HAL
archives-ouvertes.fr

Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers d'outre-mer français et de leur environnement, dans un contexte de pertubations multiples

Fanny Kerninon

▶ **To cite this version:**

Fanny Kerninon. Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers d'outre-mer français et de leur environnement, dans un contexte de pertubations multiples. Sciences de la Terre. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2020. Français. NNT : 2020BRES0030 . tel-03336530

HAL Id: tel-03336530
https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-03336530

Submitted on 7 Sep 2021

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

DOCTORAT SCIENCES BRETAGNE DE LA MER LOIRE ET DU LITTORAL

UBO
Université de Bretagne Occidentale

THÈSE DE DOCTORAT DE

L'UNIVERSITÉ
DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ÉCOLE DOCTORALE N° 598
Sciences de la Mer et du littoral
Spécialité : « Écologie marine »

Par

Fanny KERNINON

Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers d'outre-mer français et de leur environnement, dans un contexte de perturbations multiples

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 24 juin 2020
Unité de recherche : Laboratoire des sciences de l'environnement marin (UMR 6539 Lemar, Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer)

Rapporteurs avant soutenance :

Christine PERGENT-MARTINI, Maître de conférences, Université de Corse

Tarik MEZIANE, Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Composition du Jury :

Christine PERGENT-MARTINI, Maître de conférences, Université de Corse

Sandrine RUITTON, Maître de conférences, Institut méditerranéen d'océanologie

Tarik MEZIANE, Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris

Claude PAYRI, Directrice de recherche, Institut de recherche pour le développement, co-encadrante de thèse

Président
Éric DESLANDES, Professeur Emérite, Université de Bretagne Occidentale

Directrice de thèse
Claire HELLIO, Professeure, Université de Bretagne Occidentale

Invité(s)
Olivier MONNIER, Chargé de mission, Office français de la biodiversité

Catherine GABRIE, Initiative française pour les récifs coralliens

Avant-propos

Cette thèse a été réalisée à l'université de Bretagne Occidentale (UMR Lemar) et co-encadrée par Claire Hellio professeure à l'UBO (UMR Lemar) et Claude Payri directrice de recherche à l'IRD (UMR Entropie). Elle a été financée par le Ministère de la Transition Ecologique (MTE) dans le cadre des actions de l'Initiave française pour les récifs coralliens (Ifrecor) et par l'Office français de la biodiversité (OFB). Elle a bénéficié de l'appui et du soutien logistique de nombreux partenaires.

Table des matières

Introduction générale

- Contexte environnemental général 32
- Une prise de conscience progressive du rôle écologique des herbiers marins, habitats à forts enjeux de gestion et de conservation 34
- Le besoin de surveillance des herbiers tropicaux ultramarins 36
- Objectifs de la thèse 39
- Présentation du plan du manuscrit 41

Partie 1. Etat des connaissances, enjeux de gestion et de conservation des herbiers marins d'outre-mer

Chapitre 1. Les herbiers marins : éléments généraux

1.1. Taxonomie et classification phylogénétique 48
1.2. Morphologie et anatomie des phanérogames marines 52
1.2.1. Morphologie générale 52
1.2.2. La feuille 54
1.2.3. Le système reproducteur 58
1.3. Biogéographie et distribution actuelle des herbiers marins 61
1.3.1. Biogéographie des herbiers marins 61
1.3.2. Distribution actuelle des herbiers marins 62
1.4. Habitats formés par les herbiers marins 64
1.5. Facteurs de développement et de distribution des herbiers marins 66
1.6. Communautées associées 68
1.6.1. Communautés microbiologiques 68
1.6.2. Macroflore associée 69
1.6.3. Faune associée 71
1.7. Rôle écologique, fonctionnel et services écosystémiques 73
1.8. Les menaces pesant sur les herbiers 76

Chapitre 2. Synthèse des connaissances des herbiers d'outre-mer, enjeux de gestion et de conservation

2.1. Caractéristation des herbiers d'outre-mer 78

2.1.1. Diversité spécifique et distribution des herbiers d'outre-mer 78
2.1.2. Habitats et types d'herbiers 81
2.2. Principales pressions et menaces pesant sur les herbiers de l'outre-mer 82
2.3. Tendances évolutives des herbiers ultramarins 82
2.4. Enjeux de gestion et de conservation 84
2.4.1. Des phanérogames marines menacées 84
2.4.2. Rôle fonctionnel des herbiers ultramarins 87
2.5. Intégration des herbiers dans les politiques publiques et statuts de protection législative des espèces et des habitats 88
2.5.1. Prise en compte générale des herbiers dans les politiques publiques 88
2.5.1. Principales politiques publiques pour la gestion des herbiers ultramarins 92
2.6. Conclusion 95

Partie 2. Etude des relations "pressions-état" dans le cadre de développement d'indicateurs écologiques

Chapitre 3. Réponses biologiques des phanérogames marines aux pressions

3.1. Réponses des écosystèmes aux perturbations 100
3.1.1. Concepts généraux des réponses des écosystèmes aux perturbations 100
3.1.2. Réponses des herbiers aux pressions 102
3.2. Réponses des herbiers aux perturbations d'origine naturelles 103
3.2.1 Effets des perturbations d'origine biotique 103
3.2.2 Effets des perturbations d'origine abiotiques 107
3.3. Réponses des herbiers aux perturbations d'origine anthropiques 110
3.1.1. Effets des perturbations anthropiques locales 110
3.2.3 Effets du changement climatique 114
3.2.4 Synthèse des effets des pressions anthropiques sur les herbiers 116
3.4. Résilience des herbiers marins dans un contexte de perturbations multiples 118

Chapitre 4. Matériel et méthodes

4.1. Zones d'étude et période d'échantillonnage 90
4.1.1. Sélection des secteurs d'étude 122
4.1.2. Les Antilles françaises 122
4.1.2.1. Présentation de la zone d'étude 122
4.1.2.2. Stations et périodes d'échantillonnage 123

4.1.3. Mayotte (et Glorieuses, îles Eparses) 125
4.1.3.1. *Présentation de la zone d'étude* 125
4.1.3.2. *Stations et périodes d'échantillonnage* 126
4.2. Protocole d'échantillonnage 128
4.2.1. Choix des paramètres à tester et des espèces indicatrices 128
4.2.2. Description de la station d'étude et des méthodes utilisées 132
4.2.2.1. *L'échantillonnage* 132
4.2.2.2. *Méthodes d'échantillonnage utilisées* in situ 133
4.3. Protocole de préparation et d'analyse des échantillons 135
4.3.1. Mesures physiologique et biochimique 136
4.3.2. Compartiment biologique correspondant à l'échelle de la plante (individu) 138
4.3.3. Paramètres à l'échelle de la population (paramètres structuraux et paysagers) 139
4.3.4. Compartiment des communautés associées 140
4.3.5. Paramètres abiotiques et données environnementales 141
4.4.1. Analyses univariées 143
4.4.2. Analyse multivariée 144

Chapitre 5. Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins des Antilles françaises sous influence anthropiques

5.1. Introduction 146
5.2. Résultats 147
5.2.1. Paramètres morphologiques, structuraux et paysagers 147
5.2.2. Paramètres physiologiques : ratio des isotopes stables, teneur en nutriments et en éléments traces dans les tissus des herbiers marins 152
5.2.3. Communautés associées : faune, flore et communautés épiphytes 160
5.2.4. Paramètres abiotiques 164
5.3. Discussion 167
5.4. Conclusion 173

Chapitre 6. Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples

6.1. Introduction 176
6.2. Résultats 177
6.2.1. Paramètres physiologiques 177
6.2.2. Paramètres morphologiques 187

6.2.3. Paramètres structuraux 191
6.2.4. Communautés associées 192
6.2.5. Paramètres des sédiments 196
6.6. Discussion 199
6.6.1. Caractérisation des herbiers intertidaux de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples 199
6.6.2. Description physiologique et morphologique des *Thalassia hemprichii* de Grande Glorieuse 207
6.6.3. Etat de santé des herbiers intertidaux de Mayotte et enjeux de conservation 207
6.7. Conclusion et perspectives 210

Partie 3. Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers et de leur environnement

Chapitre 7. Critères d'évaluation de l'état des herbiers et indicateurs existants

7.1. Eléments généraux sur les indicateurs 216
7.1.1. Définition des indicateurs 216
7.1.2. Typologies et modèles d'agrégation des indicateurs 217
7.1.3. Terminologie retenue pour cette étude 218
7.2. Les enjeux méthodologiques du suivi des écosystèmes 220
7.2.1. Eléments de terminologie 220
7.2.2. Objectifs et contraintes de mise en œuvre des suivis écologiques 220
7.2.3. Utilisation des seuils comme outils de détection du changement 221
7.2.4. L'intérêt de la gestion adaptative dans l'évaluation de l'efficacité des programmes de suivis écologiques 222
7.3. Les notions d'état des écosytèmes 223
7.3.1. Les différentes composantes et notions du terme « état » appliquées à l'évaluation des écosystèmes 223
7.3.2. Que retenir de ces différentes notions d'états ? 226
7.4. Synthèse des indicateurs herbiers existants 227
7.4.1. Présentation des indicateurs existants 227
7.4.2. Choix des indicateurs selon les objectifs 233
7.4.3. Choix des indicateurs selon les types d'herbiers 236
7.4.4. Eléments de synthèse 238
7.5. Conclusion 239

Chapitre 8. Perspectives d'adaptation et de développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles française et de Mayotte

8.1. Introduction 242
8.1.1. Contexte des suivis des herbiers dans les outre-mer 242
8.1.2. Développement des indicateurs pour l'évaluation de l'état des herbiers ultramarins 245
8.1.3. Approche générale de construction des indicateurs multimétriques 246
8.2. Matériel et méthodes 247
8.2.1. Définition des objectifs et des échelles d'application des indicateurs 247
8.2.2. Sélection des paramètres 247
8.2.2. Calcul de l'*Ecological Quality Ratio* (EQR) et classification des stations selon leur état 247
8.2.3. Synthèse des étapes de construction des indicateurs 249
8.3. Vers le développement d'indicateurs pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles 249
8.3.1. Identification des paramètres les plus pertinents et premières recommandations de stratégie d'échantillonnage pour le suivi des herbiers marins des Antilles françaises 249
8.3.2. Vers un indicateur intégré d'évaluation de l'état des herbiers des Antilles française et une classification des stations 255
8.3.3. Implication pour la gestion des herbiers des Antilles françaises 259
8.4. Vers le développement d'indicateurs pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers de Mayotte 261
8.4.1. Sélection des paramètres 261
8.4.2. Vers un indicateur intégré pour l'évaluation de l'état des herbiers intertidaux de Mayotte et classification des stations 265
8.4.3. Implication pour la gestion des herbiers de Mayotte 268
8.5. Conclusion 269

Chapitre 9. Quelles perspectives pour ces outils à l'échelle des territoires du Pacifique sud?

9.1. Introduction 272
9.2. Etude de la capacité de bioindication des herbiers de Nouvelle-Calédonie 273
9.1.1. Matériel et méthodes 273
9.1.2. Résultats 277
9.1.3. Discussion 291
9.1.4. Conclusion et perspectives 295
9.2. Etude de la capacité de bioindication des herbiers de Wallis 298
9.2.1. Matériel et méthodes 298
9.2.2. Résultats 300

9.2.3. Discussion 304
9.2.4. Conclusion et perspectives 307
9.3. Perspectives générales pour l'utilisation de ces outils méthodologiques dans les territoires du Pacifique sud 308

Discussion générale et perspectives

- Bilan de ce travail de thèse et principaux résultats 312
- Perspectives à l'échelle du projet 319
- Perspectives générales pour la recherche 322
- Perspectives générales pour la gestion et la conservation 324
- Conclusion 329

Liste des figures

Figure 1. Représentation des impacts humains (intégrants 19 catégories d'impacts tels que la pêche, le changement climatique, la gestion des océans et les rejets anthropiques côtiers) cumulés sur les écosystèmes marins (Halpern et al., 2015). Le gradient de couleur (du bleu au rouge), représente l'intensité de ces impacts cumulés transformés en indice (faible à important). 33

Figure 2. Pistes d'amélioration des liens entre la science, la politique et la pratique en matière de gestion des milieux côtiers synthétisés sous forme de modèle conceptuel (modifié et traduit d'après Dale et al., 2019). 35

Figure 3. Territoires d'outre-mer français (source : Ministère des outre-mer). 37

Figure 4. Statut juridique des territoires d'outre-mer (source : Ministère des outre-mer). 37

Figure 5. Carte de synthèse de l'état de santé des récifs coralliens et des écosystèmes associés par collectivité (Ifrecor, 2016). 38

Figure 6. Répartition de la surveillance des « herbiers » par types de suivis à moyen et long termes à l'échelle des territoires de l'outre-mer en 2015. SENV : Service de l'environnement. PNG : Parc National de la Guadeloupe. DCE : Directive cadre sur l'eau. Ce bilan ne comprend pas les stations de suivis miniers de Nouvelle-Calédonie. En marron : surveillance de l'état de santé des herbiers, en bleu : stations de suivis dans le cadre de l'évaluation écologique des eaux (Kerninon, 2016). 39

Figure 7. Enjeux sur la thématique « herbiers » de l'Ifrecor et de la DCE et état des pistes de mutualisation au démarrage de l'action nationale Ifrecor-DCE 40

Figure 8. Modèle conceptuel de l'évolution des phanérogames marines, Ma= million d'années (Waycott et al., 2004). 49

Figure 9. Classification des 72 espèces de phanérogames marines (nombre d'espèces d'après Short et al., 2011). 50

Figure 10. Illustration de la diversité morphologique des phanérogames marines et descriptions anatomiques : A : *Zostera mulleri*, B : *Thalassodendron ciliatum*, C : *Halophila ovalis*, D : *Halophila spinulosa* et E : *Syringodium isoetifolium* (modifié d'après Waycott et al., 2004). 53

Figure 11. Organisation interne du limbe des feuilles de phanérogames marines (coloration au bleu Alcian, Safranine O et brun de Bismarck). A : *Halophila stipulacea* (coupe transversale complète). B : *Cymodocea serrulata* (coupe transversale). C : *Thalassia testudinum* (coupe transversale). D : *Syringodium filiforme* (coupe longitudinale). E : *Halophila ovalis* (coupe transersale de l'apex). F : *Cymodocea serrulata* (coupe longitudinale). G : *Syringodium filiforme* (coupe transervale de l'épiderme). H : *Halodule uninervis* (coupe transersale de l'apex). a : lacunes aérifères ; c : cuticule ; ch : chloroplastes ; e : épiderme ; f : faisceaux de fibres ; m : mésophylle ; v : faisceaux vasculaires ; n : nervure centrale (« dent » médiane) chez *Halodule uninervis*. 56

Figure 12. Organisation interne des rhizomes des phanérogames marines (coloration au bleu Alcian, Safranine O et brun de Bismarck). A : *Halodule wrightii* (coupe transersale). B : *Syringodium filiforme* (coupe transersale). c : cuticule ; e : épiderme ; mc : cortex moyen ; oc : cortex externe ; v : faisceaux vasculaires corticaux. 57

Figure 13. Invertébrés benthiques portant des grains de pollens de *Thalassia testudinum*. Ces derniers sont indiqués par des cercles. Les barres représentent l'échelle en mm (van Tussenbroek et al., 2016). 59

Figure 14. Organes reproducteurs chez *Thalassia*. A : Fleur mâle de *T. testudinum*, B : fleur femelle de *T. testudinum*, C : fruit de *T. hemprichii*. 60

Figure 15. Développement de rhizomes horizontaux, signe d'un accroissement végétatif chez *Cymodocea serrulata*. 61

Figure 16. Répartition mondiale de la richesse en espèces des phanérogames marines ; les numéros de 1 à 6 indiquent la biorégion : 1. Atlantique nord tempéré, 2. Atlantique tropical, 3. Méditerranée, 4. Pacifique nord tempéré, 5. Indo-Pacifique tropical, 6. Océans tempérés du sud (Short et al., 2007 ; données de UNEP-WCMC, 2005). 64

Figure 17. Illustrations schématiques des différents habitats formés par les herbiers marins pour (a) les biorégions 1 à 3 et (b) les biorégions 4 à 6 (Figure 18) (Short et al., 2007). 65

Figure 18. Schéma conceptuel de la compréhension de la réponse des herbiers marins selon différentes conditions de lumière. Les échelles de temps auxquelles se produisent généralement les réactions à la réduction de la lumière sont indiquées à la base du diagramme (McMahon et al., 2013). 66

Figure 19. Groupes bactériens (en blanc) et fongiques (orange) les plus abondants identifiés dans les différents compartiments de l'holobiote des herbiers marins (Ugarelli et al., 2017). 69

Figure 20. A : cortège de macroalgues vertes (*Dictyosphaeria cavernosa*) et rouges (*Amphiroa rigida*) dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Guadeloupe) B : macroalgues brunes (*Dictyota* sp.) dans un herbier à *T. testudinum* (Martinique). 71

Figure 21. *Pina carnea* recouvert de macroalgues (*Dictyota* sp.) dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Martinique), B : accumulation de gastéropodes (type *Crassispira* sp.) dans un herbier à *T. testudinum* (Guadeloupe). C : Pectinidae en épibiose sur une feuille de *T. testudinum* (Guadeloupe), D : poissons juvéniles et oursins diadèmes (*Diadema* sp.) au sein d'un herbiers à *Enhalus acoroides* (Indonésie), E : étoile de mer (*Linckia laevigata*) dans un herbier mixte (Indonésie) F : Barracuda (*Sphyraena barracuda*) dans un herbier peu profond (Saint-Barthélemy), G : tortue verte (*Chelonia mydas*) en phase d'alimentation (Mayotte), H : Requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) juvénile s'abritant sous une matte d'herbier à *T. testudinum* (Saint-Martin). 72

Figure 22. Herbiers entre mangrove et récifs coralliens de la baie du Galion (Saint-Martin), B : herbiers intertidaux jouxtant la mangrove (Indonésie), C : une colonie d'*Acropora cervicornis* dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Saint-Martin), D : *Enhalus acoroides* en association avec des coraux branchus (Indonésie). 74

Figure 23. Phanérogames marines d'outre-mer. Images: IAN Image Library (ian.umces.edu), Philipps et Menez, 1988. ? : espèce dont la présence n'est pas confirmée. 78

Figure 24. Distribution des herbiers de phanérogames marines d'outre-mer (Andréfouët et Dirberg, 2006 ; Andréfouët et al., 2010 ; Arvam-Pareto, 2014 ; Cuvillier et al., 2017 ; Legrand, 2010 ; Loricourt, 2005 ; TBM, 2013 ; TBM, 2005, UAG, 2001, Carex, 2001 *in* Vaslet et al., 2013). 80

Figure 25. Evolution temporelle de la densité des plants de *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme* à l'échelle des stations de suivi du réseau des réserves marines de Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy (Ifrecor, 2016 ; source des données : PNG/DEAL Guadeloupe et Pareto, 2014). 84

Figure 26. Illustration de la zone d'herbier du lagon de Petite-Terre interdite au piétinement en Guadeloupe. 88

Figure 27. A : modèle conceptuel des relations entre les éléments des transitions abruptes et les approches analytiques utilisées pour les étudier, B : Illustration de trois classes de relations forçage-réponse et d'indicateurs analytiques des transitions et des changements d'état. Le terme hystérésis correspond au décalage de la réponse du milieu aux changements environnementaux (Bestelmeyer, 2006). 100

Figure 28. Temps moyens de réponse au stress des systèmes biotiques en fonction de la taille et de la complexité structurelle du système biologique, et de l'intensité ou de la durée de l'impact (modifié d'après Fränzle, 2006 ; Martínez-Crego et al., 2010). 101

Figure 29. Variabilité spatiale et temporelle des réponses des herbiers marins (O'Brien et al., 2018.) 102

Figure 30. Schéma de synthèse illustrant l'herbivorie et le fonctionnement des écosystèmes marins peu profonds, incluant la bioturbation (Bakker et al., 2016). 105

Figure 31. A : Zones nécrosées (en noir), sur les feuilles de *Zostera marina*, signe de la présence du pathogène *Labyrinthula* sp. (Les Glénans, Finistère), B : Monticules de bioturbation dans un herbier de *Z. marina* (Les Glénans, Finistère), C : Herbier à *Thalassia testudinum* soumis à l'herbivorie par des oursins blancs (*Tripneustes ventricosus*) (Baie de l'embouchure, Saint-Martin), D : tortue verte (*Chelonia mydas*) en phase d'alimentation sur un herbier mixte (N'Gouja, Mayotte). 106

Figure 32. Effet du passage du cyclone Irma dans la Caraïbe (septembre 2017) sur les herbiers : mattes d'herbiers de *Thalassia testudinum* déchaussées à Saint-Barthélemy (A) et érosion des sédiments à Saint-Martin (B). 107

Figure 33. Schéma conceptuel des modifications de l'écosystème herbier sous l'impact de l'augmentation de la charge en nutriments (modifié d'après Wazniak et al., 2007). 110

Figure 34. A : Développement algal dans un herbier à *Thalassia testudinum* déjà très endommagé (Guadeloupe), B : Herbiers à *Halophila stipulacea* (Saint-Martin). 112

Figure 35. Mouillage forain dans un herbier et fragmentation induite par formation d'un halo de substrat nu (Guadeloupe) (A), impact physique de la pêche à pied récréative (B) et du passage d'engins ostréicoles (C) sur l'herbier intertidal de *Zostera noltei* à Saint-Jacut de la mer (Côtes-d'Armor), piétinement d'un herbier peu profond en Indonésie (D). 114

Figure 36. A : Echouage de *Sargassum* sp. dans la baie de Marigot (Saint-Barthélemy), B : herbiers sous les radeaux de *Sargassum* sp. à Tintamarre (Saint-Martin). 116

Figure 37. Emprise spatiotemporelle des impacts anthropiques sur les herbiers marins (O'brien et al., 2018.) 116

Figure 38. Description des changements entre les états naturels d'un herbier avec (B) et sans pression(s) (A) anthropiques (Collier et Waycott, 2009). 118

Figure 39. Capacité de résistance (basée sur le diamètre maximum du rhizome, la biomasse des plants et la biomasse totale) et la capacité de récupération (densité des graines, taux d'extension des rhizomes et du temps de régénération des feuilles). Les genres sont classés comme persistants (symbole du triangle), colonisants (symbole de l'étoile) et/ou opportunistes (remplissage blanc), selon Kilminster et al., 2015 (O'Brien et al., 2018). 119

Figure 40. Localisation des stations d'étude échantillonnées aux Antilles sur la période 2017-2018. BD Topo. Les codes des stations sont présentés dans le Tableau 12. 123

Figure 41. Localisation des stations d'étude, échantillonnées à Mayotte sur la période 2017-2018. BD Topo. Les codes des stations sont présentés dans le Tableau 13. 127

Figure 42. Schéma (A) et illustration de la mise en œuvre du protocole en utilisant les méthodes des quadrats (B), du *Belt* (B), du *LIT* (D), ainsi que le prélèvement (E) de phanérogames marines et de sédiments. 133

Figure 43. Illustration schématique des observations réalisées par la méthode du *LIT*. 134

Figure 44. Illustration schématique du transect *Belt*. 134

Figure 45. Synthèse des étapes du traitement des échantillons collectés. 136

Figure 46. Pesée des échantillons (A) et fonctionnement de l'EA-IRMS du Pôle Spectrométrie Océan dans le cadre des analyses EA-IRMS (PSO) (B) 137

Figure 47. Illustration des différentes étapes pour l'analyse des éléments traces métalliques au sein du Pôle Spectrométrie Océan. A : pesée en salle blanche, B : échantillons mis en solution après traitement à l'acide pour la dissolution et C : passage des échantillons sur l'ICP-MS. 138

Figure 48. Illustration des mesures et relevés réalisés à l'échelle de la plante. A : mesures des caractéristiques foliaires, B : nécrose foliaire et C : Apex d'*Halodule uninervis* (morphe large). 139

