2009; Accepted: February 23, 2010  
Proofs received from author(s): May 31, 2010

## Curriculum Vitae

May 2011

**Mohsen KAYAL, PhD**  
(11 August 1982, French)

USR 3278 CNRS-EPHE  
CRIOBE (Moorea), CBETM (Perpignan)

[mohsen.kayal@univ-perp.fr](mailto:mohsen.kayal@univ-perp.fr)

117 rue du Colonel Fabien, 95390 Saint-Prix, France  
Mob: +33 (0)6 28 75 70 80

### Objective & Interests

#### Coral ecology

Ecology, Marine biology, Population and community dynamics, Coral reefs, Biodiversity, Climate change

### Academic career

- 2007-2011** Centre de Recherches Insulaires et Observatoire de l'Environnement Moorea (Fr-Poly)  
Centre de Biologie et Ecologie Tropicale et Méditerranéenne Perpignan (Fr)  
*PhD student in Reef Ecology* CRIOBE – CBETM USR 3278 CNRS-EPHE  
Population dynamics of Scleractinian corals in a fragmented insular system (French Polynesia): importance of species life history traits, susceptibility to natural disturbances, and implications for population trajectories and resilience of coral reefs
- 2005-2006** Université Paris VI Pierre & Marie Curie, EPHE Marine stations (Fr)  
*MSc student in Marine Biology (2<sup>nd</sup> year)* Perpignan (Fr)  
Oceanography, Marine biology, Benthic ecology and benthos-pelagos coupling, Reef ecology
- 2004-2005** Université du Québec à Rimouski (UQAR) Rimouski (Ca)  
Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER)  
*MSc student in Marine Biology (1<sup>st</sup> year), CREPUQ exchange (France-Québec)*  
Oceanography, Benthic ecology, Numerical ecology, Marine organic chemistry
- 2001-2004** Université Cergy-Pontoise, Université Paris VI Pierre & Marie Curie Cergy-Pontoise (Fr)  
*BSc student in Ecology* Paris (Fr)  
Physiology, ecology, and evolution of animals and plants, General biology and chemistry
- 1998-2001** Louis-Armand high school Eaubonne (Fr)  
*Student in Sciences*  
High school diploma in Sciences

## Professional experience in science

- 2007-2011** CRIOBE – CBETM, USR 3278 CNRS-EPHE Moorea (Fr-Poly)  
**PhD student in Reef Ecology** *Dr Mehdi Adjeroud* [mehdi.adjeroud@ird.fr](mailto:mehdi.adjeroud@ird.fr) Perpignan (Fr)  
\*Quantitative survey of coral population dynamics (measurements of recruitment, growth, and mortality rates) of the three major taxa on the outer reef slopes of Moorea (9 stations) and Raiatea (6 stations), French Polynesia (*paper in prep.*)  
\*Quantification of diverse biotic (predation and competition) and abiotic factors (water motion, light, sedimentation, rugosity) and evaluation of their impacts on coral population dynamics (*paper in prep.*)  
\*Computational modelling of coral population dynamics to predict trajectories of coral populations under different scenarios (work in process with the supervision of a MSc student, *Julie Vercelloni*)  
\*Experimentation of indirect positive interactions among corals exposed to a population outbreak of the predator *Acanthaster planci* (Kayal *et al.* in press, journal *Coral Reefs*)  
\*Field work on remote sites on the outer reef slopes of Moorea and Raiatea using SCUBA (650+ dives)
- June 2006** Pulau Aug, Malaysia National parks Malaysia (My)  
**Volunteer in Conservation Biology** [www.reefcheck.org](http://www.reefcheck.org)  
Reef Check: fish, benthos survey using SCUBA (10+ dives)
- February-June 2006** National University of Singapore (NUS) Singapore (Sg)  
**MSc thesis in Reef Ecology** *Pr Loke Ming Chou* [dbsc1m@nus.edu.sg](mailto:dbsc1m@nus.edu.sg)  
Coral reef recruitment and restoration project  
\*Experimentation of the impact of substrate motion on survivorship and growth of juvenile corals on Singapore reefs  
\*Field work on the reef crest using SCUBA (30+ dives)
- September 2005** European Space Agency (ESA) - ERASMUS Banyuls-sur-Mer (Fr)  
**Stage and conferences in Exobiology** *Dr Marie-Christine Maurel* [maurel@ijm.jussieu.fr](mailto:maurel@ijm.jussieu.fr)  
Life in Space and Origins of Life
- January-May 2005** Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER) Rimouski (Ca)  
**Internship in Marine Chemistry** *Pr Jean-Pierre Gagné* [jean-pierre\\_gagne@uqar.qc.ca](mailto:jean-pierre_gagne@uqar.qc.ca)  
Characterisation of natural organic matter using Scanning Electron Microscopy
- September 2004** Institut des Sciences de la Mer de Rimouski (ISMER) Rimouski (Ca)  
**Mission on board on the research vessel Coriolis II, estuary and Gulf of the Saint-Laurent river**  
Sampling and analysis in marine biology, geology, physics, and chemistry
- June-July 2004** Ecole Nationale Supérieure (ENS) UMR 7625 CNRS Paris (Fr)  
**Internship in Plant Ecology** *Pr Isabelle Dajoz* [isabelle.dajoz@ens.fr](mailto:isabelle.dajoz@ens.fr)  
Long term stability of a plant community: relations between plants and pollinators
- June-July 2003** Institut Curie UMR 144 CNRS Paris (Fr)  
**Internship in Molecular Biology** *Dr Bruno Goud* [bruno.goud@curie.fr](mailto:bruno.goud@curie.fr)  
Interactions between the GTPase Rab6 and two of its partners: Polokinase & Bicaudal-D2