Figure 49. Illustration des différents types d'épibiontes présents sur les feuilles de *Thalassia hemprichii*. A : algues, B : foraminifères et C : pontes. 140

Figure 50. Caractéristiques morphologiques et structurelles des herbiers étudiés aux Antilles françaises en 2017 (boxplots en gris clair) et 2018 (boxplot en gris foncé). A : Biomasse foliaire de *Thalassia testudinum*, B : pourcentage de feuilles présentant des nécroses, C : *Leaf area index* (*LAI*) de *T. testudinum*, densité de pieds de *T. testudinum*, E : densité de pieds de *Syringodium. filiforme*, E : recouvrement total en phanérogames marines. L'espèce *S. filiforme* n'est pas présente sur les stations ICH et PTB. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 148

Figure 51. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cadmium (I) et du plomb (J), dans les feuilles de *Thalassia testudinum* en 2017 (en gris clair) et en 2018 (gris foncé). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les boxplots. * indique des différences significatives ($p < 0,05$) entre les deux années d'échantillonnage. La ligne pointillée sur les figures C et E indique le seuil global de limitation des nutriments (N < 1,8 % et P < 0,2 %) selon Duarte (1990). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 153

Figure 52. Corrélation entre (A) les valeurs de $\delta^{15}N$ et de $\delta^{13}C$ dans feuilles et les rhizomes de *Thalassia testudinum* et (B) entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *Syringodium filiforme* et de *T. testudinum*. *** : $P < 0,001$. 160

Figure 53. Indice de Shannon (H') (A) et diversité spécifique (B) par station classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 161

Figure 54. ACP *biplot* représentant les corrélations entre l'abondance des taxons de la faune benthique et les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 161

Figure 55. Taux de matière organique dans le sédiment des stations échantillonnées aux Antilles en 2017 et 2018. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 164

Figure 56. Taux de carbonates de calcium dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 165

Figure 57. Taux de pélites dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 165

Figure 58. Valeurs moyennes et écarts-types (2018) des taux de matières en suspension dans l'eau sur les sites étudiés aux Antilles en 2017 et en 2018. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le leTableau 12. 166

Figure 59. Schéma conceptuel des seuils estimés pour les paramètres physiologiques dans les feuilles *de T. testudinum* en fonction du gradient de pressions anthropiques. Les couleurs de la flèche reflètent le gradient de pressions anthropiques présumées selon la classification initiale des stations présentées dans le Tableau 12.....170

Figure 60. Concentrations en fer (Fe) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en $\mu g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 179

Figure 61. Concentrations en manganèse (Mn) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en $\mu g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 179

Figure 62. Concentrations en zinc (Zn) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en $\mu g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 180

Figure 63. Concentrations en cuivre (Cu) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en $\mu g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 180

Figure 64. Concentrations en nickel (Ni) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en $\mu g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 181

Figure 65. Concentrations en chrome (Cr) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 181

Figure 66. Concentrations en plomb (Pb) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 182

Figure 67. Signatures isotopiques du carbone (δ13C) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en ‰). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées: très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 182

Figure 68. Signatures isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en ‰). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 183

Figure 69. Corrélation entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles d'*Halodule uninervis* et de *Thalassia hemprichii* (A) et entre les feuilles et les rhizomes de *T. hemprichii* collectés à Mayotte (B) (‰). *** : $p < 0.001$. 183

Figure 70. Taux d'azote (N) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 184

Figure 71. Ratio carbone / azote (C/N) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 184

Figure 72. Taux de phosphore (P) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 185

Figure 73. Longueur des feuilles de *Thalassia hemprichii* (valeurs en cm). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 187

Figure 74. Largeur des feuilles de *Thalassia hemprichii* (valeurs en cm). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 188

Figure 75. *LAI* (*Leaf area index*) calculé pour *Thalasssia hemprichii* (valeurs en m^2m^{-2}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 188

Figure 76. Biomasse foliaire de *Thalassia hemprichii* (valeurs en mg de matière sèche). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 189

Figure 77. Taux de feuilles de *Thalassia hemprichii* présentant des nécroses (valeur en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 189

Figure 78. Taux de feuilles de *Thalassia hemprichii* présentant des marques de broutage (valeur en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 190

Figure 79. Longueur (A) et largeur (B) des feuilles de *Thalassia hemprichii* des Glorieuses et de Mayotte. 191

Figure 80. A : Recouvrement selon les espèces de phanérogames marines (valeur en %). B : densité de *Thalassia hemprichii* (nombre de plant.m^{-2}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques potentielles : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevée (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 192

Figure 81. Biomasse sèche des épibioses foliaires de *Thalassia hemprichii* rapportée à la biomasse sèche des feuilles ($g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 193

Figure 82. Pourcentage de recouvrement en macroalgues (par genre) à l'échelle des 10 stations échantillonnées. NI : non identifié. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 194

Figure 83. Présentation de l'indice de Shannon (H')(A) et de la diversité spécifique (B). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 195

Figure 84. Illustration de la faune benthique épigée dominante associée aux herbiers intertidaux de Mayotte : A : *Halityle regularis*, B : *Breviturma pica*, C : *Holothuria atra*, D : *Neaxius acanthus*, E : *Conus geographus*, F : *Montastrea* sp. 196

Figure 85. Taux de matière organique dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 197

Figure 86. Taux de carbonates dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 197

Figure 87. Taux de pélites dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 198

Figure 88. Illustration des modes de nourrissage de *Chelonia mydas* sur l'herbier mixte de N'Gouja par broutage des feuilles (A) et fouille dans le sédiment pour la recherche de potentiels rhizomes (B). 205

Figure 89. Schéma conceptuel représentant les herbiers intertidaux de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples. 206

Figure 90. Représentation schématique des réponses potentielles des écosystèmes au déclin des tortues marines (en allant du haut vers la gauche) ou à la perte des requins prédateurs dans un contexte de gestion conservatoire des populations de tortues marines (en allant du haut vers la droite). Sur la base des résultats présentés dans ce chapitre, une proposition de positionnement de Mayotte est réalisée par rapport aux cas d'études présentés par les auteurs (modifié d'après Heithaus et al., 2014). 210

Figure 91. Présentation des modèles « Pressures, State, Responses » (PSR, A) et « *Driving Forces, Pressures, States, Impacts, Responses* » (DPSIR, B) (UICN, 2014). 218

Figure 92. Illustration schématique des phases itératives des processus de « suivi-évaluation ». Les différents cycles de gestion (X, Y et Z) se déroulant sur des périodes de temps successives (t, t+1, t+2) sont représentés. 222

Figure 93. Illustration de la gestion adaptative selon Allen et al. (2011), incluant « prise de décision structurée » (en gris) et « apprentissage » (en blanc). 223

Figure 94. Notion de bon état des eaux de surface DCE (modifié d'après Reyjol et al., 2013). 225

Figure 95. Paramètres proposés pour chaque objectif de gestion. (*) paramètres non testés dans l'étude mais largement utilisés et acceptés, (**) paramètres spécifiques au stress nécessitant des tests supplémentaires (Roca et al., 2016). 234

Figure 96. Paramètres recommandés selon les types d'herbiers (Kilminster et al., 2015). 237

Figure 97. Pourcentage d'études qui ont documenté des réponses significatives des indicateurs à la dégradation et à la récupération, classées par type d'indicateur. Les comparaisons a posteriori mettent en évidence des types d'indicateurs sensiblement différents (a et b) (Roca et al., 2016). 238

Figure 98. Développement, application et interprétation d'indicateurs multimétriques. Le rectangle en pointillés présente les principales étapes du développement de l'indicateur. Les boucles de rétroaction de la surveillance adaptative et les facteurs de décision du changement adaptatif sont indiqués par des flèches (adapté d'après Borja et Dauer, 2008). 246

Figure 99. Synthèse du développement des premières bases d'indicateurs (v.0) en cinq grandes étapes. 249

Figure 100. ACP représentant la corrélation entre les paramètres étudiés (Antilles) et leur contribution aux deux premiers axes (A) et entre les paramètres en incluant le facteur des pressions anthropiques présumées (B). 250

Figure 101. ACP simplifiée représentant la corrélation entre les 44 paramètres étudiés (Antilles) et leur contribution aux deux premiers axes. 250

Figure 102. Synthèse des principaux paramètres selon les objectifs du suivi des herbiers aux Antilles. Les indicateurs de diagnostics sont entourés en pointillés. 255

Figure 103. ACP secondaire sur les 16 stations étudiées au Antilles. Les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : modérée (jaune) et élevée (rouge)) telles que définies dans le Tableau 12. 256

Figure 104. Représentation spatiale de l'état général des herbiers aux Antilles françaises sur la période 2017-2018, basée sur les résultats de l'EQR (v.0 FASI ou IHA) permettant la classification finale (la classe 2 est ici présentée, bleu (très bon), vert (bon), moyen (jaune), médiocre (orange) et rouge (mauvais), voir Tableau 36). 259

Figure 105. Organisation schématique des principales politiques publiques s'applicant aux herbiers marins des Antilles françaises et intérêt de mutualisation (boîte à outils). 260

Figure 106. ACP représentant la corrélation entre les 34 paramètres étudiés (Mayotte) et leur contribution aux deux premiers axes (A) et entre les paramètres en incluant le facteur des pressions anthropiques présumées (B). 262

Figure 107. ACP simplifiée représentant la corrélation entre les 34 paramètres étudiés (Mayotte) et leur contribution aux deux premiers axes. 262

Figure 108. ACP secondaire sur les 10 stations ayant pu bénéficier d'un échantillonnage complet à Mayotte. Les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : modérées (jaune) et élevées (rouge)) tels que définies dans le Tableau 13. 265

Figure 109. Représentation spatiale de l'état général des herbiers intertidaux de Mayotte sur la période 2017-2018, basée sur les résultats préliminaires de l'EQR (v.0 MISI ou IHIM) permettant la classification finale (la classe 2 est ici présentée : vert (bon), moyen (jaune), voir Tableau 35). 267

Figure 110. Schéma conceptuel de la boîte à outils de protocoles et indicateurs intégrés (adapté d'après Arthur et al., 2008). 269

Figure 111. Localisation des secteurs de Bourail et de l'Îlot Maître et des stations d'étude en Province sud de la Nouvelle-Calédonie (source des données : DITTT, GoogleEarth, UBO, IRD). 274

Figure 112. Illustration des herbiers de l'îlot Maître : situés au large (A) et à proximité des bungalows (B). 277

Figure 113. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Cymodocea serrulata* et D : biomasse foliaire par plant de *C. serrulata*) et morphologiques (E : longueur des feuilles de *C. serrulata* et F : Largeur des feuilles de *C. serrulata*) des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de l'Îlot Maître. 278

Figure 114. Illustration des herbiers de Poé (A) et de Deva (B) du secteur de Bourail. 279

Figure 115. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium*

isoetifolium, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Thalassia hemprichii* et D : biomasse foliaire par plant de *T. hemprichii* des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de Bourail. 279

Figure 116. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Thalassia hemprichii* et D : biomasse foliaire par plant de *T. hemprichii* des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de Bourail. 280

Figure 117. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Cymodocea serrulata*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes. 281

Figure 118. ACP Biplot, représentant les corrélations entre les 23 paramètres sélectionnés (incluant les feuilles (F) et les rhizomes (R)) et les stations (pressions anthropiques présumées : modérées (jaune) et élevées (rouge)) et les contributions des paramètres aux axes. 284

Figure 119. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Thalassia hemprichii*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes. 287

Figure 120. Diagramme Biplot, combinant le tracé d'ordination des sites d'échantillonnage (les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pression anthropique présumée : modérée (jaune) et élevée (rouge)) et des contributions des 23 paramètres sélectionnés pour l'ACP. IMB = Îlot Maître bungalows, IML = Îlot Maître large. 290

Figure 121. Présentation des stations d'échantillonnage de Wallis. 298

Figure 122. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles de *Syringodium isoetifolium*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes. 301

Figure 123. Diagramme Biplot, combinant le tracé d'ordination des sites d'échantillonnage (les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)) et les contributions des 14 paramètres sélectionnés. 303

Figure 124. A et B : Illustrations de la charge en épibioses sur les feuilles des herbiers de Lano (Crédit photo : S. Job, 2014). 305

Figure 125. Synthèse des caractéristiques et enjeux de gestion des herbiers de Nouvelle-Calédonie et de Wallis. 309

Figure 126. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), du $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K) et du plomb (L) dans les feuilles des différentes espèces de phanérogames marines échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Hu = *Halodule uninervis*, Sf = *Syringodium filiforme*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Th = *Thalassia hemprichii*, Tt = *Thalassia testudinum*. 315

Liste des tableaux

Tableau 1. Répartition géographique des espèces espèces de phanérogames marines congénères. 62

Tableau 2. Exemple de la diversité de macroalgues associées aux herbiers à *Thalassia testudinum* dans l'Atlantique occidental, à l'exclusion de celles qui se trouvent sur le substrat dur (modifié d'après van Tussenbroek et al., 2006). 70

Tableau 3. Principaux groupes d'invertébrés benthiques associés aux herbiers marins (York et al., 2018). 71

Tableau 4. Espèces de phanérogames marines affectées (pourcentage des 72 espèces) par les principales catégories de menaces et risque d'extinction des espèces menacées ou quasi menacées (Short et al., 2011). 76

Tableau 5. Espèces de phanérogames marines présentes dans les collectivités de l'outre-mer et superficies associées (Andréfouët et Dirberg, 2006 ; Arvam-Pareto, 2014 ; Ballorain et al., 2019, C. Bouchon données personnelles *in* Hily et al., 2010 ; Cuvillier et al., 2017 ; Dedeken et Ballorain, 2015 ; Dupont et al., 2016 ; Legrand, 2010 ; Le Moal et al., 2015 ; Loricourt, 2005 ; Naim et al., 2000 ; Payri, 2006 ; Payri et al., 2002 ; TBM, 2013 ; Roos et al., 2017 ; Vaslet et al., 2013 ; Waycott et al., 2011). ? : espèce dont la présence n'est pas confirmée. (*) : complexe *Halophila ovalis-minor*, (**) : Cette donnée surfacique comprend également les herbiers de la partie néerlandaise de l'île. 79

Tableau 6. Espèces de phanérogames marines présentes dans les collectivités de l'outre-mer (voir Tableau 5 pour les références), catégories de la Liste rouge de l'UICN et tendance évolutives à l'échelle mondiale. Sources des données sur les tendances évolutives mondiales : Short et Waycott, 2010a ; Short et Waycott, 2010b ; Short et al., 2010a ; Short et al., 2010b ; Short et al., 2010c ; Short et al., 2010d ; Short et al., 2010e ; Short et al., 2010f ; Short et al., 2010g ; Short et al., 2010h ; Short et al., 2010i ; Short et al., 2010j ; Short et al., 2010k ; Short et al., 2010l ; Short et al., 2010m ; Short et al., 2010n ; Short et al., 2010o (*) : complexe *Halophila ovalis-minor*. LC : préoccupation mineure. VU : vulnérable. → : tendance stable ; ↑ : en augmentation ; ↓ : en déclin ; (tendance globale de l'espèce). 86

Tableau 7. Principales politiques publiques internationales, régionales (entre pays ou territoires), européennes et nationales intégrant les herbiers français, notamment dans les territoires ultramarins. ns : non spécifié. 89

Tableau 8. Liste des différents objectifs de gestion des herbiers au sein des AMP ultramarines. 92

Tableau 9. Liste des agents pathogènes connus des phanérogames marines (modifié d'après Sullivan et al., 2018). 104

Tableau 10. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine naturelles. ↑augmentation, ↓ diminution, ↕ : modification, (références). Les références sont placées à la fin du manuscrit à la suite des références dans une section intitulée « Autres références citées dans le Chapitre 3 ». 109

Tableau 11. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine anthropiques. ↑augmentation, ↓ diminution, ↕ : modification, (références). Les références sont placées à la fin du manuscrit à la suite des références dans une section intitulée « Autres références citées dans le Chapitre 3 ». 117

Tableau 12. Caractérisation des stations d'échantillonnage des Antilles françaises. Les pressions anthropiques présumées ont été estimées en fonction de la proximité et de l'intensité de la perturbation, en utilisant les données de pression et à dire d'expert : faible (bleu), modérée (jaune) et forte (rouge). Tt = *Thalassia testudinum*, Sf = *Syringodium filiforme*, Hs = *Halophila stipulacea*, Hw = *Halodule wrightii.* 123

Tableau 13. Caractérisation des stations d'échantillonnage à Mayotte. Les pressions anthropiques présumées ont été estimées en fonction de la proximité et de l'intensité de la perturbation, en utilisant les données de pressions et à dire d'expert : faibles (bleu), modérées (jaune) et fortes (rouge). Abréviations des espèces : Th = *Thalassia hemprichii*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Cs : *Cymodocea serrulata*, Cr : *Cymodocea rotundata*, Hs = *Halophila stipulacea*, Ho = complexe *Halophila ovalis-minor*, Hw = *Halodule uninervis*. () : présence non confirmée. * données sur la période 2008-2012, source : CEDTM-Kélonia. 128

Tableau 14. Liste des paramètres mesurés et temps de réponse (représenté par le gradient de couleur de la flèche.) 131

Tableau 15. Présentation des classes définies pour l'évaluation visuelle horizontale de la turbidité. 142

Tableau 16. Synthèse des analyses statistiques réalisées.....143

Tableau 17. Valeurs moyennes des caractéristiques morphologiques des feuilles de *T. testudinum* entre les deux années de prélèvement pour les stations concernées. Les lettres indiquent des différences significatives (P < 0,05) entre les paramètres et les années. * indique les différences significatives (P < 0,05) entre les années seulement. N/A : échantillons non disponibles. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 11. 149

Tableau 18. Fragmentation des herbiers. N/A : données non disponibles (pas d'échantillonnage). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 11. 150

Tableau 19. Recouvrement relatif des phanérogames marines (%) (moyenne des valeurs de 2017 et 2018 ± écart-type) par espèce. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 11. 150

Tableau 20. Résultats de l'ANOVA à trois facteurs évaluant l'effet simultané du gradient de pressions anthropiques présumé, de la station et de l'année sur les paramètres structuraux et morphologiques F. Les valeurs p sont représentées par des astérisques : *** p < 0,001, ** p < 0,01, * p < 0,05. F : feuilles, Tt : *Thalassia testudinum*, Sf : *Syringodium filiforme*, Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : test F. 151

Tableau 21. Résultats de l'ANOVA à trois facteurs évaluant l'effet simultané du gradient de pressions anthropiques présumées, de la station et de l'année sur les paramètres physiologiques (feuilles de *Thalassia testudinum*). Les valeurs p sont représentées par des astérisques : *** p < 0,001, ** p < 0,01, * p < 0,05.....155

Tableau 22. Valeurs des isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), des nutriments (N et P) (%), et des teneurs en C dans les rhizomes de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans toutes les stations (moyennes des données de 2017 et 2018, sauf pour P où les analyses n'ont été effectuées que sur les échantillons de 2018). Les lettres indiquent des différences significatives (p < 0,05) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. N/A : échantillons non disponibles. Il n'y a pas de différences significatives entre les deux années de l'étude pour $\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$, C, N et C/N. 156

Tableau 23. Teneur en éléments traces métalliques (Mn, Fe, Zn, Pb, Cd, Cr, Cu, Ni et Hg) (µg.g-1) des rhizomes de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans les stations pour les échantillons de 2018. Les lettres indiquent des différences significatives (P < 0,05) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12 . N/A : échantillons non disponibles. ND : non détectable, concentrations inférieures à la limite de détection (< 0,01 $\mu g.g^{-1}$). 157

Tableau 24. Valeurs des isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), des teneurs en N et C (%) dans les feuilles de *Syringodium filiforme* (moyenne ± écart-type) (moyenne de 2017 et 2018). Les lettres indiquent des différences significatives (p < 0,05) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. Les * indiquent des différences significatives (p < 0,05) entre les années. …158

Tableau 25. Teneur en éléments traces (Cd, Cr, Cu, Ni et Hg) ($\mu g.g^{-1}$) des feuilles de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans les stations pour les échantillons de 2018. Les lettres indiquent des différences significatives (P < 0,05) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumée : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. N/A : échantillons non disponibles. ND : non détectable, concentrations inférieures à la limite de détection (< 0,01 $\mu g.g^{-1}$). 159

Tableau 26. Catégorie et couverture respective en macroalgues et cyanobactéries (moyenne de 2018 valeurs ± écart-type) par station. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. Pour le recouvrement total en macroalgues, les différences significatives sont représentées par des lettres.....162

Tableau 27. Recouvrement relatif des macrophytes épiphytes sur les feuilles de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type). N/A : échantillons non disponibles. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 163

Tableau 28. Synthèse des résultats de l'estimation visuelle de la turbidité. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. 166

Tableau 29. Résultats des valeurs en isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), azote (%) et carbone (C) (%) et C/N dans les feuilles d'*Halodule uninervis* (moyenne ± écart-type) pour chaque station échantillonnée en 2018 à Mayotte. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 185

Tableau 30. Résultats des ANOVA à deux facteurs évaluant l'effet « station » et l'effet « pression » sur les paramètres physiologiques des feuilles (F Th) et des rhizomes (R Th) de *Thalassia hemprichii*. Les résultats en italique correspondent aux données ne respectant pas les conditions nécessaires pour faire une ANOVA, mais dont les résultats sont tout de même présentés. Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : Test F. 186

Tableau 31. Résultats des ANOVA à deux facteurs réalisées sur les données morphologiques des plants de *Thalassia hemprichii*. Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : test F, ns : non significatif. 190

Tableau 32. Abondance de la faune benthique par taxon pour les 10 stations d'herbiers échantillonnées (données moyennées à l'échelle des trois transects par station). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13. 195

Tableau 33. Principaux indicateurs écologiques classés selon leur niveau d'organisation biologiques.....228

Tableau 34. Présentation des principaux indicateurs écologiques multimétriques disponibles. 229

Tableau 35. Descriptif des paramètres mesurés et des méthodes d'échantillonnage des principaux suivis des herbiers d'outre-mer dans les Antilles françaises (A) et dans l'Indo-Pacifique (B). 243

Tableau 36. Limites quantitatives de l'*Ecological Quality Ratio* (EQR) selon deux types de classes fréquemment utilisées et codes couleurs associés. 248

Tableau 37. Corrélation des paramètres aux composantes de l'ACP intégrant les paramètres révélant des différences significatives entre les stations (ANOVA, $p < 0,05$; voir Chapitre 5). Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I ($r \leq 0,70$) sont notés en gras. 251

Tableau 38. Contributions des métriques aux axes de l'ACP (%) présentées en Figure 101. F : feuilles, Tt : *Thalassia testudinum.* 258

Tableau 39. Scores sur le premier axe (dans l'ACP), valeurs de l'EQR obtenues et définition des classes d'état (classe 1 et 2, voir Tableau 34) pour chaque station d'échantillonnage des Antilles. 258

Tableau 40. Contributions des paramètres aux axes de l'ACP (%) présentées en Figure 106. R : rhizomes, Th : *Thalassia hemprichii*. 265

Tableau 41. Scores sur le premier axe (dans l'ACP) et valeurs EQR obtenues pour chaque station d'échantillonnage. 267

Tableau 42. Dates et coordonnées géographiques des stations échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Th = *Thalassia hemprichii*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Ho = *Halophila ovalis*. 275

Tableau 43. Nombre d'échantillons de feuilles et de rhizomes par espèce de phanérogames marines selon les stations d'échantillonnage. 276

Tableau 44. Corrélation des paramètres analysés dans les tissus de *Cymodocea serrulata* aux composantes de l'ACP. Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I (r ≤ 0,70) sont notés en gras. 285

Tableau 45. Caractéristiques des sédiments des stations étudiées de Nouvelle-Calédonie. 289

Tableau 46. Corrélation des paramètres physiologiques analysés dans les feuilles (F) et rhizomes (R) de *Cymodocea serrulata* (Cs), des paramètres morphologiques et structuraux. Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I (r ≤ 0,70) sont notés en gras. 291

Tableau 47. Caractéristiques des stations d'échantillonnage (le niveau de pressions anthropiques a été estimé en fonction de la proximité et de l'intensité des perturbations présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et fortes (rouge)). Les coordonnées géographiques sont présentées en WGS 84, UTM 58. Abréviations des espèces : Si = *Syringodium isoetifolium*, Ho = *Halophila ovalis*, Hp = *Halodule pinifolia*. 299

Tableau 48. Corrélation des paramètres des paramètres physiologiques analysés dans les feuilles (F) de *Syringodium isoetifolium* (Si). 304

Liste des abréviations

AMP : aire marine protégée

ATE : agence territoriale de l'environnement de Saint-Barthélemy

ACP : analyse en composantes principales

COM : collectivités d'outre-mer

DCE : directive cadre sur l'eau

DCSMM : directive cadre stratégie pour le milieu marin

DEAL : direction de l'environnement de l'aménagement et du logement

DEB : direction de l'eau et de la biodiversité

DENV : direction de l'environnement de la Province Sud

DHFF : directive habitat faune flore

EA-IRMS : elemental analyser isotope ratio mass spectrometry

EFESE : évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques

EQB : élément de qualité biologique

GTN : groupe de travail national

ICP-MS : inductively coupled plasma mass spectrometry

IDDRI : institut du développement durable et des relations internationales

Ifrecor : initiative française pour les récifs coralliens

Ifremer : institut français de recherche pour l'exploitation de la mer

IRD : Institut de recherche pour le développement

IUEM : Institut universitaire européen de la mer

Lemar : Laboratoire des sciences de l'environnement marin

ME : masse d'eau

MEC : masse d'eau côtière

MEA : évaluation des écosystèmes pour le millénaire

MTE : Ministère de la transition écologique

MNHN : Muséum national d'histoire naturelle

OE, ODE : Office de l'eau

OFB : Office français pour la biodiversité

OMMM : Observatoire du milieu marin martiniquais

OSPAR : Convention Oslo-Paris

PNR : Parc naturel régional

PNG : Parc national de Guadeloupe

PNM : Parc naturel marin

PTOM : pays et territoires d'outre-mer

UA : université des Antilles

UBO : université de bretagne occidentale

UICN : Union internationale pour la conservation de la nature

RAMSAR : convention sur les zones humides d'importance internationale

RN : réserve naturelle

RUP : régions ultra-périphériques

SENV : service de l'environnement de Wallis et Futuna

STE : service territorial de l'environnement de Wallis et Futuna

WWF : world wildlife fund

Liste des productions

Publications dans des revues scientifiques

- **Kerninon, F**., Payri, C.E., Le Loc'h, F., Alcoverro, T., Maréchal, J.P, Julien, C., Gréaux, S., Mège, S., Anthanase, J., Cordonnier, S., Rouget, M.L, Lorre E., Uboldi, T., Monnier, O, Hellio, C. Seagrass beds response to anthropogenic pressures in French West Indies: Seagrass beds' response to anthropogenic pressures in the French Antilles: towards the development of integrated indicators for public policies (en révision pour Marine pollution bulletin).

- **Kerninon**, **F**., Hellio, C., Ballorain, K., Dedeken, M., Quagaqueli, S., Garel, B.., Bihannic, I., Rouget, M.L., Dijoux, J., Lorre, E., Le Loc'h, F., Monnier, O., Alcoverro, T., Payri, C. Seagrass meadows under multiples disturbances in Mayotte Island: implication for conservation and management (en préparation).

Communications scientifiques orales lors de congrès internationaux

Kerninon, F., Maréchal, J.P., Ballorain, K., Chalifour, J., Dedeken, M., Gréaux, S., Mège, S., Delloue, X., Le Loc'h, F., Hellio, C., Payri, C.E., 2018. Pressure-impact relationships assessment: a first step towards the development of integrated toolbox for the evaluation of ecological status of French tropical seagrass beds. 13th International Seagrass Biology Workshop, Singapour, juin 2018.

- **Kerninon, F**., Ballorain K., Dedeken, M., Quaglietti, S., Garel, B, Bihannic, I., Rouget, M.L, Dijoux, J., Lorre, E., Le Loc'h F., Payri, C.E., Hellio, C., 2019. Development of seagrass beds indicators within the framework of the implementation of public policies in Mayotte: progress status. 11th Western Indian Ocean Marine Science Association, Maurice, juillet 2019.

Communications scientifiques par voie d'affichage lors de congrès internationaux

Kerninon, F., Monnier, O., Thomassin, A., Stiger-Pouvreau, V., 2016. Toolbox development to survey the evolution and the ecological status of French tropical seagrass beds. 12th International Seagrass Biology Workshop, Nant Gwrtheyrn, Wales, octobre 2016.

- **Kerninon, F**., Ballorain, K., Dedeken, M., Quaglietti, S., Garel, B, Bihannic, I., Rouget, M.L, Dijoux, J., Lorre, E., Le Loc'h, F., Payri, C.E., Hellio C., 2019. Anthropogenic pressure-impact relationships assessment on grazed seagrass beds in Mayotte Island: What issues for the development of seagrass beds indicators? 11th Western Indian Ocean Marine Science Association, Maurice, juillet 2019.

- Ballorain, K., Adams, J., Adifaon, M., Bandeiras, S., Esteban, N., Frouin, P., **Kerninon, F**., Lugendo, B., Marras-Ait Razouk, P., Mortimer, J.A., Roomaldawo, N., Tianarisoa, T., Uku, J., Vanderklift, M., West, L., Montchamp, L., 2018. First step towards a Western Indian Ocean Seagrass Network, 13th International Seagrass Biology Workshop, Singapour, juin 2018.

Rapports techniques produits durant la thèse

- **Kerninon, F**., 2017. Rapport d'avancement 2017 sur le développement des indicateurs et des protocoles « Herbiers ». Bilan des travaux réalisés dans le cadre de la 1ère année de thèse, 7 pages.

- **Kerninon, F**., 2017. Compte-rendu intermédiaire de la mission de terrain d'évaluation des effets des pressions anthropiques sur les herbiers de phanérogames marines de Guadeloupe, Saint-Martin et de Saint-Barthélemy (thèse), 8 pages + annexe.

- **Kerninon, F**., 2017. Compte-rendu intermédiaire de la mission de terrain d'évaluation des effets des pressions anthropiques sur les herbiers de phanérogames marines de Mayotte (thèse), 10 pages + annexes.

- **Kerninon, F**., 2017. Compte-rendu intermédiaire de la mission en Nouvelle-Calédonie dans le cadre des actions du Réseau Herbiers de l'Ifrecor, 10 pages.

- **Kerninon, F**., 2018. Compte-rendu des missions de terrain 2017 et 2018 de l'étude des relations pressions-état sur les herbiers de phanérogames marines de Guadeloupe, Saint-Martin et de Saint-Barthélemy (thèse Ifrecor-DCE), 18 pages + annexes.

- **Kerninon, F**., 2018. Compte-rendu des missions de terrain 2017 et 2018 de l'étude des relations pressions-état sur les herbiers de phanérogames marines de Mayotte (thèse Ifrecor-DCE), 18 pages + annexes.

- **Kerninon, F**., 2018. Rapport d'avancement 2018 sur le développement des indicateurs et des protocoles « Herbiers ». Bilan des travaux réalisés dans le cadre de la 2ème année de thèse, 28 pages + annexe.

Rapports des stagiaires encadrés durant la thèse

- Biscaye, K., 2018. Réponses physiologiques et biochimiques des herbiers de phanérogames marines d'outre-mer à des perturbations multiples, 19 pages + annexes. Rapport de stage de master 1 SML, mention Chimie de l'Environnement Marin, UBO, 19 pages + annexes.

- Ramazeilles, E., 2018. Etude de deux espèces de phanérogames marines tropicales dans le cadre du développement d'indicateurs écologiques. Rapport de stage de Licence 2. Université de Bordeaux, 10 pages + annexes.

- Lorre, E., 2019. Analyse des teneurs en éléments traces dans les tissus de différentes espèces de phanérogames marines tropicales dans le cadre du développement d'indicateurs écologiques. Rapport de stage de master 1 SML, mention Chimie de l'Environnement Marin, UBO, 22 pages.

- Dijoux, J., 2019. Etude des herbiers de phanérogames marines d'outre-mer par analyse isotopique dans le cadre du développement d'indicateurs écologiques. Présentation poster de stage de master 1.

- Uboldi, T., 2019. Analyse des sédiments et de la faune benthique associés aux herbiers marins tropicaux de l'outre-mer français. Rapport de stage de master 1 EGEL, université de Brest, 53 pages + annexe.

Productions dans le cadres des activités complémentaires (doctorat conseil)

- GTN Herbiers Ifrecor-DCE (**Kerninon, F**. coord)., 2017. Compte – rendu de l'atelier national « Herbiers » Ifrecor-DCE. Séminaire Science-gestion, 6, 7 & 10 avril 2017, Schœlcher, Martinique. Rapport UBO-Ifrecor-AFB, 26 pages + annexes (Avr. 2018).

- Feuille marine 2019 (**Kerninon, F**. coord). Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3, 32 pages.

- **Kerninon, F**., Monnier, O., Thomassin, A., Gresser, J., Bissery, C., Udo, H. 2019. Un atelier national sur les herbiers d'outre-mer. Feuille marine 2019, Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3 : 3.

- **Kerninon, F**., Maréchal, J.P., Chalifour, J., Gréaux, S., Mège, S., Delloue, X., Cordonnier, S., Anthanase, J., Rouget, M.L., Lorre, E., Dijoux, J., Ramazeilles, E., Le Loc'h, F., Payri, C.E., Hellio, C., 2019. Etude des relations pressions - état dans le cadre de l'action herbiers Ifrecor-DCE pour le développement d'indicateurs aux Antilles. Feuille marine 2019, Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3 : 8-9.

- **Kerninon, F**., Ballorain, K., Dedeken, M., Quaglietti, S., Garel, B., Bihannic, I., Rouget, M.L., Dijoux, J., Lorre, E., Ramazeilles, E., Le Loc'h, F., Payri, C.E., Hellio, C., 2019. Etude des relations pressions - état dans le cadre de l'action herbiers Ifrecor-DCE pour le développement d'indicateurs à Mayotte. Feuille marine 2019, Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3 : 24-25.

- **Kerninon, F**., Peignon, C., Bachet, L., Hellio, C., Payri, C.E., 2019. Test du protocole d'étude des relations pressions - état dans le cadre du développement d'indicateurs en Nouvelle-Calédonie. Feuille marine 2019, Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3 : 30 -31.

Remerciements

Je souhaite ici remercier toutes les personnes ayant participé de près ou de loin à ce projet de thèse.
J'adresse tout d'abord mes remerciements aux personnes ayant soutenu ce projet dès sa conception en 2015. Merci aux membres du secrétariat de l'Ifrecor pour votre confiance : Aurélie Thomassin, Catherine Gabrié, Bernard Cressens, Pascal Colin, puis Antoine Pebayle, Marie Duflos, Francis Staub et Anne-Sophie Carnuccini. Merci aussi à Olivier Monnier d'avoir soutenu ce projet du côté de l'OFB. Merci à vous d'avoir cru en ce projet de thèse et de l'avoir soutenu financièrement.

Je remercie tout particulièrement mes encadrantes Claire Hellio et Claude Payri de m'avoir fait confiance pour mener à bien ce projet. Je vous remercie pour votre soutien, vos conseils et votre bienveillance tout au long de cette recherche doctorale. Malgré la distance et les horaires décalées, ces moments d'échanges étaient précieux. Je remercie également Jean-Philippe Maréchal pour son soutien en début de thèse et pour m'avoir accompagné pour les premiers tests de protocoles.

Je remercie François Le Loc'h d'avoir accepté de collaborer pour les analyses isotopiques. Je remercie également Teresa Alcoverro pour sa disponibilité et de m'avoir acceuillie quelques jours à Blanes pour échanger sur les indicateurs. Ces échanges m'ont été très bénéfiques.

Je remercie aussi les nombreuses personnes ayant accepté de participer aux campagnes de terrain, dans des conditions pas toujours évidentes. Sans votre soutien, il aurait été impossible d'acquérir toutes ces données. Je remercie ainsi l'équipe de la réserve naturel de Saint-Martin : Julien Chalifour, Amandine Valset, Vincent Oliva, Franck Rocunzzi, Ashey Daniel, Caroline Fleury, Christophe Joé, Ashley Daniel, Guillaume Montagne. Merci pour votre accueil à la réserve. Merci à l'équipe de l'ATE d'avoir participé au projet et de m'avoir acceuilli à Saint-Barthélemy dans les locaux de la collectivité la première année. Merci notamment à Sébastien Gréaux de m'avoir accompagné en plongée. Merci aussi à Olivier Raynaud, Cécile Berton, Jonas Hochart, Clémence Jarry et Serge Toulet. Merci à l'équipe du parc national de la Guadeloupe de m'avoir acceuillis dans le Grand-cul-de-sac Marin et de m'avoir accompagné sur le terrain : merci à Simone Mège, Hervé Magnin, Didier Baltide, Axel Priouzeau et Xavier Keiser. Merci également à l'équipe de la réserve de Petite-Terre (Eric Delcroix et Julien Anthanase) et à Jimmy Le bec pour votre participation au terrain. Je remercie aussi l'équipe de l'université des Antilles : Olivier Gros, Claude Bouchon et Yolande Bouchon Navaro pour votre aide et Sébastien Cordonnier pour sa participation en plongée. Merci également Frank Mazeas pour son appui sur le site de Baillif.

Merci également à l'équipe du parc naturel marin de Mayotte : Katia Ballorain, Marine Dedeken, Marc-Henri Duffaut, Sébastien Quaglieti, Bruno Garel, Yann Galez, Thibault Patricolo, Clément Lelabousse, Paul Giannasi, Jeanne Wagner et Naomi Schoten pour votre participation au projet et votre accompagnement sur le terrain. Merci à Isa Bihannic pour m'avoir rejoints en 2018 et aidé sur les mesures des échantillons.
Merci à Claude Payri, Christophe Peignon, d'avoir rendu possible le terrain de l'îlot Maître et pour leur acccueil au sein de l'IRD de Nouméa. Merci à Laurence Bachet pour tes conseils pour le terrain de la zone de Bourrail. Merci aussi Christiane, Amandine et Edouard pour votre gentillesse, votre intérêt et votre aide durant ma période de terrain à Bourail.
Je remercie aussi ceux qui ont accepté de contribuer à ce projet par la collecte d'échantillons. Merci à l'équipe de Wallis, tout particulièrement Atoloto Malaou et Florian Le Bail pour la collecte et l'expédition des échantillons. Je remercie aussi l'équipe du projet Copra, notamment Katia Ballorain et Laure Montchamps pour les prélèvements réalisés à Grande Glorieuse la réalisation des mesures de biométries des échantillons à bord de l'Antsiva. Enfin je remercie aussi Fabien Vedie et Benjamin de Montgolflier pour les prélévements réalisés en Martinique.

Merci à Valentin Foulon pour son aide en histologie et Sébastien Hervé pour l'appui graphique.
Je remercie les stagiaires, venus prêter main forte à ce projet, notamment: Eloïse Ramazeilles, Elise Lorre, Julie Dijoux et Thomas Uboldi. Bravo pour votre investissement et votre motivation !
Merci aussi aux gestionnaires pour la partie admnistrative.

Je remercie également les nombreuses personnes qui m'ont apporté un soutien technique au sein de l'IUEM : Jean-Marie Manuron et Oanez Le Beau pour les analyses isotopiques, Marie-Laure Rouget et Céline Liorzou pour les analyses des éléments traces.
Merci à Véronique Cuq pour ton aide précieuse pour les analyses granulométriques. Un grand merci également à Jean-Pierre pour son aide au laboratoire de géologie et d'avoir toujours su devancer mes demandes techniques lors les broyages.
Je remercie par ailleurs vivement les personnes qui m'ont aidé en statistiques : Claire Bissery, Anaïs Médieu, Pablo Brosset, Romina Barbossa et Amélia Curd. Votre aide, votre patience, et vos conseils m'ont été indispensables pour la statophobe que j'étais au début.
Merci aussi aux collègues de bureau : Sarah, Leslie, Pierre, Valentin pour votre bonne humeur.
Je souhaite également adresser mes remerciement à mes collègues des premières heures, lors de mes début en 2012 lors de mes premiers CDD, devenues amies : Maud bernard, Julie Duchêne et Morgane Le Moal.

Note au lecteur

Sauf mention contraire les illustrations de ce document ont été réalisées par l'auteure. Les aquarelles (pages 31, 45, 97, 213, 311) ont été réalisées par Jade Bernard dans le cadre des cordées de la réussite 2018.

Introduction générale

- **Contexte environnemental général**

Les récents changements environnementaux suggèrent que la Terre est entrée dans une nouvelle ère dominée par l'homme, l'Anthropocène (Lewis et Maslin, 2015 ; Zalasiewicz et al., 2015 ; Waters et al., 2016). Plusieurs marqueurs caractériseraient le début de l'anthropocène, tels que l'extinction de la mégafaune, la culture du riz, la révolution industrielle consommatrice de charbon et d'hydrocarbures ou encore les premiers essais nucléaires (Lewis et Maslin, 2015 ; Zalasiewicz et al., 2015). Principale conséquence de cette nouvelle période géologique, le changement climatique global, résulte essentiellement de l'augmentation des gaz à effet de serre sous l'effet des activités humaines. L'utilisation intensive des énergies fossiles, le rejet de méthane par l'agriculture intensive et les décharges, couplée à l'altération et à la destruction des puits de carbone (forêts, tourbières, océans, etc.) ont conduit au réchauffement progressif de la planète (GIEC, 2013). Les impacts de cette crise majeure et récente d'origine anthropique sont multiples et se traduisent de manière directe ou indirecte, aux différentes échelles, locales, régionales et mondiales par (Vitousek et al., 1997 ; Halpern et al., 2008 ; Currie et Wowk, 2009 ; Gattuso et al., 2015 ; Halpern et al., 2015 ; Keys et al., 2019) :

- des dérèglements climatiques incluant l'intensification des phénomènes météorologiques extrêmes (Min et al., 2011 ; IPCC 2018),
- l'élévation du niveau des océans sous l'influence de l'augmentation de la température des eaux (IPCC, 2018),
- l'acidification des océans, délétère pour les organismes calcaires, résultant du captage croissant du CO_2 atmosphérique par les océans,
- l'augmentation de la pollution des milieux naturels (Nixon, 1995 ; Shahidul Islam et Tanaka, 2004 ; Dachs et Méjanelle, 2010 ; Hooper et Marx, 2018, Diez et al., 2019),
- l'altération du fonctionnement des écosystèmes et le déclin de la biodiversité, considérés comme la sixième extinction massive des espèces à l'échelle du globe (Barnosky et al., 2011 ; Doney et al., 2012 ; Emer et al., 2019 ; Hooper et al., 2012 ; Olden et al., 2004 ; Worm et al., 2006 ; IPBES, 2019).

Les zones côtières constituant les régions les plus densément peuplées du monde sont particulièrement menacées par ces changements récents. L'évolution de l'utilisation des terres dans le cadre de l'urbanisation littorale et les développements agricoles ont conduit à une augmentation des apports en nutriments, polluants et en sédiments dans les eaux côtières, modifiant considérablement les conditions environnementales des écosystèmes marins adjacents (Nixon, 1995 ; Vitousek et al., 1997 ; Shahidul Islam et Tanaka, 2004 ; Lotze et al., 2006 ; Figure 1). Très impactés par l'ensemble de

ces changements (Doney et al., 2012), cette situation est d'autant plus critique que les écosystèmes marins et côtiers ont un rôle clé dans la régulation du climat (FFEM, 2015).

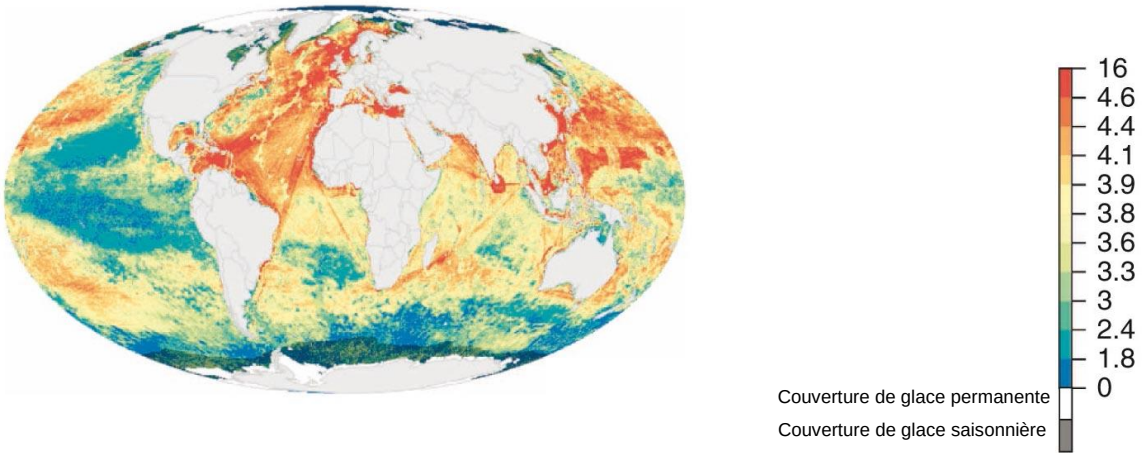


Figure 1. Représentation des impacts humains (intégrants 19 catégories d'impacts tels que la pêche, le changement climatique, la gestion des océans et les rejets anthropiques côtiers) cumulés sur les écosystèmes marins (Halpern et al., 2015). Le gradient de couleur (du bleu au rouge), représente l'intensité de ces impacts cumulés transformés en indice (faible à important).

Les systèmes insulaires tropicaux abritent des écosystèmes côtiers à forte diversité biologique et écologique. Ils incluent des communautés benthiques variées formant des habitats particuliers, tels que les mangroves, les herbiers marins, les algueraies et les récifs coralliens. Situés en première ligne de ces perturbations anthropiques, ces écosystèmes ont subi en quelques décennies des modifications importantes, conduisant à leur déclin à l'échelle mondiale. Sur la période de 1980 à 2010, les mangroves ont connu une perte de 10,3 % de leur superficie à l'échelle du globe (IDDRI et Sciences PO, 2019). Cette disparition se ralentie cependant à raison de 0,13 à 0,18 % par an (Hamilton et Casey, 2016). Le déclin annuel des herbiers évalué entre 0,9 et 7 % est également jugé alarmant par de nombreux scientifiques (Orth et al., 2006a ; Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011 ; Duarte et al., 2013). Sous ces menaces croissantes, l'avenir des herbiers est incertain, et des scénarii pessimistes prédisent leur disparition d'ici 2050 sous l'effet du réchauffement climatique (WWF, 2015). Les récifs coralliens ne sont pas épargnés, 20 % auraient été définitivement perdus et la majorité des récifs restant serait menacée dans les prochaines années (Wilkinson, 2008). En effet, d'ici le milieu du siècle, une perte de 70 et 90 % des récifs coralliens est estimée (van Hooidonk et al., 2016 ; Beyer et al., 2018).

Dans ce contexte, le maintien des fonctions et des services biologiques de ces écosystèmes à l'ère de l'Anthropocène représente de réels défis scientifiques, de gestion et de gouvernance (Currie et Wowk, 2009 ; Hughes et al., 2017 ; Unsworth et al., 2018). Ainsi, les Nations Unies ont lancé en 2001 l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (MEA, « *Millenium ecosystem assessment* »), premier

programme mondial de mise en œuvre de l'approche par les services écosystémiques (ASE) (p. ex. MEA, 2005). Le programme EFESE (évaluation française des écosystèmes et des services écosystémiques) constitue la déclinaison française de ce programme (p. ex. Mongruel et al., 2018).