## Scientific publications

**Kayal M.**, Lenihan H.S., Pau C., Penin L., Adjeroud M. (**in press**). Associational refuges among corals mediate impacts of a crown-of-thorns starfish *Acanthaster planci* outbreak. **Coral Reefs**.

Penin L., Michonneau F., Baird A.H., Connolly S.R., Pratchett M.S., **Kayal M.**, Adjeroud M. (**2010**). Early post-settlement mortality and the structure of coral assemblages. **Marine Ecology Progress Series** 408: 55-64.

## Scientific symposia

**Kayal M.**, Bosserelle P., Michonneau F., Penin L., Lison de Loma T., Adjeroud M. (**2010**). Consecutive impacts of *Acanthaster planci* outbreak and cyclone on coral assemblages, and cascading effects on associated communities. **Oral presentation** at the **International Society for Reef Studies**, Wageningen, Netherlands.

Vercelloni J., **Kayal M.**, Adjeroud M. (**2010**). A new Individual Based Model to predict trajectories of coral populations. **Poster presentation** at the **International Society for Reef Studies**, Wageningen, Netherlands.

**Kayal M.**, Penin L., Pau C., Adjeroud M. (**2009**). Impact of predation and competition processes on coral population dynamics: an experimental approach under an *Acanthaster planci* population outbreak. **Poster presentation** at the **11<sup>th</sup> Pacific Science Inter-congress**, Tahiti, French Polynesia.

## Scientific publications in which acknowledged as a contributor

Fontaine C., Dajoz I., Meriguet J., Loreau M. (**2006**). Functional diversity of plant–pollinator interaction webs enhances the persistence of plant communities. **PLoS Biology** 4: 129-135.

## Supervising experience in science

- July 2010 - June 2011**                      CBETM USR 3278 CNRS-EPHE                      Perpignan (Fr)  
*MSc Julie Vercelloni (internship Université Paris VI Pierre & Marie Curie)*  
Coral population dynamics: a new modelling approach
- February-June 2010**                      CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE                      Moorea (Fr-Poly)  
*MSc Marine Briand (MSc thesis Université Paris VI Pierre & Marie Curie)*  
Recolonization and resilience in coral reefs: spatio-temporal variability of abundance, mortality and growth in juvenile scleractinian corals after two major disturbances.
- April-October 2008**                      CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE                      Moorea (Fr-Poly)  
*BSc Pauline Bosserelle*  
Characterization of environmental factors impacting coral population dynamics on Moorea reef, French Polynesia
- April-September 2008**                      CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE                      Moorea (Fr-Poly)  
*MSc Cédric Pau (MSc thesis Université de Caen)*  
Impact of predation and competition on the survival and growth of scleractinian corals of the outer reefs of Moorea, French Polynesia