- **Une prise de conscience progressive du rôle écologique des herbiers marins, habitats à forts enjeux de gestion et de conservation**

Parmi les écosystèmes littoraux, les herbiers marins sont essentiels à la santé des zones côtières qui les abritent (Den Hartog, 1970 ; Duarte, 2002 ; Larkum et al., 2006 ; Orth et al., 2006a ; **Chapitre 1**). Accueillant plusieurs espèces emblématiques en déclin telles que le dugong dans l'Indo-Pacifique, l'intérêt pour cet habitat s'est progressivement développé (Waycott et al., 2004 ; Hind-Ozan et Jones, 2018). Ainsi, après une prise en considération tardive en comparaison aux autres écosystèmes tropicaux tels que les zones humides et les récifs coralliens (Orth et al., 2006a ; Duarte et al., 2008), de nombreux travaux scientifiques se sont intéressés à la biologie, à l'écologie et à la distribution des phanérogames marines (Den Hartog, 1970 ; Phillips et Menez, 1988 ; Larkum et McComb, 1989 ; Hemminga et Duarte, 2000 ; Green et Short, 2003 ; Larkum et al., 2006). Les récentes avancées en génétiques et notamment la publication du génome de *Zostera marina* (Olsen et al., 2016), témoignent de ces progrès scientifiques. Par ailleurs, le développement d'action de surveillance et d'outils de diagnostic pour évaluer l'état de cet écosystème (Short et al., 2006 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Marbà et al., 2013 ; Short et al., 2014; van Tussenbroek et al., 2014) a mis en lumière l'importance des facteurs anthropiques dans leur déclin global (Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011).

Bien que nécessaires, la compréhension du fonctionnement et la surveillance de cet écosystème ne permettent pas à elles seules d'assurer la préservation de cet habitat et des services fournis. Ainsi, parmi les priorités de recherche figurent désormais la mise en application de ces connaissances en vue de favoriser le maintien de la résilience, la restauration des herbiers marins et la mise en œuvre d'actions de protection efficaces, comme le témoigne le thème de la dernière manifestation de l'International Seagrass Biology Workshop (Singapour, juin 2018) « Translating Science into Action ». L'objectif de ce congrès était de faire le lien entre la recherche scientifique et les diverses actions menées par les gestionnaires de ces milieux et décideurs politiques.

En effet, les actions de gestion conservatoire des herbiers marins nécessitent la prise de décisions judicieuses, fondées sur des preuves scientifiques, dans le cadre d'approches de recherche pluridisciplinaires impliquant, outre les scientifiques, les communautés locales, les gestionnaires des milieux naturels et les décideurs politiques. De nombreuses politiques publiques en ont pris la mesure. Ainsi, dans le cadre de la stratégie de mise en œuvre et de gestion des aires marines protégées (AMP)

françaises, cette gestion intégrative et concertée, basée sur des programmes de recherche scientifique appliqués à la gestion est clairement identifiée (AAMP et UICN, 2016). Par ailleurs, dans le cadre de la mise en place de la Directive cadre sur l'eau (DCE) et de l'Initiative française pour les récifs coralliens (Ifrecor) ce mode de gestion est également utilisé (Le Moal et al., 2016 ; Gabrié et Secrétariat de l'Ifrecor, 2016 ; Gabrié et al., 2016 ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017). Cependant, force est de constater que les liens entre ces différentes parties prenantes sont parfois complexes à tisser (Wallington et al., 2005 ; Weichselgartner et Kasperson, 2010 ; Bednarek et al., 2018). Ils sont pourtant un point clé pour les transferts de connaissances et compétences, tel que le résume de manière conceptuelle la Figure 2 (Dale et al., 2019). En effet, la défaillance de ces interactions entre acteurs peut conduire à l'échec des projets de gestion et de conservation (Catalano et al., 2019).

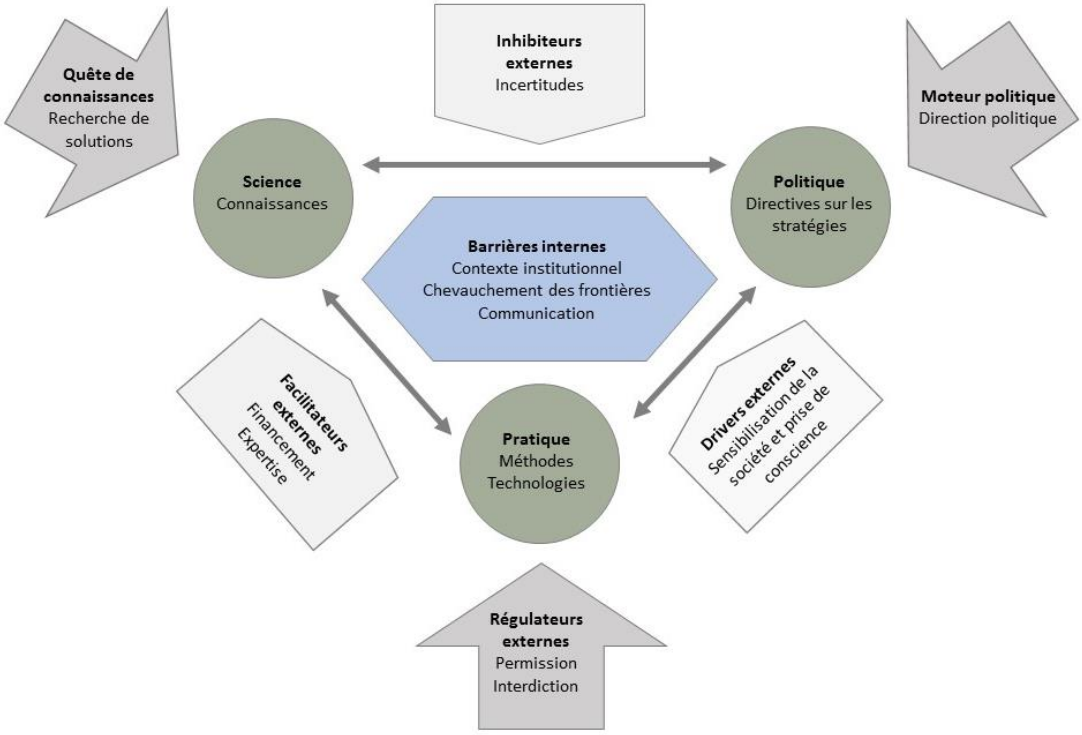


Figure 2. Pistes d'amélioration des liens entre la science, la politique et la pratique en matière de gestion des milieux côtiers synthétisés sous forme de modèle conceptuel (modifié et traduit d'après Dale et al., 2019).

Utilisés dans le cadre des politiques publiques, les indicateurs sont des outils précieux d'aide à la décision, à l'interface entre l'ensemble des parties prenantes. Ils permettent notamment de suivre les changements d'état écologique, d'évaluer l'efficacité de la gestion et de communiquer auprès d'un large public (Hayes et al., 2015). En écologie, un indicateur est définit comme une composante ou une mesure des phénomènes environnementaux pertinents, utilisés pour décrire ou évaluer les conditions

ou les changements environnementaux, cet élément pouvant être soit un composant, soit une mesure de ces phénomènes environnementaux (Heink et Kowarik, 2010 ; voir **Chapitre 7**). Parmi ces indicateurs figurent les bioindicateurs utilisés pour surveiller les réponses d'un écosystème aux pressions environnementales (Niemeijer et de Groot, 2008), correspondant à une caractéristique quantifiable d'un processus ou d'une fonction biochimique, physiologique, toxicologique ou écologique corrélée ou liée de manière causale à des effets à un ou plusieurs niveaux de l'organisme, de la population, de la communauté ou de l'écosystème (McCarty et al., 2002 ; voir **Chapitre 7**).

- **Le besoin de surveillance des herbiers tropicaux ultramarins**

La France comprend 12 territoires d'outre-mer éloignés de sa métropole Figure 3) appartenant à des régimes législatifs différents (Figure 4) et dont le statut a évolué au cours du temps. Actuellement, la Guadeloupe, la Guyane, la Martinique, Mayotte et La Réunion sont des départements et régions d'outre-mer (DROM), La Polynésie française, Saint-Barthélemy, Saint-Martin, Saint-Pierre-et-Miquelon les îles de Wallis-et-Futuna sont des collectivités d'outre-mer (COM) (Figure 4). La Nouvelle-Calédonie et les Terres Australes et Antarctiques Françaises (TAAF) ont un statut particulier et constituent des collectivités *sui generis* (Figure 4). Issus de l'ancien empire colonial français, ils se répartissent dans les trois océans. Les régimes administratifs et les statuts juridiques sont de plus en plus différenciés et varient selon les territoires. Avec une superficie terrestre de 120 369 km^2 (ou 552 528 km^2 en incluant la Terre-Adélie) et une population supérieure à 2,8 millions d'habitants en 2019, l'outre-mer représente 17,9 % du territoire terrestre national et 4 % de la population de la France. La Zone Economique Exclusive (ZEE) associée à ces territoires s'étend sur plus de 10 millions de km^2, représentant environ 97 % de l'espace maritime national, soit le deuxième plus vaste au monde.

Figure 3. Territoires d'outre-mer français (source : Ministère des outre-mer).

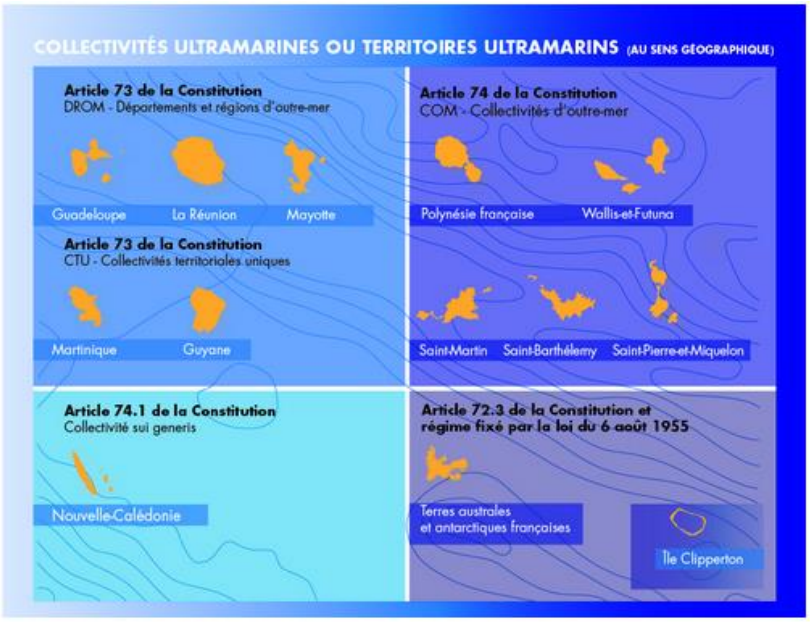


Figure 4. Statut juridique des territoires d'outre-mer (source : Ministère des outre-mer).

Ces territoires sont particulièrement concernés par les changements globaux et l'augmentation des pressions anthropiques locales. En effet, la population littorale y a quasiment doublé depuis 1962 (+ 91 %, hors Mayotte), contre + 42 % sur le littoral en Métropole (Commissariat général au développement durable, 2019). Si les espèces exotiques envahissantes sont reconnues comme l'une des principales causes d'érosion de la biodiversité des milieux terrestres d'outre-mer, les menaces d'invasions biologiques en milieux marins sont également importantes (UICN comité français, 2019 ; UICN comité français et al., 2020). S'ajoute à cela des épisodes de réchauffement des eaux (Nicet et

al., 2016 ; NOAA Coral Reef Watch, 2018 ; Meunier et al., 2019) ainsi qu'une augmentation de l'intensité des phénomènes climatiques extrêmes, cyclones, tempêtes, ouragan, etc. (IPCC, 2018).

Les régions ultramarines constituent un important réservoir de biodiversité et abritent des écosystèmes marins très vastes et diversifiés (Roussel et al., 2009 ; Hily et al., 2010 ; Ifrecor, 2016 ; Fromart et Michaud, 2018).

Y sont recensés environ 10 % des récifs coralliens et lagons de la planète. Leur surveillance s'effectue à travers différents programmes, tels que les suivis écologiques menés au sein des AMP, dans le cadre de réseaux de suivis locaux ou dans le cadre de l'application de la DCE dans les DROM, s'appuyant sur l'état des écosystèmes. Ainsi près de 1000 stations, tous programmes confondus, permettent la surveillance des récifs coralliens et des lagons s'étendant sur 58 000 km^2 à l'échelle de l'ensemble des territoires ultramarins français (Ifrecor, 2016 ; Figure 5).

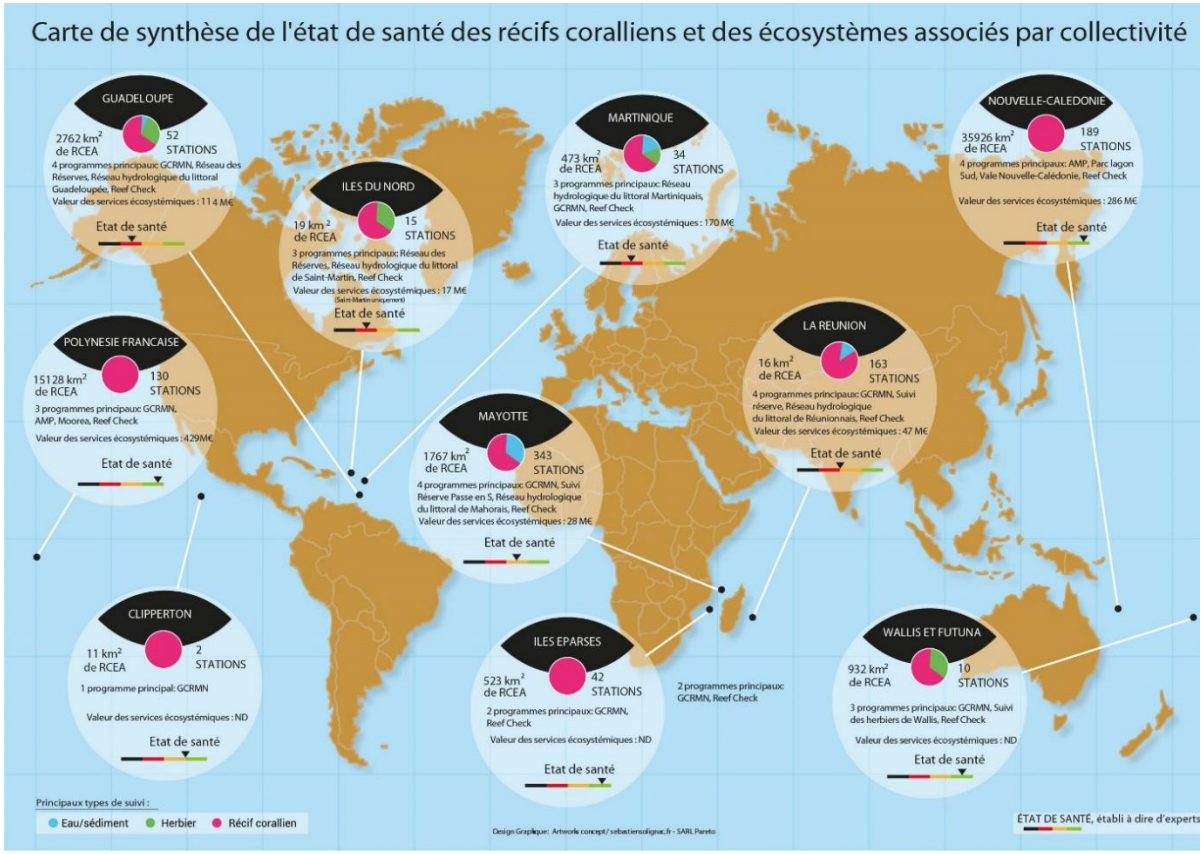


Figure 5. Carte de synthèse de l'état de santé des récifs coralliens et des écosystèmes associés par collectivité (Ifrecor, 2016).

Leur suivi permet le diagnostic de leur état de santé, utile aux échelles des territoires et des régions, notamment pour les gestionnaires de ces milieux (p.ex. Chalifour, 2017 ; Créocean, 2017 ; CORTEX, 2018 ; Moritz et al., 2018 ; Impact Mer, 2019). L'évolution de leur état de santé est également

rapportée à l'échelle nationale au sein de l'Observatoire national de la biodiversité (ONB), ainsi que dans le cadre du bilan quinquennal de l'Initiative française pour les récifs coralliens (Ifrecor) (Ifrecor, 2016 ; Ifrecor 2020 *in prep*).

Si la mise en œuvre d'un large réseau de surveillance des écosystèmes récifaux français permet d'alimenter ces diagnostics, à l'échelle de ces mêmes territoires, les herbiers marins ne bénéficient pas d'une telle couverture et la surveillance des mangroves est inexistante. Le réseau de suivi des herbiers est très limité et varie d'un territoire à l'autre. Ainsi, en 2015, 35 stations de suivi des herbiers étaient référencées, localisées principalement dans les Antilles françaises (Ifrecor, 2016 ; Figure 5 ; Figure 6). Ce déséquilibre dans la surveillance de ces écosystèmes associés peut s'expliquer par un intérêt marqué pour les écosystèmes coralliens ces dernières décennies, par des problématiques et spécificités environnementales et juridiques propres aux différents territoires, ainsi que par le manque d'outils méthodologiques adaptés à la surveillance de cet écosystème végétal naturellement dynamique.

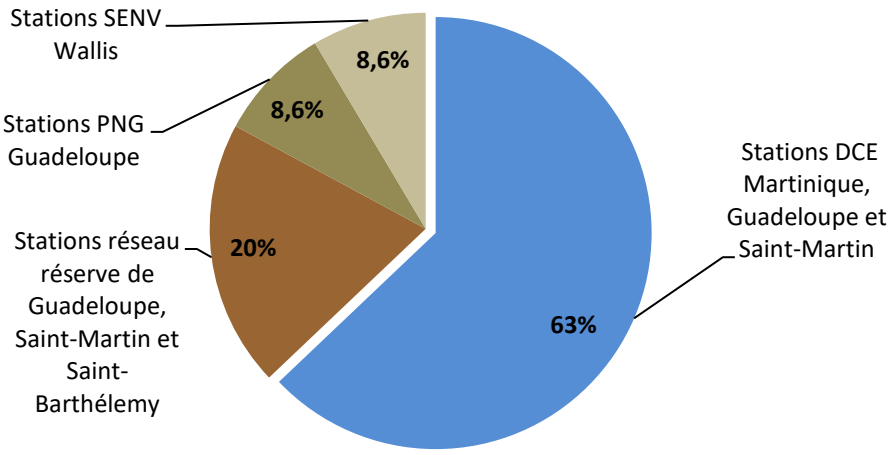


Figure 6. Répartition de la surveillance des « herbiers » par types de suivis à moyen et long termes à l'échelle des territoires de l'outre-mer en 2015. SENV : Service de l'environnement. PNG : Parc National de la Guadeloupe. DCE : Directive cadre sur l'eau. Ce bilan ne comprend pas les stations de suivis miniers de Nouvelle-Calédonie. En marron : surveillance de l'état de santé des herbiers, en bleu : stations de suivis dans le cadre de l'évaluation écologique des eaux (Kerninon, 2016).

- **Objectifs de la thèse**

C'est dans ce contexte d'augmentation des pressions et des menaces sur les herbiers tropicaux français et plus précisément dans le cadre de la mise en œuvre et de la structuration du volet surveillance des politiques publiques environnentales à l'échelle des territoires ultramarins que se positionne ce travail

de thèse. Afin de répondre aux besoins et enjeux de gestion aux différentes échelles, et dans un objectif de promotion des liens entre science, gestion et politiques publiques, les programmes nationaux menés par l'Ifrecor et la DCE ont mutualisé leurs actions pour le développement d'outils méthodologiques adaptés aux herbiers marins tropicaux français. L'objectif de cette coordination commune est d'optimiser et renforcer les efforts pour le développement de protocoles de suivis et d'indicateurs répondant à leurs actions et enjeux généraux respectifs (Figure 7).

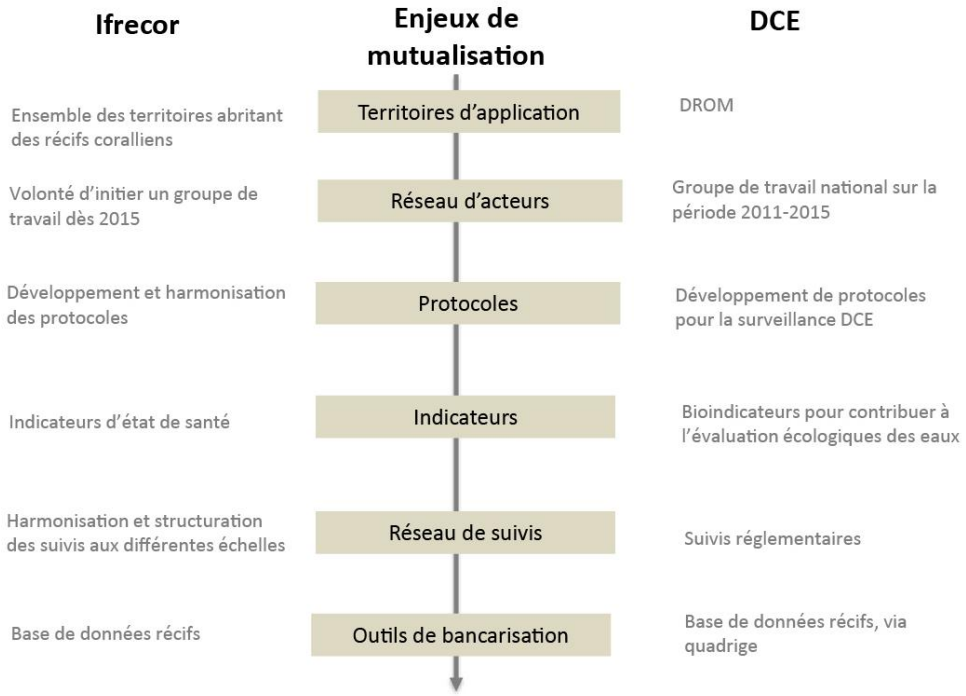


Figure 7. Enjeux sur la thématique « herbiers » de l'Ifrecor et de la DCE et état des pistes de mutualisation au démarrage de l'action nationale Ifrecor-DCE.

Cette action nationale « Herbiers Ifrecor-DCE », débutée en 2017, s'inscrit ainsi dans une démarche intégrative et concertée, au plus près des attentes concrètes des acteurs de terrain, des gestionnaires et des décideurs. Elle s'organise en deux grandes phases. Tout d'abord une phase de recherche et développement des outils méthodologiques dans le cadre de laquelle s'inscrit cette thèse (doctorat conseil), suivie d'une phase de validation, transfert opérationnel et valorisation de ces outils développés auprès des acteurs concernés au sein des différents territoires. Ce travail de recherche doctorale, vise ainsi à développer des outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers marins d'outre-mer et contribuer à l'évaluation de l'état des eaux côtières, dans un contexte de perturbations multiples (naturelles, anthropiques et climatiques). Ce projet a pour objectif de proposer des outils de gestion intégrés dans un objectif de mutualisation de la surveillance des herbiers d'outre-mer. Les objectifs de cette thèse sont les suivants :

(1) Apporter une information globale et actualisée sur les caractéristiques des herbiers ultramarins français ;
(2) Etudier les réponses des herbiers, de la physiologie à l'écosystème ;
(3) Déterminer les paramètres les plus pertinents pour répondre aux objectifs de gestion et de rapportage des différentes politiques publiques en évaluant notamment la pertinence des herbiers pour la bioindication ;
(4) Développer des premières versions d'indicateurs écologiques intégrés pour les Antilles et Mayotte ;
(5) Réaliser une première évaluation de l'état écologique des herbiers étudiés.

Pour répondre à ces objectifs scientifiques et de recherche et développement, un travail bibliographique, couplé à des études de terrain, en laboratoire, et à des analyses statistiques ont été menés sur différents territoires tropicaux insulaires d'outre-mer, permettant de poser les premières bases des outils de gestion des herbiers qu'ils abritent. L'objectif ultime de ce travail est de faciliter la gestion et la préservation de cet habitat en favorisant le renforcement du réseau de surveillance, sur la base d'outils méthodologiques robustes. Par l'initiation du développement d'indicateurs de diagnostic, cette démarche permettra par ailleurs d'apporter des informations fines sur l'état du milieu et les causes de dégradation, arguments de leviers utiles pour justifier des actions de gestion appropriées visant à la réduction des perturbations anthropiques locales.

- **Présentation du plan du manuscrit**

Ce manuscrit s'articule autour de trois parties, abordant successivement des éléments sur la connaissance du milieu formé par les herbiers marins, l'étude de ses réponses à des perturbations multiples et enfin les perspectives pour le développement d'outils de gestion.

Partie 1 : Etat des connaissances, enjeux de gestion et de conservation des herbiers marins d'outre-mer (objectif 1)

- *Chapitre 1 : Les herbiers marins : éléments généraux*
  Ce chapitre vise à présenter de manière globale et synthétique le fonctionnement et le rôle écologique des écosystèmes formés par les herbiers marins, incluant des éléments sur la physiologie, la biologie des phanérogames marines les constituant.
- *Chapitre 2 : Synthèse des connaissances des herbiers d'outre-mer, enjeux de gestion et de conservation*

Ce chapitre a pour objectif de faire un état des connaissances sur les herbiers marins tropicaux français et des enjeux de gestion et de conservation associés sur la base d'une synthèse des connaissances biologique, écologique, environnementale à l'échelle de ces territoires. Une synthèse du contexte des différentes politiques publiques et des actions de gestion conservatoires intégrant les herbiers marins d'outre-mer est également incluse.

Partie 2 : Etude des relations « pressions-état » dans le cadre du développement d'indicateurs écologiques (objectifs 1, 2 et 3)

- *Chapitre 3 : Réponses biologiques des phanérogames marines aux pressions*

  Ce chapitre présente un état de l'art des informations disponibles dans la littérature sur les effets des différentes pressions s'exerçant sur les herbiers de phanérogames marines à travers toutes leurs composantes. Il permet également de justifier le choix des paramètres retenus pour les expérimentations *in situ*.
- *Chapitre 4 : Matériel et méthodes*

  Ici sont décrits les milieux d'étude et les méthodes d'échantillonnage mises en œuvre ainsi que les analyses réalisées.
- *Chapitre 5 : Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins des Antilles françaises sous influence anthropiques*

  Ce chapitre présente les résultats des expérimentations menées dans les Antilles françaises sur 11 stations (Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy).
- *Chapitre 6 : Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples*

  Dans ce chapitre sont présentés les résultats des expérimentations menées à Mayotte et les implications en termes d'enjeux de gestion.

Partie 3 : Développement d'outils méthodologique pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers et de leur environnement (objectifs 2, 3, 4 et 5)

- *Chapitre 7 : Critères d'évaluation de l'état des herbiers et indicateurs existants*

  Une analyse bibliographique est ici réalisée sur les critères permettant de définir l'état des herbiers. Ce chapitre inclus également une synthèse des indicateurs existants pour l'évaluation des herbiers dans le cadre de contextes de gestion variés.
- *Chapitre 8 : Perspectives d'adaptation et de développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles françaises et de Mayotte*

  Ici est abordé la partie opérationnelle du projet de recherche doctorale. Des propositions préliminaires d'indicateurs sont présentées et discutées pour les deux secteurs d'étude. Elles

sont suivies d'une analyse sur les perspectives de calibration et la validation de ces outils à l'échelle des territoires concernés.

- *Chapitre 9 : Quelles perspectives pour l'utilisation de ces outils à l'échelle des territoires ultra-marins du Pacifique sud?*

  Ce dernier chapitre ouvre les perspectives d'adaptation de ces outils méthodologiques aux collectivités insulaires du Pacifique sur la base d'études exploratoires menées en Nouvelle-Calédonie et à Wallis, tout en prenant en compte les retours des expériences menées dans les autres océans.

Discussion générale et perspectives

Enfin, les résultats de ce travail de thèse sont ici discutés de manière plus globale et à plus large échelle. L'apport de la recherche scientifique en appui à la mise en œuvre d'actions de gestion conservatoire constitue ici le fil conducteur de cette discussion. L'ensemble est mis en perspectives et les actions prévues à la suite de cette thèse sont aussi présentées.

Partie 1

Etat des connaissances, enjeux de gestion et de conservation des herbiers marins d'outre-mer

Rappels de l'objectif de la partie 1

Cette première partie introductive sur les écosystèmes formés par les herbiers répond principalement à l'objectif (1) : Apporter une information globale et actualisée sur les caractéristiques des herbiers ultramarins français. Elle est organisée en deux chapitres.

Le **Chapitre 1**, permet de décrire de manière générale l'écosystème formé par les herbiers marins au travers de l'ensemble de ses composantes. Ce premier chapitre permet également d'illustrer leurs rôles et les fonctions écologiques essentiels. Le **Chapitre 2** fournit une information synthétique sur les caractéristiques et les principaux enjeux de conservation des herbiers à l'échelle des territoires ultramarins français. Il contribue à la mise à jour quinquennale de l'état des connaissances et de la santé des herbiers d'outre-mer menée par l'Ifrecor (Ifrecor, *in prep*).

Chapitre 1

Les herbiers marins : éléments généraux

1.1. Taxonomie et classification phylogénétique

Les océans abritent de nombreux végétaux marins se répartissant en trois groupes : le phytoplancton (généralement des microalgues unicellulaires), les algues (souvent macroscopiques et attachées au substrat) et les phanérogames marines (actuellement Spermatophytes ou Angiospermes appartenant à l'embranchement des Magnoliophytes). Ces dernières ont conquis le milieu marin à partir de plantes à fleurs (Angiospermes) terrestres il y a environ 100 millions d'années (Arber, 1920 ; Den Hartog, 1970 ; Les et al., 1997 ; Figure 8). Les taxons des phanérogames marines appartiennent aux monocotylédones de la sous-classe des Alismatidae (ordre des Alismatales, Figure 9).

Ils forment un groupe polyphylétique, et non un groupe taxonomique : les genres appartiennent à plusieurs familles (Arber, 1920 ; Sculthorpe, 1967 ; Den Hartog, 1970 ; Les et al., 1997). Ainsi, elles représentent un groupe fonctionnel de plantes à fleurs, sans être étroitement liées à un groupe naturel commun. Du fait de leurs origines indépendantes, chacune d'entre elles présente des caractéristiques uniques, conséquence de leur cheminement évolutif vers le milieu marin (Waycott et al., 2004).

Les travaux de Les et al., (1997) ont révelé l'existance de quatre lignées indépendantes (Figure 9) :

- les Hydrocharitaceae regroupant les genres *Enhalu*s, *Halophila* et *Thalassia* ;
- les complexes des Cymodoceaceae incluant les Cymodoceaceae (*Halodule*, *Syringodium*, *Thalassodendron* et *Amphibolis*) ainsi que les familles monogenre, Ruppiaceae et Posidoniaceae) ;
- les Zosteraceae, incluant les espèces des genres *Zostera* (incluant *Heterozostera* et *Nanozostera* d'après Coyer et al. (2013) et *Phyllospadix* ;
- les Potamogetonaceae au sein desquelles se trouvent deux espèces du genre *Lepilaena*.

L'origine de ces lignées est estimée à plus de 65 millions d'années, correspondant à la plus ancienne période de divergence au sein de l'ordre des monocotylédones aquatiques Alismatales (Janssen et Bremer, 2004). Leurs caractéristiques communes pourraient être la résultante d'une ascendance commune avec un ancêtre d'eau douce ou le résultat d'une évolution adaptative convergente à des conditions environnementales similaires (Waycott et al., 2018). D'après Arber (1920), les quatre critères qui permettent de définir une plante à fleurs comme marine sont : 1) une adaptation à la vie dans un milieu salin ; 2) une capacité de développement en milieu complètement submergé ; 3) un système d'ancrage au sédiment ; et 4) un mécanisme de pollinisation hydrophile. Les phanérogames marines sont ainsi les seules descendantes des plantes à fleurs terrestres à répondre à ces critères adaptatifs leur permettant d'atteindre leurs objectifs végétatifs et de s'adapter aux importantes contraintes environnementales de la vie marine (Arber, 1920 ; Les et al., 1997).

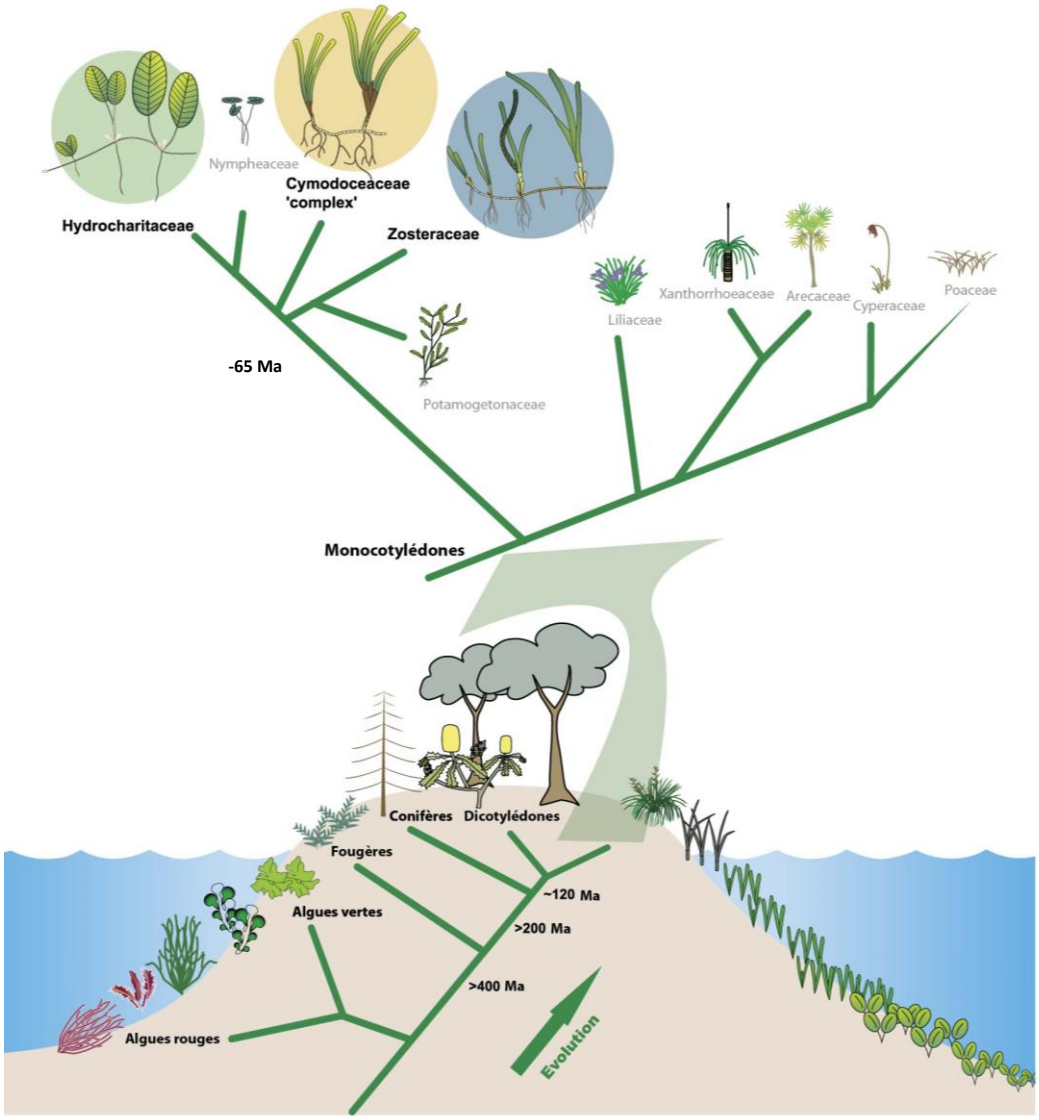


Figure 8. Modèle conceptuel de l'évolution des phanérogames marines, Ma= million d'années (Waycott et al., 2004).

Entre 60 et 72 espèces de phanérogames marines sont recensées à l'échelle du globe réparties au sein de 13 genres et 6 familles (Den Hartog, 1970 ; Short et al., 2007, 2011 ; Figure 9). Elles constituent ainsi un très petit groupe phylogénique au regard des 10 000 espèces de macroalgues ou encore des 400 000 espèces de végétaux terrestres (Waycott et al., 2004). Plus précisément, les herbiers marins représentent environ 0,5 % de la flore marine totale et 0,02 % de l'ensemble des angiospermes (Dawes et al., 1989).

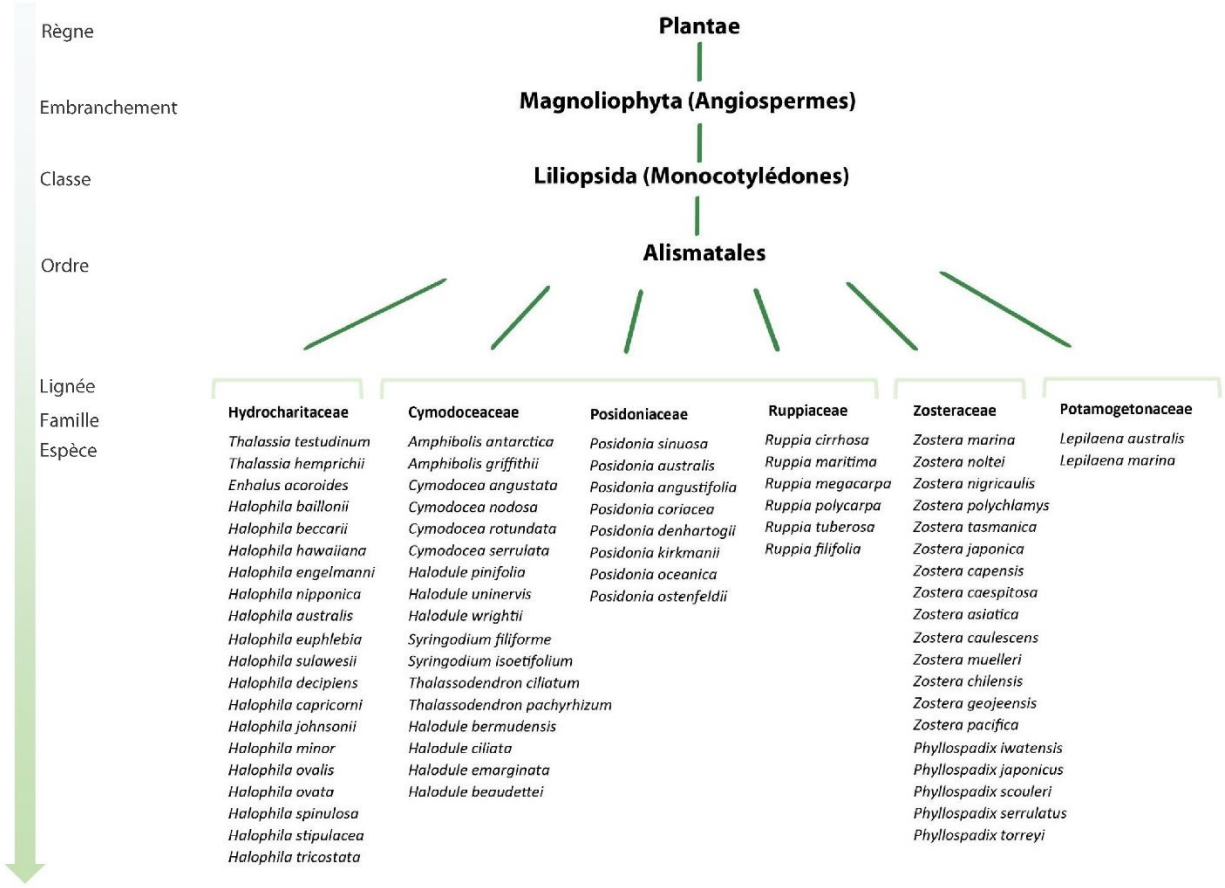


Figure 9. Classification des 72 espèces de phanérogames marines (nombre d'espèces d'après Short et al., 2011).

Cette incertitude quant au nombre exact d'espèces constituant les phanérogames marines (entre 60 et 70 selon les études de synthèse) résulte de leur particularité évolutive. En effet, leur adaptation à la vie marine s'est faite après une période d'évolution sur terre et elle est par ailleurs très récente (Figure 8). La plupart des phanérogames marines ont ainsi évoluées au cours des cinq derniers millions d'années, et certaines espèces encore plus récemment (Waycott et al., 2018). La faible diversité entre les lignées, malgré leurs origines anciennes, témoigne par ailleurs de l'adaptation extrême requise pour survivre et se développer en milieu marin (Les et al., 1997). Le séquençage du génome de *Zostera marina* met notamment en lumière les gains et les pertes liés à cette adaptation extrême réalisée par les phanérogames marines (Olsen et al., 2016).

Ce cheminement biologique particulier et récent se traduit par des caractères reproducteurs peu développés et par une grande plasticité morphologique chez certaines espèces. Ainsi, il en ressort des divergences entre taxonomistes sur certains détails de classification et de nomenclature.

C'est le cas par exemple du genre *Halodule* (famille des Cymodoceaceae), source de nombreuses ambiguïtés taxonomiques au niveau spécifique. Les premières clés de détermination basées sur la morphologie des feuilles (présence-absence de lacune autour de la veine centrale, largeur et

morphologie de l'apex) ont abouti à l'identification de six espèces d'*Halodule* (Den Hartog., 1964). Cependant, les premières difficultés sont apparues avec le constat de la grande variabilité naturelle de ces critères morphologiques au sein même de plants appartenant à un rhizome unique (Phillips, 1967 ; Philipps et Menez, 1988). De récentes études phylogénétiques ont permis d'apporter des précisions utiles à la nomenclature et à l'identification des *Halodule ;* et suggère un regroupement de certaines espèces entre elles (Ito et Tanaka, 2011 ; Waycott et al., 2018). Si les premières études basées sur les marqueurs phylogénétiques traditionnels ont pu montrer des résultats ambigus, les dernières recherches utilisant une approche de séquençage du génome des chloroplastes, révèlent des séparations et des hybridations successives entre les différentes lignées, ceci quelles que soient les régions étudiées (Waycott et al., 2018). Du fait de l'absence d'incompatibilité reproductive sexuée, l'hybridation de deux espèces (ici *H. pinifolia et H. uninervis*) se produit parfois, conséquence du transport de pollen par les courants. Les clones formés par ces hydrides se dispersent ensuite au sein de la région d'implantation. Même si les critères génétiques mis en avant au travers de ces études permettent de distinguer les lignées entre elles, il n'existe aucune clé d'identification sur la base d'élément morphologique. Ainsi, comme le suggérait Ostenfeld (1902), en l'absence de caractères reproducteurs apparents, il ne semble pas possible d'aller au-delà de l'identification de deux espèces d'*Halodule*, se distinguant par leurs répartitions géographiques très distinctes : *H. wrightii* (océan Atlantique tropical nord-ouest) et *H. uninervis* (océan Indo-Pacifique ouest) (Waycott, 2018).

Le genre *Halophila* de la famille des Hydrocharitaceae regroupe 17 espèces (Short et al., 2007) présentent dans des conditions environnementale très diverses (Waycott et al., 2004). Il en découle une importante plasticité morphologique et une grande complexité de classification des espèces au sein de ce groupe taxonomique (Kuo et al., 2006 ; Uchimura et al., 2008 ; Short et al., 2011 ; Shimada et al., 2012 ; Nguyen et al., 2014). L'identification de l'espèce Indo-Pacifique *H. ovalis* illustre ce défi taxonomique. Elle se caractérise en effet par de faibles variations génétiques associées à une grande plasticité morphologique, rendant l'identification complexe (Short et al., 2010). Ainsi, par prudence, l'espèce et les sous-espèces associées sont rassemblées sous la nomenclature : *Halophila ovalis complex* (Short et al., 2007). Sous cette appellation sont regroupées l'espèce *H. ovalis* elle-même, ainsi qu'*H*. *australis* (potentiellement *H. euphlebia*, (Uchimura et al., 2006)), *H. hawaiiana*, *H. johnsonii* et *H. minor* (Waycott et al., 2002).

Par ailleurs, l'espèce Caribéenne *Halophila baillonii*, ayant été également source de confusions taxonomiques (Kuo et Wilson, 2008), a récemment fait l'objet d'une publication visant à clarifier sa nomenclature (Creed et Samper-Villarreal, 2019). Des changements orthographiques (*H. baillonii* et *H. baillonis*) ont également contribués aux confusions nomenclaturales de l'espèce.

A ces difficultés d'identification, se rajoute la question du classement d'espèces appartenant à d'autres familles de plantes aquatiques, également présentes en milieu marin ou adjacent, à savoir les espèces des genres *Ruppia* (famille des Ruppiaceae) et *Lepilaena* (famille des Potamogetonaceae, anciennement famille des Zannichelliaceae) (Kuo et Den Hartog, 2006). En effet, bien que *Ruppia* s'étend aux eaux hypersalines (estuaires et lagunes) et coexiste avec d'autres espèces de phanérogames marines, toutes les espèces de ce genre ne sont pas inféodées à un environnement strictement marin.

Ainsi, dans un objectif de gestion conservatoire à long terme de ces espèces, il est capital de prendre en considération l'histoire évolutive des phanérogames marines ainsi que la complexité taxonomique associée afin de porter l'information la plus juste possible sur la base de critères d'identification partagés et récents (Kilminster et al., 2015 ; Waycott et al., 2018). En effet, l'identification par le passé de certaines espèces peut simplement résulter de cette complexité taxonomique et de nomenclature qui sont susceptibles d'évoluer à nouveau (Green et Short, 2003), notamment dans le cadre de l'avancée de la recherche phylogénétique moléculaire.

1.2. Morphologie et anatomie des phanérogames marines

1.2.1. Morphologie générale

En tant qu'angiospermes monocotylédones, les phanérogames marines possèdent, tout comme leurs homologues terrestres, des organes végétatifs (racines, tiges horizontales ou rhizomes, tiges dressées ou feuilles constituées d'une gaine et d'un limbe) et des organes reproducteurs (fleurs, fruits et graines). Leur organisation morphologique et anatomique se répartit entre une partie endogée (rhizomes et racines) et une partie exogée (tiges dressées, faisceaux de feuilles), et varie selon les groupes taxonomiques, permettant ainsi d'identifier les genres et les espèces qui y sont associées (Figure 10).