## Teaching experience in science

- December 2010**                      Université de Perpignan Via Domicia (UPVD)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Marine ecosystem management" to MSc students*  
Marine protected areas and management of coral ecosystems (2h)
- November 2010**                      Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Structure and functioning of coral ecosystems" to MSc students*  
Structure and dynamics of benthic communities on coral reefs + The role of predation and competition in community regulation (3h)
- December 2009**                      Université de Perpignan Via Domicia (UPVD)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Marine ecosystem management" to MSc students*  
Marine protected areas and management of coral ecosystems (4h)
- November 2009**                      Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Structure and functioning of coral ecosystems" to MSc students*  
Bioerosion on reef systems + Predation and competition on coral communities (3h)
- December 2008**                      Université de Perpignan Via Domicia (UPVD)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Marine ecosystem management" to MSc students*  
Marine protected areas and management of coral ecosystems (4h)
- November 2008**                      Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Structure and functioning of coral ecosystems" to MSc students*  
Coral recruitment (1h30)
- 2008-2009**                      CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE                      Moorea (Fr-Poly)  
*Field course for agricultural high school students*  
Sampling strategies in reef ecology studies (4 × 4h)
- November 2007**                      Ecole Pratique des Hautes Etudes (EPHE)                      Perpignan (Fr)  
*Teaching "Structure and functioning of coral ecosystems" to MSc students*  
Corals biology and ecology: implications of reproduction strategies in the structure of populations (1h)

## Professional experiences in other fields

<b>September 2006</b> <i>Scientific mediator</i> General public awareness	Association ASTS, Conseil Général de Seine-Saint-Denis <a href="http://www.asts.asso.fr">www.asts.asso.fr</a> <a href="http://www.cg93.fr/biennale2006/">www.cg93.fr/biennale2006/</a> about environment protection and sustainable development	Bobigny (Fr)
<b>July 2002</b> <i>Dispatch rider</i>	<u>Inter-communal Hospital Center of Euaubonne &amp; Montmorency</u>	Eaubonne (Fr)
<b>May 1998</b> <i>Company internship</i> Electric, computer, and telephonic installations	<u>Compagny Entellor</u>	Paris (Fr)

## Associative and voluntariate

<b>2007-2010</b> <i>Scientific mediator</i> General public awareness	<u>Planète Urgence (NGO), CRIOBE USR 3278 CNRS-EPHE</u> <a href="http://www.planete-urgence.org">www.planete-urgence.org</a> (mission n°941) about reef ecology and sustainable development (4 articles, supervision of 51 volunteers)	
<b>2007-2011</b> <i>Member</i>	<u>International Society for Reef Studies (ISRS)</u> <a href="http://www.fit.edu/isrs/">www.fit.edu/isrs/</a>	
<b>2007-2011</b> <i>Member</i>	<u>Association Française de Recherche sur les Récifs Coralliens (ACOR)</u>	

## Other interests and activities

Paragliding (pilot), SCUBA-diving (CMAS\*\*\*\* + PADI Rescue Diver, CAH Class IB), snowboarding, nature raids, team-sports.  
Travelling, movies, hiking, reading, video-games, cooking, field-work!

## Other skills

Native languages: Persian and French, read, written, spoken

English language: read, written, spoken

Test of English as a Foreign Language (**TOEFL** iBT) October 2006  
Reading : 28/30    Listening : 27/30    Speaking : 23/30    Writing : 25/30    Total : 103/120

Graduate Record Examinations (**GRE**) October 2006  
Verbal : 340    Quantitative : 700    Analytical writing : 4.5

**Driving licence** since February 2001

**Boat driving licence** since March 2007

Red Cross First Aid, October 2003  
SCUBA diving emergency responder (First Aid, CPR, and Emergency Oxygen) **PADI Rescue Diver**, May 2006  
SCUBA diving emergency responder (First Aid, CPR, and Emergency Oxygen) **Cedip\*\*\***, June 2009  
Hyperbaric Fitness Certificate (**CAH**) **class IB** (0-40m), June 2010

SCUBA dives:            700+    (1000+ hours)    Mediterranean Sea, South-East Asia, French Polynesia  
Paragliding flights:    30+    (10+ hours)    French Polynesia