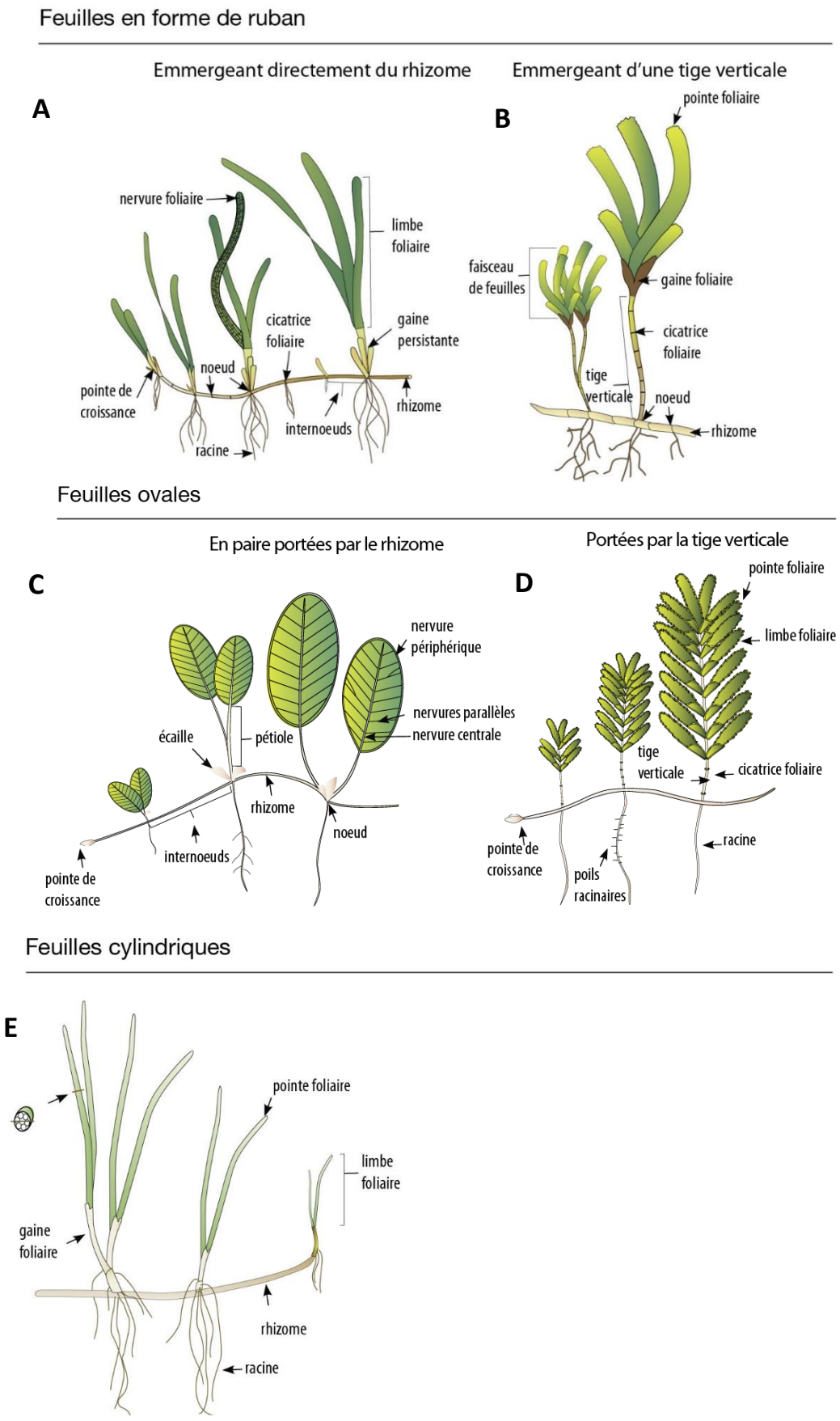


Figure 10. Illustration de la diversité morphologique des phanérogames marines et descriptions anatomiques : A : *Zostera mulleri*, B : *Thalassodendron ciliatum*, C : *Halophila ovalis*, D : *Halophila spinulosa* et E : *Syringodium isoetifolium* (modifié d'après Waycott et al., 2004).

1.2.2. La feuille

La structure anatomique des feuilles de phanérogames marines résulte des adaptations aux contraintes du milieu marin. Elles sont composées de différents compartiments présentant des caractéristiques morphologiques diverses selon les espèces (Figure 10) :

- la pointe (arrondie ou pointue),
- les veines (le motif, la direction et l'emplacement des nervures du limbe),
- les bords (dentelés, ou lisses, ou enroulés),
- la gaine foliaire (entoure entièrement ou non la tige verticale ou le rhizome ainsi que partiellement les feuilles, et, peut être aplatie ou tubulaire),
- le mode d'attache de la feuille (directement au rhizome ou sur une tige verticale).

Les feuilles se développent à partir des nœuds et la majorité d'entre elles possèdent une gaine basale différenciée du limbe. Elle apporte une protection pour le méristème apical des jeunes feuilles en croissance. Une fois matures, elles sont généralement organisées en faisceaux de plusieurs feuilles, dont les stades de développement diffèrent ; les feuilles intérieures étant les plus jeunes. Les feuilles absorbent les éléments nutritifs directement dans l'eau de mer environnante (l'absorption s'effectue aussi par le système racinaire). Ces nutriments sont ensuite véhiculés par les nervures, tout comme l'eau et les produits issus de l'activité photosynthétique.

Les organes foliaires sont composés de tissus, présentant des structures et fonctions variées (Kuo et Den Hartog, 2006 ; Kuo et al., 2018 ; Figure 11) :

- Un épiderme recouvert d'une cuticule (Figure 11), fournissant une protection mécanique, tout en restreignant les mécanismes de transpiration et d'aération de la feuille. Il présente une structure identique sur les deux faces de la feuille. Les parois des cellules épidermiques contiennent de la pectine, des protéines et de la cellulose, mais pas de lignine (Ducker et al., 1977 ; Kuo, 1978 ; Cambridge et Kuo, 1982 *in* Kuo et al., 2018). Chez la majorité des espèces, la zone épidermique du limbe constitue une zone majeure pour la photosynthèse : elle abrite une importante concentration de chloroplastes, de mitochondries, de gouttelettes lipidiques, de dictyosomes, de réticulum endoplasmique et de microorganismes. Excepté chez *Zostera*, l'épiderme peut également contenir des substances polyphénoliques (tanins) dans les lacunes. Contrairement aux plantes terrestres, les feuilles des phanérogames marines n'ont pas de stomates.

- Des tissus conducteurs, situés au niveau des nervures, organisés en deux types de faisceaux criblés parallèles : le xylème (transport de l'eau et des sels nutritifs) et le phloème (transport des sucres et de molécules élaborées). Comparativement avec leurs homologues terrestres, le nombre et la taille des éléments du xylème sont réduits.
- Des tissus mésophylliens homogènes, constitués de cellules de parenchyme à parois minces mais fortement vacuolées, entourent les lacunes aérifères de taille variable.

Une excroissance adaxiale (ligule) se développe à la jonction de la gaine et du limbe chez certains genres (p. ex. *Halodule*, *Cymodocea*). La gaine est clairement différenciée de la partie limbique, et entoure les jeunes feuilles en développement. Située à l'interface eau-sédiment, elle est habituellement recouverte de sédiments sur sa partie inférieure. Son anatomie générale est similaire à celle du limbe. A noter que la gaine est présente chez toutes les phanérogames marines, excepté chez les espèces du genre *Halophila*.

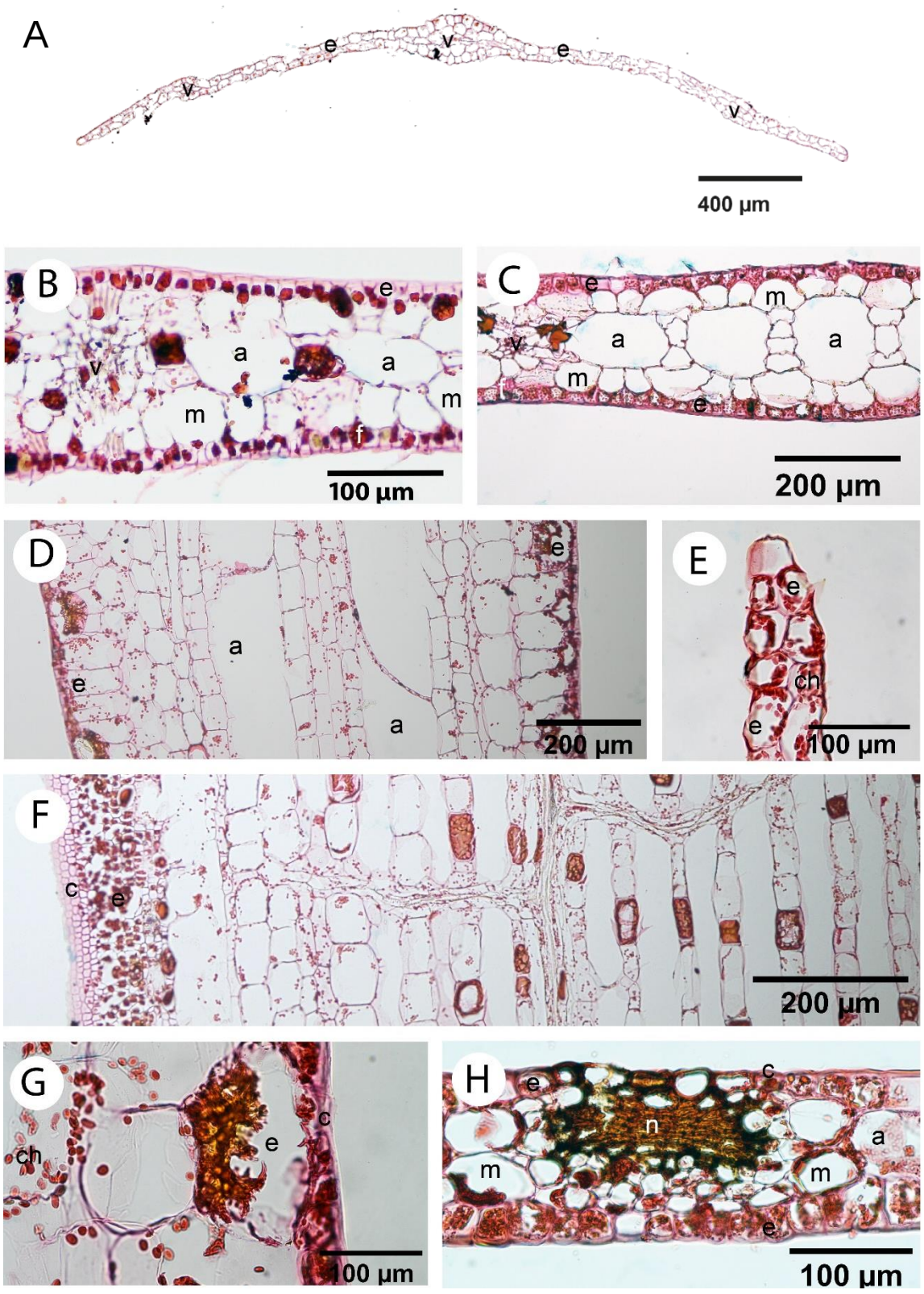


Figure 11. Organisation interne du limbe des feuilles de phanérogames marines (coloration au bleu Alcian, Safranine O et brun de Bismarck). A : *Halophila stipulacea* (coupe transversale complète). B : *Cymodocea serrulata* (coupe transversale). C : *Thalassia testudinum* (coupe transversale). D : *Syringodium filiforme* (coupe longitudinale). E : *Halophila ovalis* (coupe transersale de l'apex). F : *Cymodocea serrulata* (coupe longitudinale). G : *Syringodium filiforme* (coupe transervale de l'épiderme). H : *Halodule uninervis* (coupe transersale de l'apex). a : lacunes aérifères ; c : cuticule ; ch : chloroplastes ; e : épiderme ; f : faisceaux de fibres ; m : mésophylle ; v : faisceaux vasculaires ; n : nervure centrale (« dent » médiane) chez *Halodule uninervis*.

1.2.3. Les rhizomes et racines

La partie endogée de la plante, comprenant les rhizomes et les racines, sert aux fonctions essentielles d'absorption des minéraux, aux réserves et d'ancrage au substrat. Leur anatomie diffère selon les groupes taxonomiques, reflétant la morphologie de leurs racines et la nature du substrat (Kuo et Den Hartog, 2006). Les rhizomes peuvent être de nature herbacée (*Halodule* ou *Syringodium* par exemple), mais chez certains genres ils présentent une structure de type ligneuse (*Amphibolis* et *Thalassodendron*). La couche externe est constituée d'un épiderme recouvert d'une cuticule, pouvant contenir du tanin (Figure 12). La majeure partie du rhizome est formée de tissu cortical dont la structure peut varier selon les genres. Le taux d'extension horizontale du rhizome est variable selon les espèces. Par exemple, chez les espèces du genre *Thalassia*, la croissance est relativement lente et est estimée entre 19 et 35 cm par an chez *T. testudinum* (Gallegos et al., 1993 ; van Tussenbroek, 1998) et entre 26 et 56 cm par an chez *T. hemprichii* (Vermaat et al., 1995 ; Rollon et al., 2001). Les racines portées par le rhizome peuvent être ramifiées et porter des poils racinaires, selon le type de substrat. Leur extrémité comprend une coiffe racinaire protégeant les cellules méristématiques en cours de division. La région mature de la racine est quant à elle constituée de tissus parenchymateux corticaux superposés comprenant des lacunes aérifères ainsi qu'une stèle centrale (Kuo et Den Hartog, 2006 ; Figure 12).

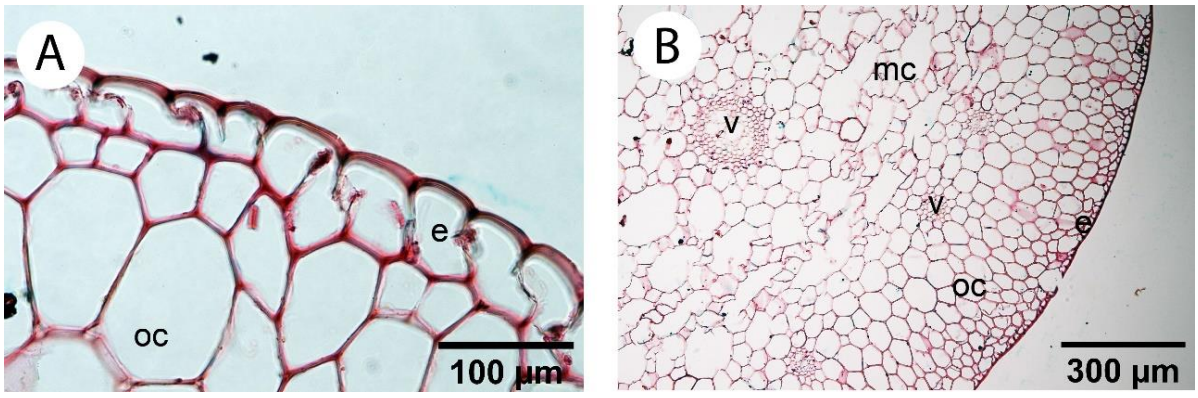


Figure 12. Organisation interne des rhizomes des phanérogames marines (coloration au bleu Alcian, Safranine O et brun de Bismarck). A : *Halodule wrightii* (coupe transersale). B : *Syringodium filiforme* (coupe transersale). c : cuticule ; e : épiderme ; mc : cortex moyen ; oc : cortex externe ; v : faisceaux vasculaires corticaux.

1.2.4. Le système reproducteur

1.2.4.1. Modes de reproduction

Afin de s'adapter et de survivre en milieu aqueux et salin, les phanérogames marines ont développé un ensemble de stratégies incluant un système reproductif atypique (dit hydrophile), des mécanismes de dispersion et des stratégies de recrutement particuliers. Ces plantes marines ont ainsi deux modes de reproduction : la voie sexuée et la voie végétative. Ces différentes stratégies reproductives sont présentes chez la plupart des espèces de phanérogames marines. Néanmoins, selon les traits de vie des espèces, la voie sexuée (espèces annuelles) ou végétative (espèces pérennes) est privilégiée. Bien qu'il y ait toujours débat concernant les avantages écologiques et évolutifs de chacun de ces modes reproductifs, de nombreuses études de biologie moléculaire appuient l'importance de la voie sexuée comme facteur de résilience (Sherman et al., 2018).

1.2.4.2. La reproduction sexuée

Les organes reproducteurs des phanérogames marines sont relativement réduits, reflet de leur évolution vers un mode de reproduction sexuée adapté au milieu marin. Ils comprennent :

- Les fleurs, résultant de deux mécanismes de floraison (Kuo et al., 2018) :
  - Monoïque : les fleurs mâles et femelles naissent sur le même plant (Posidoniaceae, Zosteraceae, *H. decipiens* et *H. capricorni*),
  - Dioïque : les fleurs mâles et femelles sont présentes sur des plantes distinctes (Cymodoceaceae, *Enhalus*, *Thalassia* et la plupart des espèces chez *Halophila*). La fleur est constituée d'un stigmate et de grains de pollen. Ce dernier est libéré dans la colonne d'eau et la pollinisation est hydrophile. *Enhalus* fait toutefois exception avec un mode de pollinisation utilisant la surface de l'eau, caractérisé d'épihydrophile (Sculthorpe, 1967). Par ailleurs, un mode de pollinisation particulier a été récemment décrit chez *T. testudinum* appelé « zoobenthophile » (van Tussenbroek et al., 2016 ; Figure 13) : le pollen, libéré des fleurs mâles, peut s'incruster sur certains invertébrés benthiques et être véhiculé jusqu'aux fleurs femelles.

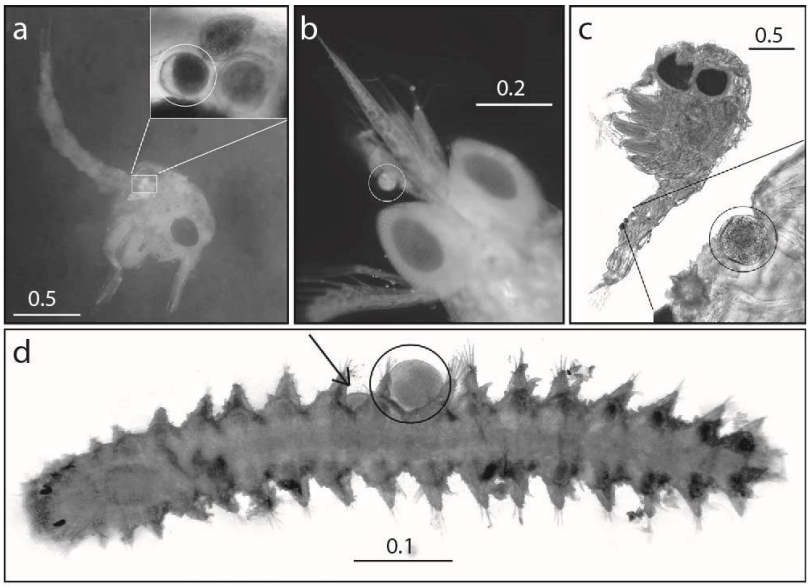


Figure 13. Invertébrés benthiques portant des grains de pollens de *Thalassia testudinum*. Ces derniers sont indiqués par des cercles. Les barres représentent l'échelle en mm (van Tussenbroek et al., 2016).

- Un fruit, se développant ensuite après la fécondation de l'ovaire (Figure 14). La structure diffère selon les espèces (Orth et al., 2006b).
- Les graines, contenues dans le fruit sont pourvues d'une réserve nutritive. Elles présentent des tailles diverses, allant de 0,2 mm chez *Halophila* à 2 cm chez *Enhalus* et *Posidonia* (Kuo et Den Hartog, 2006 ; Orth et al., 2006b).

La germination des graines s'effectue après une période de dormance des graines. Son succès est multifactoriel, incluant des facteurs internes (physiologiques et génétiques) et externes (sédiments, la lumière, la salinité et la température) (Baskin et Baskin, 2014).

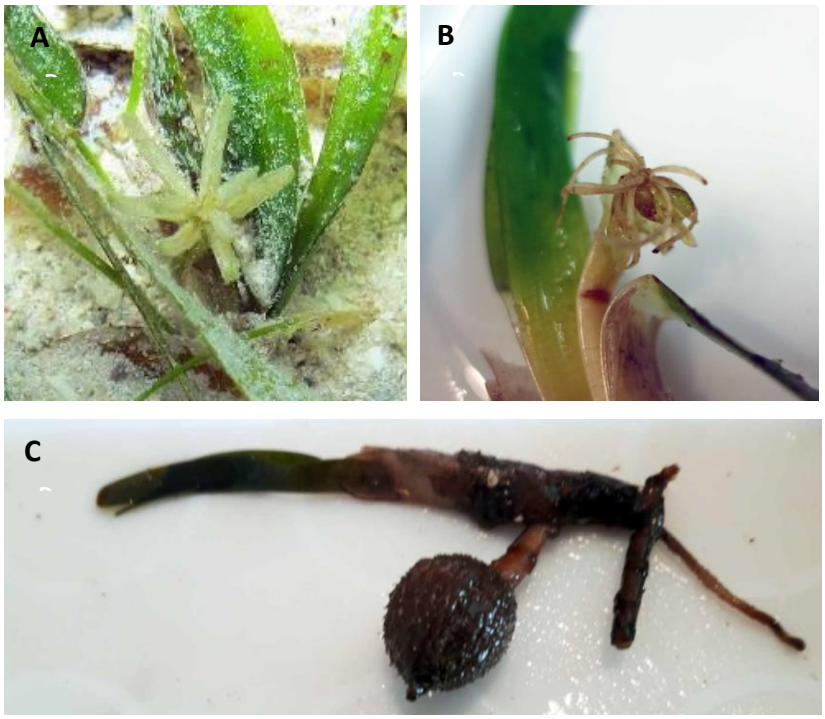


Figure 14. Organes reproducteurs chez *Thalassia*. A : Fleur mâle de *T. testudinum*, B : fleur femelle de *T. testudinum*, C : fruit de *T. hemprichii*.

1.2.4.3. La multiplication végétative

La majorité des phanérogames marines ont la capacité de se multiplier et de se disperser par voie asexuée par le biais de divers mécanismes :

- l'extension localisée des rhizomes (Figure 15),
- le détachement de fragments de rhizomes et/ou de tiges, notamment sous l'effet de forçages mécaniques,
- la production de propagules végétatives,
- la pseudo-viviparité (les organes floraux sont remplacés par des plantules produites de manière asexuée, Cambridge et al., 1983 ; Kendrick et al., 2012 ; Kuo et al., 1987 ; Sinclair et al., 2016 ; Thomson et al., 2015 *in* Sherman et al., 2018).

Figure 15. Développement de rhizomes horizontaux, signe d'un accroissement végétatif chez *Cymodocea serrulata*.

1.3. Biogéographie et distribution actuelle des herbiers marins

1.3.1. Biogéographie des herbiers marins

Si nombre de ces espèces présentent actuellement une distribution relativement étendue à travers les océans, les études de spécimens fossilisés révèlent des distributions ancestrales bien plus larges (Waycott et al., 2018). Pendant un temps, l'orgine de la distribution biogeographique des herbiers marins était considérée comme la résultante principale d'un processus évolutif d'isolement dans le temps (vicariance), issue de la séparation des continents et d'un développement de ce groupe dans la mer de Téthys au Crétacé supérieur (Den Hartog, 1970 ; Eva, 1980 ; Larkum et Den Hartog, 1989). En se basant uniquement sur la biogéographie actuelle, certaines hypothèses considèrent également que la zone à plus forte biodiversité de phanérogames marines constituerait leur zone d'origine (Mukai, 1993 ; Short et al., 2007).

Suite aux avancées dans le domaine de la biologie moléculaire, la découverte du cheminement évolutif des herbiers marins selon quatre lignées (Les et al., 1997 ; Olsen et al., 2004 ; Figure 9) aux trajectoires distinctes (Waycott et al., 2006) a permis de proposer de nouvelles hypothèses sur ces évolutions. Une distribution ancestrale globablement plus étendue, suivie de phénomènes de disparition de certaines espèces, des mouvements de la tectonique des plaques et des séquences de spéciation et d'extinctions locales, semble plausible (Waycott et al., 2018). On peut penser que l'évolution des phanérogames marine s'est déroulée selon des processus multiples et complexes, incluant la dispertion longue

distance et l'adaptation aux contraintes environnementales (comme la température par exemple) (Waycott et al., 2018). La division moderne en deux groupes, tempéré et tropical, tend à suggérer qu'une séparation écologique s'est produite dans les deux hémisphères. Conséquence de cette évolution particulière, certains genres se distinguent au travers de gammes écologiques diverses ; les Hydrocharitaceae marines sont par exemple principalement tropicales alors que les Zosteraceae sont quasi exclusivement tempérées (Waycott et al., 2004). Les Cymodoceaceae regroupent quant à elle une importante diversité de formes végétales, permettant la colonisation d'habitats variés. On retrouve dans cette famille le genre *Thalassodendron*, caractérisé par des faisceaux de feuilles typiques reliées à des tiges verticales, présent dans des environnement récifaux ou de substrats durs associés à des conditions hydrodynamiques parfois agitées. Cette même famille regroupe également les espèces du genre *Halodule* à feuilles fines, dont la distribution est souvent limitée à la zone intertidale sur des substrats sablo-vaseux (Waycott et al., 2004).

Il existe au sein de certains genres des espèces congénères (ou espèces dites jumelles ou sœurs) dont les caractéristiques morphologiques sont proches malgré leur éloignement géographique (Den Hartog, 1970). C'est le cas par exemple de *Thalassia, Syringodium* et *Halodule* (Tableau 1) :

Tableau 1. Répartition géographique des espèces de phanérogames marines congénères.

Atlantique tropical	**Indo-Pacifique ouest**
Halodule wrigthii	*Halodule uninervis*
Syringodium filiforme	*Syringodium isoetifolium*
Thalassia testudinum	*Thalassia hemprichii*

Les théories sur la biogéographie ouvrent la voie à des recherches futures pour déterminer les modèles d'évolution, de migration et de connexion entre les régions afin de mieux comprendre les schémas de répartition de ces plantes marines.

1.3.2. Distribution actuelle des herbiers marins

Les phanérogames marines sont actuellement présentes dans les eaux côtières de tous les continents, excepté l'Antarctique (Den Hartog, 1970 ; Green et Short, 2003 ; Short et al., 2007), preuve de leur succès évolutif. Evaluer la superficie des herbiers à l'échelle du globe représente un défi complexe en raison de la grande diversité des espèces formant des habitats variés, des connaissances hétérogènes selon les territoires et de leur caractère dynamique (Short et al., 2007). Les méthodes de cartographie sont au point pour les herbiers peu profonds (-12 mètres) par télédétection ; par ailleurs le principal

verrou est la nécessité de faire des études de terrain afin de valider les signatures sur les images. La question reste en revanche entière pour les herbiers profonds et non détectable par télédétection (S. Andréfouët com. pers.). Ainsi, leur superficie mondiale est estimée entre 177 000 à 600 000 km² (Duarte et al., 2013). A l'échelle du globe, six biorégions ont été définies pour représenter les principales distributions et association de phanérogames marines (Short et al., 2007).

La diversité spécifique varie grandement selon les régions ; la zone de l'Atlantique nord tempéré est la plus pauvre (une à deux espèces) alors que les océans tempérés du sud et l'Indo-Pacifique tropical présentent des richesses spécifiques bien plus élevées (13 à 20 espèces) (Figure 16). La région abritant la plus grande concentration d'espèces se situe autour de la Malaisie, dans le triangle de corail (Indonésie, Bornéo et Papouasie-Nouvelle Guinée), ainsi qu'au sein d'une petite partie de la côte de l'Afrique de l'est (Figure 16). Ces régions, à forte diversité, abritent souvent un endémisme élevé d'espèces de phanérogames marines. Cette distribution d'exceptionnelle biodiversité (ou *hotspot*) des herbiers marins située dans le triangle de corail est similaire à celle observée pour la biodiversité marine (les poissons), les écosystèmes récifaux ainsi que ceux formés par les mangroves (McCoy et Heck, 1976). Plusieurs hypothèses pourraient l'expliquer :

- le climat, les régions tropicales étant plus favorables à la photosynthèse,
- la grande étendue de zones côtières peu profondes avec de vastes plateaux continentaux (Papouasie-Nouvelle-Guinée, Indonésie, Philippines etc.) permettant de créer des larges zones d'habitat pour de nombreuses espèces,
- les courants marins : en provenance de l'est ils créent une barrière à la dispersion des espèces.

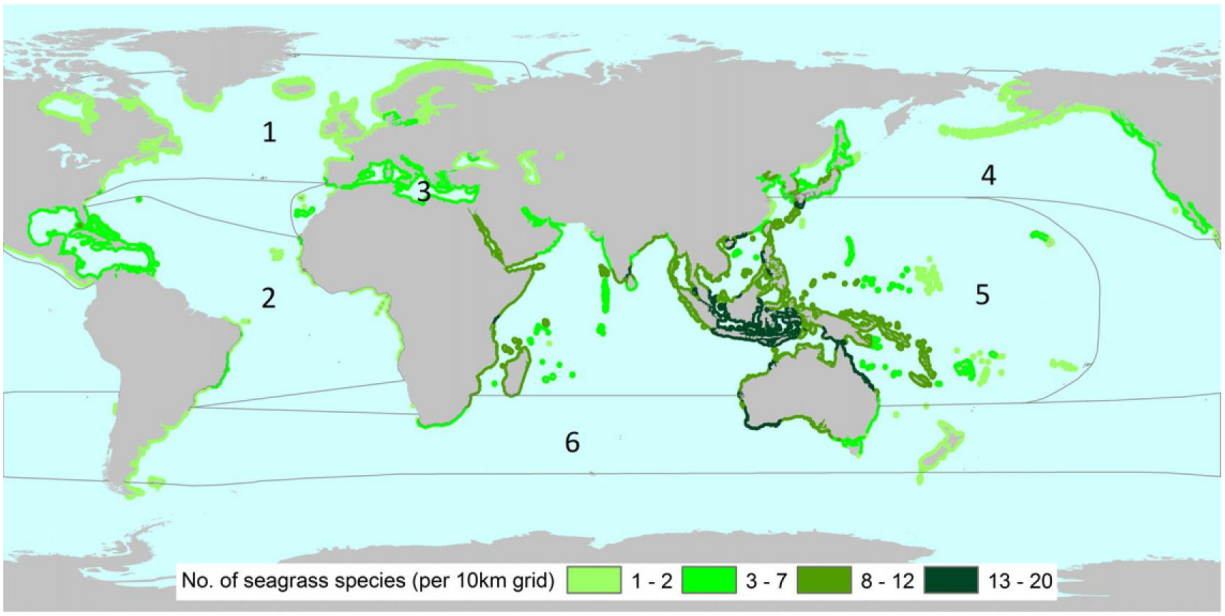


Figure 16. Répartition mondiale de la richesse en espèces des phanérogames marines ; les numéros de 1 à 6 indiquent la biorégion : 1. Atlantique nord tempéré, 2. Atlantique tropical, 3. Méditerranée, 4. Pacifique nord tempéré, 5. Indo-Pacifique tropical, 6. Océans tempérés du sud (Short et al., 2007 ; données de UNEP-WCMC, 2005).

1.4. Habitats formés par les herbiers marins

Les herbiers marins forment des habitats très divers selon leur situation géographique (herbiers tempérés *vs* herbiers tropicaux), leur composition (monospécifiques *vs* mixtes), leur situation sur l'estran (intertidaux *vs* subtidaux), leur distribution en profondeur (peu profonds *vs* profonds), les conditions environnementales auxquelles ils sont soumis (p.ex. salinité, température) (Carruthers et al., 2002, 2003, 2007) ou encore la présence d'habitats particuliers adjacents, tels que les mangroves ou les récifs coralliens en milieu tropical (Figure 17).

La structure de l'habitat formé par les herbiers et les fonctionnalités qui lui sont associées peuvent également varier selon les communautés qui y sont associées (§ 1.6. et § 1.7.) ainsi que selon les contraintes naturelles ou anthropiques (**Chapitres 3**, **5** et **6**).

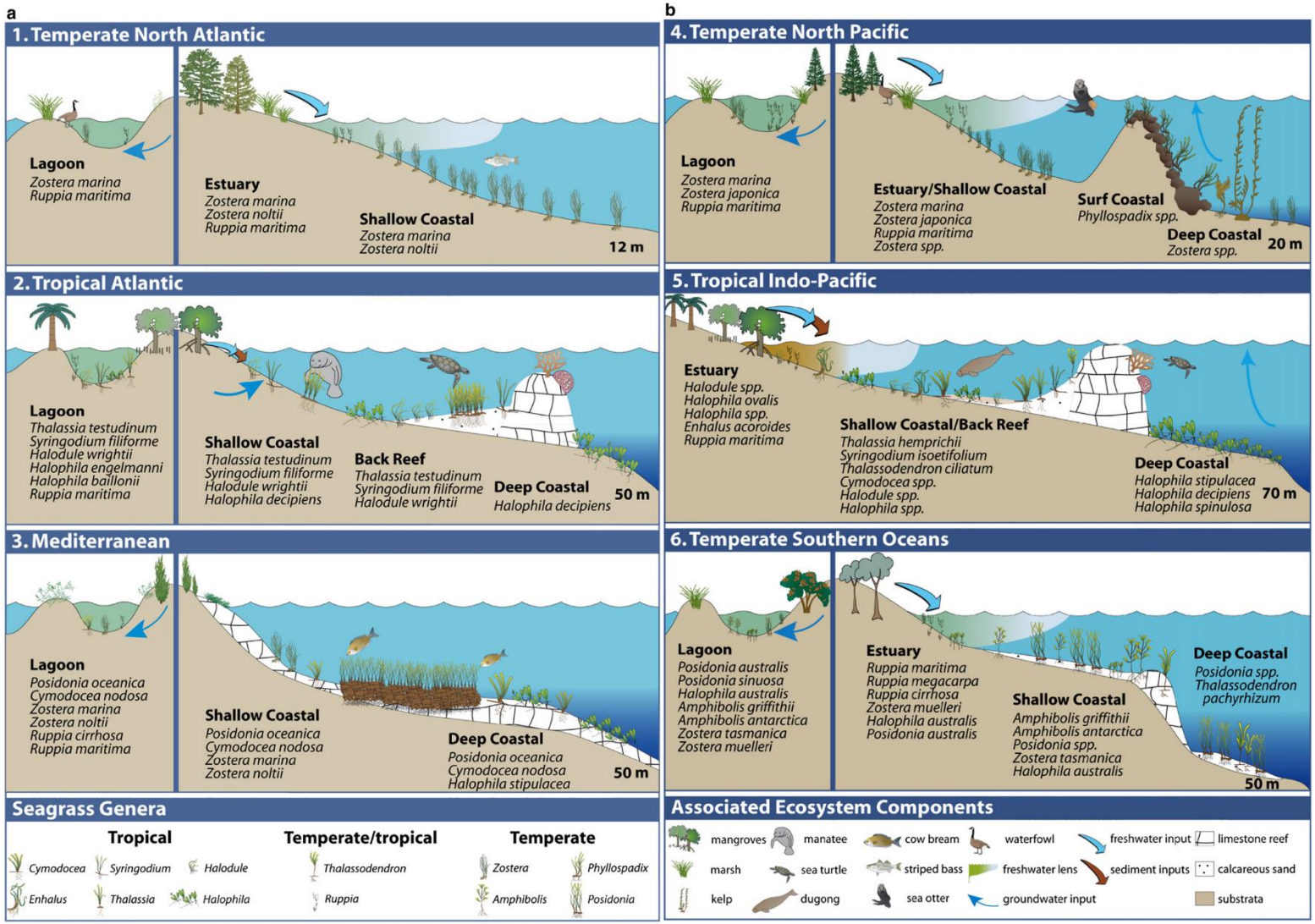


Figure 17. Illustrations schématiques des différents habitats formés par les herbiers marins pour (a) les biorégions 1 à 3 et (b) les biorégions 4 à 6 (Figure 16) (Short et al., 2007).

1.5. Facteurs de développement et de distribution des herbiers marins

De multiples facteurs environnementaux physiques, chimiques et biologiques conditionnent le développement et la distribution des herbiers marins (Duarte, 1991 ; Krause-Jensen et al., 2003). Le principal élément nécessaire à leur développement est la lumière, indispensable à l'activité photosynthétique (Dennison, 1987). Ce paramètre est considéré comme le principal facteur environnemental conditionnant la biomasse des phanérogames marines, la production foliaire et la distribution des espèces en profondeur (Duarte, 1991 ; Dennison et al., 1993 ; Herzka et Dunton, 1997, Figure 18).

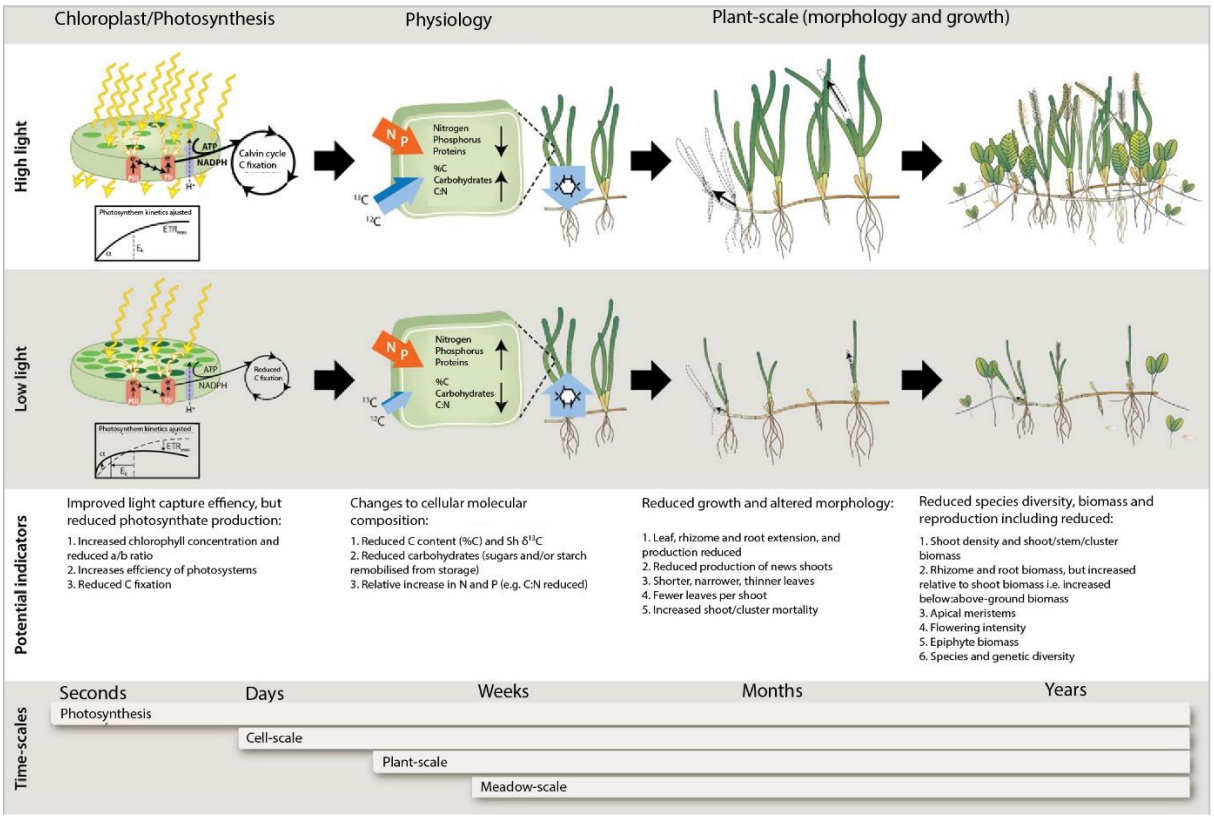


Figure 18. Schéma conceptuel de la compréhension de la réponse des herbiers marins selon différentes conditions de lumière. Les échelles de temps auxquelles se produisent généralement les réactions à la réduction de la lumière sont indiquées à la base du diagramme (McMahon et al., 2013).

Cependant, la manière dont les phanérogames marines répondent à un gradient de luminosité est spécifique des espèces (Czerny et Dunton, 1995 ; Grice et al., 1996 ; Olesen et al., 2002 ; Collier et al., 2012). Par ailleurs, les phanérogames marines installées en milieu tropical sont souvent exposées à de

très fortes intensités lumineuses au niveau de leurs limites hautes de répartition, en particulier pour les herbiers peu profonds et intertidaux. Si certaines espèces sont capables de s'adapter à ce type d'environnement en régulant à la baisse l'efficacité photosynthétique (Campbell et al., 2007), cette forte exposition peut engendrer des dommages (Ralph et Burchett, 1995). Il est intéressant de noter qu'*Halophila ovalis,* tolérant de faible intensité lumineuse, peut également occuper la zone intertidale ; ses capacités d'adaptation le long d'un gradient de lumière étant encore peu connues (Collier et Waycott, 2009). La sensibilité des herbiers au manque de lumière est par ailleurs variable selon les écosystèmes, particulièrement dans les eaux peu profondes, davantage soumises aux évènements stochastiques tels que les tempêtes ou le gel (Krause-Jensen et al., 2008).

La disponibilité en nutriments (l'azote et le phosphore) constitue également un facteur limitant pour le développement et la distribution des herbiers. Selon les espèces et les conditions environnementales, la concentration varie entre 0,75 et 5,5 % pour l'azote et entre 0,1 et 0,8 % pour le phosphore (Duarte, 1990).

La capacité d'absorption de ces nutriments par les phanérogames marines est multifactorielle et dépend de certains facteurs environnementaux, tels que la lumière (Fourqurean et Rutten, 2004) et la composition du sédiment (Duarte, 1990 ; Terrados et al., 1999 ; Udy et al., 1999, Mellors, 2003 ; McKenzie et al., 2007). Cependant, un fort taux d'éléments nutritifs diminue la clarté de l'eau (Cloern, 2001) et favorise le développement d'organismes et d'algues en épiphytes (Larkum et McComb, 1989 ; Frankovich et Fourqurean, 1997 ; Zhang et al., 2014 ; Prado, 2018) et de macroalgues (Burkholder et al., 2007 ; Lugendo et al., 2001 ; Lapointe et al., 2018) ce qui diminue par effet d'ombrage la quantité de lumière disponible pour les herbiers (Short et Burdick, 1996 ; Hauxwell et al., 2001, 2003 ; Figure 33). La température de l'eau est un facteur jouant un rôle important dans la distribution des phanérogames marines (Staehr et Borum, 2011 ; Salo et Pedersen, 2014). Elles peuvent être très sensibles aux augmentations de températures de l'eau, surtout si ces changements se produisent de manière brutale ou chronique. Ce type de changement peut affecter leur métabolisme, leur productivité, leur taux de croissance ou encore leur reproduction, ou avoir des conséquences létales en cas de températures extrêmes (Moore et Jarvis, 2008 ; Collier et Waycott, 2014). Des phénomènes de *« burn-off* », caractérisés par des plants aux feuilles brulées, peuvent ainsi être observés. En Australie, selon les espèces, les températures optimales sont comprises entre 15 et 33 °C (Collier et Waycott, 2014). Il est important de préciser que selon les secteurs, certaines espèces phanérogames marines se développent déjà à leur seuil maximal de tolérance thermique (Campbell et al., 2006 ; Moore et Jarvis, 2008 ; Collier et Waycott, 2014), ce qui les rend potentiellement plus fragiles en cas d'épisodes de fortes chaleur. Les espèces du genre *Halophila* figurent parmi les plus sensibles à l'élévation de la température de surface de la mer, tandis que *Cymodocea* sp*.* et *Syringodium* sp. sont

plus tolérantes (Collier et al., 2012). Si certaines phanérogames marines peuvent tolérer une large gamme de salinité (p.ex. *Halodule* sp.), certaines espèces (*Thalassia* sp.) sont moins tolérantes à ces variations environnementales (Dawes et al., 1989 ; Lirman et Cropper, 2003). Une altération des conditions de salinité, notamment lors de phénomènes d'hypo-salinité, peut engendrer une baisse de productivité des phanérogames marines. Cependant les réponses peuvent varier considérablement en fonction de l'origine de la plante (Salo et al., 2014). On peut ainsi considérer que certaines populations auraient de meilleures chances de survie et d'adaptation aux changements futurs de l'environnement. De plus, l'association d'une faible salinité et d'une température de l'eau élevée pouvait affecter négativement certaines espèces (Salo et Pedersen, 2014).

Par ailleurs, si les herbiers réduisent l'intensité du courant par extraction du mouvement de l'eau (Madsen et Warncke, 1983), l'hydrodynamisme joue un rôle important dans la densité, la composition spécifique, la structure et la dynamique des herbiers. Dans les zones exposées à un courant modéré à important, des dépressions de sable nu peuvent se former (Patriquin, 1975 ; Fonseca et al., 1983). La houle et les marées peuvent remettre en suspension des sédiments sur le fond, entraînant une augmentation de la turbidité. Les conditions de lumière et de température de l'eau peuvent également se trouver modifiées, affectant la productivité des phanérogames marines (Collier et Waycott, 2009). Les herbiers exposés durant de longues périodes à de fortes vagues générées par le vent, présentent fréquemment une biomasse réduite, signe d'une diminution de la lumière disponible (Mellors et al., 1993).

D'autres facteurs tels que le type de substrat (Balestri et al., 2003) et les caractéristiques du sédiment (De Falco et al., 2000 ; Krause-Jensen et al., 2011) contrôlent également la distribution des herbiers. La nature physique du substrat peut constituer un facteur limitant important au développement et à la survie des herbiers (Koch, 2001).

1.6. Communautées associées

1.6.1. Communautés microbiologiques

Tout comme les plantes terrestres et les autres organismes marins benthiques, les herbiers de phanérogames marines abritent des communautés abondantes et diverses de microorganismes. Un microbiote épigé et endogé, constitué de bactéries, d'archées, de virus, de champignons, et de microalgues, vivent sur les feuilles, les racines et les rhizomes et les sédiments (Ugarelli et al., 2017 ; Figure 19). Ces communautés influencent la physiologie et l'état de santé des herbiers marins, tout en

régulant la dynamique biogéochimique de l'écosystème (Seymour et al., 2018). Les interactions de ces microorganismes avec la plante peuvent être de type mutualistes, saprophytiques, parasites ou pathogènes. C'est notamment le cas du protiste pathogène *Labyrinthula* qui peut engendrer des épidémies destructrices pour les herbiers infectés (**Chapitre 3**).

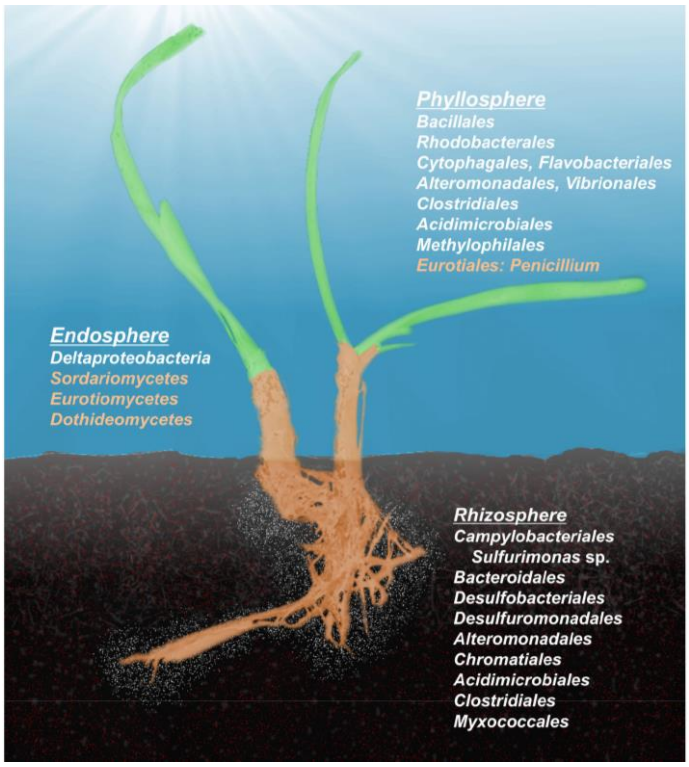


Figure 19. Groupes bactériens (en blanc) et fongiques (orange) les plus abondants identifiés dans les différents compartiments de l'holobiote des herbiers marins (Ugarelli et al., 2017).

1.6.2. Macroflore associée

1.6.2.1. Macroflore épiphyte

Comme de nombreuses macrophytes, les feuilles des phanérogames marines fournissent une surface d'adhésion pour une flore diversifiée d'algues épiphytes, incluant, diatomées et algues multicellulaires ainsi que des cyanobactéries (Heijs, 1985 ; Hemminga et Duarte, 2000 ; Uku et Björk, 2001 ; Borowitzka et al., 2006 ; Corlett et Jones, 2007). Chez *Thalassia testudinum,* par exemple, environ 85 % du biote formé par des épiphytes est constitué d'au moins trois espèces d'algues rouges calcaires (Corallinales), 61 espèces de diatomées et 72 espèces de foraminifères ; le reste étant constitué d'éponges, de gastéropodes, d'ostracodes, de coccolites, de dinoflagellés, d'algues brunes et de vers (Corlett et

Jones, 2007). La flore épiphyte contribue à la production primaire et constitue une ressource alimentaire pour des méso- et macrobrouteurs ainsi que pour les détritivores (Heijs, 1984 ; Uku, 2005). Il est par ailleurs intéressant de noter que la contribution des algues rouges calcaires encroûtantes à la part calcaire du sédiment est non négligeable (Morse et al., 1987 ; Frankovich et Zieman, 1994 ; Enríquez et Schubert, 2014 ; Brandano et al., 2018). Selon Brandano et al. (2018) la production calcaire des herbiers Méditerranéens se situerait autour de 400 g $m^{-2}an^{-1}$.

1.6.2.2. Macroflore associées aux herbiers

Les herbiers marins et les macroalgues constituent les écosystèmes végétaux dominants à l'échelle des eaux peu profondes du globe. Ces macrophytes se retrouvent fréquemment en association. Les herbiers abritent ainsi toute une communauté de macroalgues fixées ou en dépôt sur les herbiers et le substrat (Bell et Hall, 1997 ; van Tussenbroek et al., 2006 ; Tableau 2 ; Figure 20).

Tableau 2. Exemple de la diversité de macroalgues associées aux herbiers à *Thalassia testudinum* dans l'Atlantique occidental, à l'exclusion de celles qui se trouvent sur le substrat dur (modifié d'après van Tussenbroek et al., 2006).

Macroalgues fixées (rhizophytiques)	**Calcaires (Chlorophyta) :** *Halimeda discoidea, H. incrassata, H. lacrimosa, H. monile, H. opuntia, H. scabra, H. simulans, Penicillus capitatus, P. dumentosos, P. lamourouxii, P. pyriformis, Rhipocephalus oblongus, R. phoenix, Udotea abbottiorum, U. cyathiformis, U. fibrosa, U. flabellum, U. luna, U. spinulosa, U. wilsonii* **Non-calcaires (Chlorophyta) :** *Caulerpa ashmeadii, C. cupressoides, C. lanuginosa, C. mexicana, C. paspaloides, C. prolifera, C. sertularioides, C. verticillata, Avrainvillea digitata, A. longicaulis, A. mazei, A. nigricans , A. rawsonii, A. silvana, Cladocephalus luteofuscus, Rhipilia tomentosa*
Algues dérivantes, comprenant également les algues lithophytes ou épiphytes communes fréquemment arrachées du substrat (taxons jusqu'au niveau du genre)	**Chlorophyta :** *Acetabularia, Anadyomene, Batophora, Bryopsis, Bryothamnion, Chaetomorpha, Cladophoropsis, Cladophora, Dictyosphaeria, Ulva, Mycrodictyon, Neomeris, Valonia* **Rhodophyta :** *Acantophora, Amphiroa, Centroceras, Ceramium, Champia, Chondria, Euchema, Galaxaura, Gracilaria, Halydictyon, Hypnea, Jania, Laurencia, Liagora, Neogoniolithon, Spyridia* **Phaeophyta :** *Dictyota, Lobophora, Padina, Sargassum, Sporochnus, Turbinaria,* **Cyanophyta :** (Taxons variés d'algues filamenteuses)

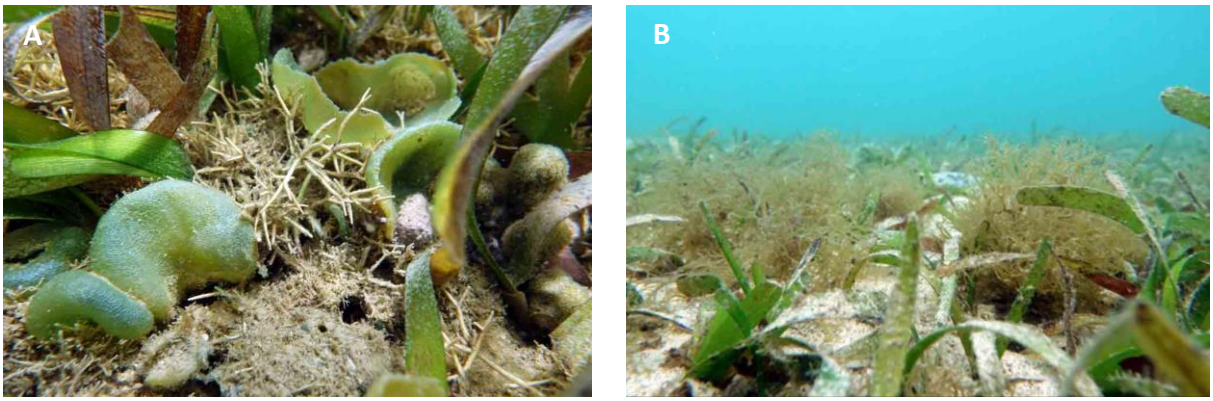


Figure 20. A : cortège de macroalgues vertes (*Dictyosphaeria cavernosa*) et rouges (*Amphiroa rigida*) dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Guadeloupe) B : macroalgues brunes (*Dictyota* sp.) dans un herbier à *T. testudinum* (Martinique).

1.6.3. Faune associée

L'habitat formé par les herbiers constitue un support pour une grande diversité d'espèces faunistiques à tous les niveaux trophiques, incluant mésobrouteurs (crustacées, gastéropodes), macrobrouteurs (décapodes, oursins) mégabrouteurs (tortues, dugongs) (Hemminga et Duarte, 2000 ; Boyé et al., 2017 ; York et al., 2018 ; Figure 21 ; **Chapitres 2**, **3**, **5** et **6**). Si la petite faune est majoritairement dominante et abondante (Tableau 3), les herbiers abritent aussi des populations de mégafaune dont les assemblages diffèrent selon les latitudes (York et al., 2018). Ces communautés associées aux herbiers influencent fortement la structure de ces habitats végétaux (**Chapitres 3** et **6**).

Tableau 3. Principaux groupes d'invertébrés benthiques associés aux herbiers marins (York et al., 2018).

Faune endogée	**Vivant sous la surface du sédiment** *Taxons d'invertébrés dominants* copépodes, ostracodes, nématodes, polychètes, bivalves, amphipodes, cumacées, holothuries, phoronidiens
Epifaune	**Vivant sur la surface du sédiment ou sur les plantes benthiques et algues** *Taxons d'invertébrés dominants - mobiles* copépodes harpacticoïdes, ostracodes, nématodes, rotifères, amphipodes, isopodes, petits décapodes, gastéropodes, polychètes, pycnogonides, échinodermes, némertes *Taxons d'invertébrés dominants - sessiles* Hydroïdes, bivalves, bryozoaires, éponges, ascidies, annélides
Faune démersale	**Organismes benthiques** *Taxons d'invertébrés dominants - sessiles* décapodes, céphalopodes

Figure 21. *Pina carnea* recouvert de macroalgues (*Dictyota* sp.) dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Martinique), B : accumulation de gastéropodes (type *Crassispira* sp.) dans un herbier à *T. testudinum* (Guadeloupe). C : Pectinidae en épibiose sur une feuille de *T. testudinum* (Guadeloupe), D : poissons juvéniles et oursins diadèmes (*Diadema* sp.) au sein d'un herbiers à *Enhalus acoroides* (Indonésie), E : étoile de mer (*Linckia laevigata*) dans un herbier mixte (Indonésie) F : Barracuda (*Sphyraena barracuda*) dans un herbier peu profond (Saint-Barthélemy), G : tortue verte (*Chelonia mydas*) en phase d'alimentation (Mayotte), H : Requin nourrice (*Ginglymostoma cirratum*) juvénile s'abritant sous une matte d'herbier à *T. testudinum* (Saint-Martin).

1.7. Rôle écologique, fonctionnel et services écosystémiques

Les herbiers fournissent de nombreux services écosystémiques, notamment en termes d'habitat, de production primaire (Duarte et Chiscano, 1999) et dans le cadre du cycle des nutriments (Nienhuis et al., 1989). Ils présentent également un rôle de régulation en stabilisant le sédiment et en protégeant les côtes de l'érosion (Barbier et al., 2011 ; Koch et al., 2012, Christianen et al., 2013 ; Ondiviela et al., 2014 ; Paul, 2018), notamment par effet de réduction de l'hydrodynamisme (Madsen et Warncke, 1983). Malgré le faible nombre d'espèces constituant les herbiers, leurs rôles fonctionnels et structurants ainsi que les services qu'ils rendent, leur confèrent une grande importance dans les milieux côtiers tropicaux (§ 1.6. ; Figure 21).

Les herbiers marins constituent un habitat côtier très riche et productif, abritant un nombre conséquent d'espèces marines d'importance écologique à tous les niveaux trophiques (Hemminga et Duarte, 2000 ; Valentine et Duffy, 2006 ; Figure 21 ; § 6.3.), dont certaines menacées d'extinction comme les dugongs et les tortues marines. Les rôles fonctionnels des herbiers marins en tant qu'habitat varient selon les espèces de phanérogames marines et la nature de la faune qui y est associée, qu'elle soit permanente ou transitoire (p. ex. Vaslet et al., 2012 ; Vaslet, 2015 ; Dromard et al., 2017). De nombreux travaux ont porté sur les résidents saisonniers, en particulier dont le recrutement s'effectue sous forme de larves ou de juvéniles avant leur migration vers d'autres habitats, ce qui a conduit à considérer les herbiers marins comme des zones de "nurserie" essentielles pour de nombreuses espèces, incluant des espèces d'intérêt commercial (Nagelkerken et al., 2000, Astrou et al., 2018). En milieu tropical, l'importante connectivité écologique entre les mangroves, les herbiers et les récifs coralliens n'est plus à démontrer (Nagelkerken et al., 2000 ; Vaslet et al., 2012 ; Berkström et al., 2013 ; Gillis et al., 2014 ; Olds et al., 2016 ; Figure 22 ; § 1.6.). Dans cette configuration, les différents écosystèmes s'apportent des bénéfices mutuels, les herbiers profitant de l'apport modéré de nutriments en provenance des bassins versants (rôle de filtration par les mangroves) et de la protection contre la houle et des sédiments produits par les récifs environnants (Valiela et Cole, 2002). Une étude récente a mis en évidence que certaines espèces de coraux pouvaient bénéficier de la présence des herbiers en assimilant la matière dissoute issue des herbiers (Lai et al., 2013) ou en tamponnant à petite échelle l'acidification des océans (Unsworth et al., 2012).

Par ailleurs, il a été montré que la présence d'herbiers réduirait l'abondance de certaines bactéries potentiellement pathogènes, notamment chez les coraux dont le taux de maladies est moins élevé à proximité d'herbiers (Lamb et al., 2017). Ainsi la prise en compte de la connectivité est clé pour la conservation de ces écosystèmes associés (Engelhard et al., 2017).

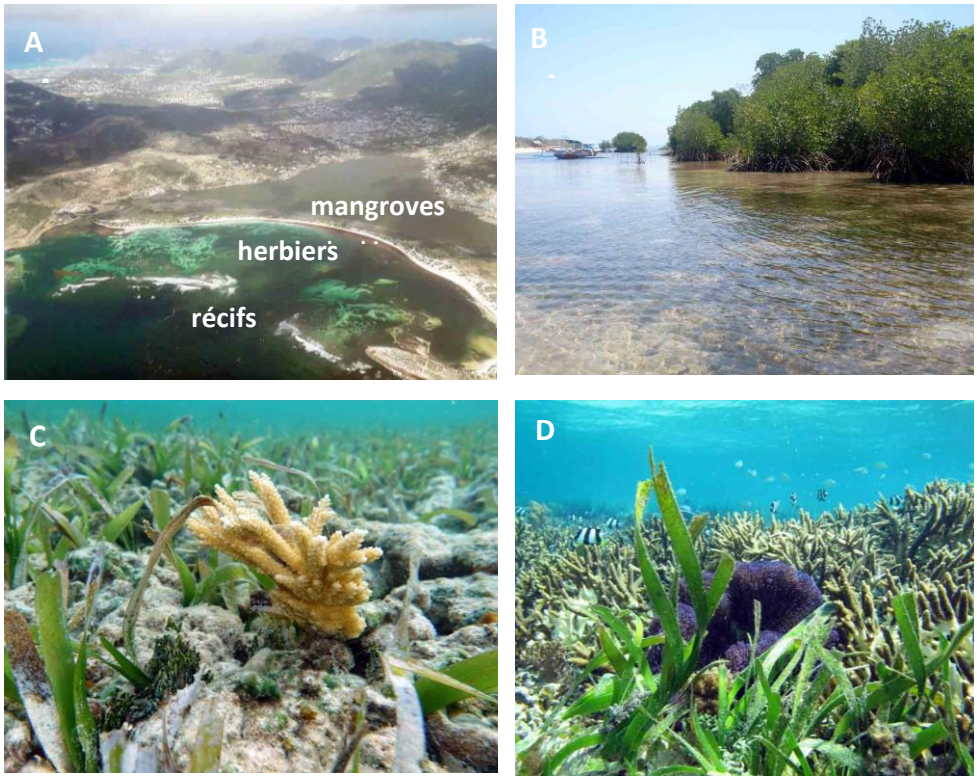


Figure 22. Herbiers entre mangrove et récifs coralliens de la baie du Galion (Saint-Martin), B : herbiers intertidaux jouxtant la mangrove (Indonésie), C : une colonie d'*Acropora cervicornis* dans un herbier à *Thalassia testudinum* (Saint-Martin), D : *Enhalus acoroides* en association avec des coraux branchus (Indonésie).

Il convient également de noter que les herbiers marins, constituant des formations végétales denses, jouent un rôle primordial dans l'atténuation du changement climatique via la séquestration du carbone à long terme, preuve de l'importance de leur conservation dans le contexte actuel de changement global (Duarte et al., 2005 ; Mcleod et al., 2011 ; Fourqurean et al., 2012 ; Duarte et al., 2013). S'ils couvrent moins de 0,2 % du fond de l'océan, les herbiers de phanérogames marines stockeraient environ 10 % du carbone enfoui dans les océans chaque année, soit entre 48 à 122 millions de tonnes par an (Fourqurean et al., 2012 ; Duarte et al., 2013). Cependant tous les herbiers ne présentent pas ce même potentiel d'accumulation. Un certain nombre de caractéristiques biotiques de l'habitat influencent grandement les mécanismes d'intégration et de stockage du carbone organique dans les

sédiments. Les variations sont importantes selon la composition et la morphologie des espèces (petites espèces pionnières *vs* grandes espèces pérennes), la complexité de la canopée (faible *vs* importante), la configuration paysagère de l'herbier (continu *vs* fragmenté) et les interactions biotiques au sein des réseaux trophiques (réseaux trophiques complexes et intacts *vs* dégradés) (Mazarrasa et al., 2018).

Les herbiers fournissent également des services de production et de prélèvement, la pêche artisanale et de subsistance étant largement pratiquées, particulièrement dans les zones côtières des régions tropicales (de la Torre-Castro et Rönnbäck, 2004 ; Björk et al., 2008 ; Unsworth et Cullen, 2010, 2010 ; Frouin et al., 2012 ; de la Torre-Castro et al., 2014). Dans certaines régions, les herbiers sont également utilisés dans certaines pratiques de médecine traditionnelle ou comme fertilisants (de la Torre-Castro et Rönnbäck, 2004). Enfin, les herbiers créent un habitat propice à la pratique d'activités récréatives, telles que la plongée sous-marine (Cullen-Unsworth et al., 2014).

Les herbiers sont également reconnus comme des sentinelles du milieu marin, témoin des changements s'y produisant (**Chapitres 3**, **5**, **6**, **8** et **9**).

Considérant l'ensemble de ces services, les herbiers contribuent de manière indéniable au bien-être humain, leur valeur économique associée est ainsi estimée à une valeur annuelle de plusieurs milliards de dollars (Costanza et al., 2014), valeur qui pourrait être sous-estimée (Dewsbury et al., 2016). Cependant, chaque herbier ne rend pas l'ensemble de ces services écosystémiques. Il existe en effet des variations importantes des services fournis par les herbiers selon les genres de phanérogames marines qui les constituent et les régions (Mtwana Nordlund et al., 2016). Les espèces de plus grande taille semblent fournir des services écosystémiques plus importants et plus variés que certaines espèces morphologiquement plus petites. Il est donc nécessaire de bien les caractériser dans une démarche de conservation afin de comprendre les interactions entre biodiversité, fonctions écologiques et services écosystémiques rendus.

1.8. Les menaces pesant sur les herbiers

De par leur positionnement à l'interface terre-mer, les herbiers subissent fortement les changements rapides des conditions environnementales et les effets du développement des activités humaines auxquels ils sont sensibles (Short et Wyllie-Echeverria, 1996 ; Orth et al., 2006a ; Waycott et al., 2009). Le développement des zones côtières et la dégradation induite de la qualité et de la clarté de l'eau constituent les principales menaces pour les herbiers et représentent les causes majeures de leur déclin à l'échelle du globe (Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011). Elles affecteraient respectivement 93 % à 58 % des espèces de phanérogames marines, dont 21 % et 26 % des espèces inscrites dans les catégories menacées ou quasi menacées de la Liste rouge de l'UICN (Short et al., 2011 ; Tableau 4). À l'échelle mondiale, 14 % des espèces sont menacées d'extinction (Short et al., 2011). L'évaluation de ces menaces est cruciale pour gérer efficacement les herbiers concernés. Cependant les informations sont rarement disponibles (Grech et al., 2012). Les effets de ces pressions au sein des différents compartiments biologiques sont détaillés dans les **Chapitres 3**, **5** et **6**.

Tableau 4. Espèces de phanérogames marines affectées (pourcentage des 72 espèces) par les principales catégories de menaces et risque d'extinction des espèces menacées ou quasi menacées (Short et al., 2011).

Principales catégories de menaces	Espèces affectées	Risque d'extinction	Pas de risque d'extinction
Développement côtier	93 %	21 %	69 %
Dégradation de la qualité de l'eau	58 %	26 %	67 %
Dommages mécaniques	44 %	9 %	78 %
Aquaculture	39 %	14 %	79 %
Pêche	38 %	4 %	85 %
Sédimentation/envasement	36 %	12 %	77 %
Compétition	7 %	40 %	60 %
Maladies	3 %	0 %	100 %

Chapitre 2

Synthèse des connaissances des herbiers d'outre-mer, enjeux de gestion et de conservation

2.1. Caractéristation des herbiers d'outre-mer

2.1.1. Diversité spécifique et distribution des herbiers d'outre-mer

Les herbiers marins occupent des zones géographiques importantes et constituent des écosystèmes emblématiques dans les collectivités tropicales d'outre-mer. Ils sont présents dans de nombreuses zones côtières à l'exception de la Guyane et de Clipperton. Pour ces deux territoires, seule l'espèce ubiquiste *Ruppia maritima* (voir **Chapitre 1**) est ponctuellement présente dans les eaux saumâtres, bancs de vases et jeunes marais (Hily et al., 2010 ; Payri et al., 2009). Le nombre d'espèces de phanérogames marines présentes à l'échelle des outre-mer est compris entre **17 et 19 espèces** appartenant à quatre familles (Hydrocharitaceae, Cymodoceaceae, Ruppiceae et Zosteraceae) et respectivement neuf genres (*Thalassia*, *Enhalus* et *Halophila* ; *Cymodocea*, *Halodule*, *Syringodium* et *Thalassodendron* ; *Ruppia* ; *Zostera*) (Figure 23 ; Tableau 5)).

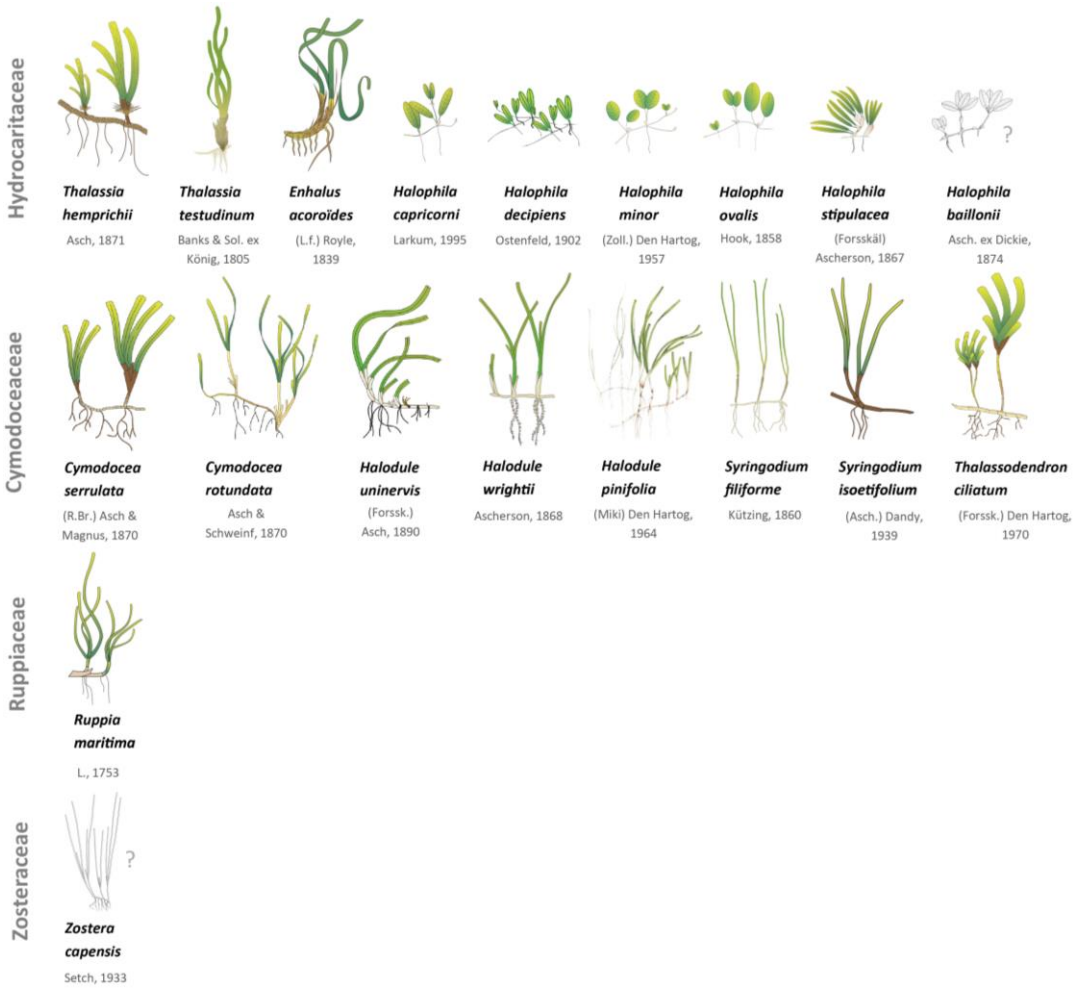


Figure 23. Phanérogames marines d'outre-mer. Images: IAN Image Library (ian.umces.edu), Philipps et Menez, 1988. ? : espèce dont la présence n'est pas confirmée.

Tableau 5. Espèces de phanérogames marines présentes dans les collectivités de l'outre-mer et superficies associées (Andréfouët et Dirberg, 2006 ; Arvam-Pareto, 2014 ; Ballorain et al., 2019, C. Bouchon données personnelles *in* Hily et al., 2010 ; Cuvillier et al., 2017 ; Dedeken et Ballorain, 2015 ; Delnatte et Wynne, 2016 ; Duke et al., 2010 ; Dupont et al., 2016 ; Fournet, 2002 ; Legrand, 2010 ; Le Moal et al., 2015 ; Loricourt, 2005 ; Naim et al., 2000 ; Payri, 2006 ; Payri et al., 2002 ; TBM, 2013 ; Roos et al., 2017 ; Vaslet et al., 2013 ; Waycott et al., 2011). ? : espèce dont la présence n'est pas confirmée. (*) : complexe *Halophila ovalis-minor*, (**) : Cette donnée surfacique comprend également les herbiers de la partie néerlandaise de l'île.

Famille	Genre	Espèce	Guadeloupe	Saint-Martin	Saint-Barthélemy	Martinique	Iles Eparses	Mayotte	La Réunion	Nouvelle - Calédonie	Wallis & Futuna	Polynésie française
Cymodoceaceae	*Cymodocea*	*C. rotundata*					●	●		●		
		C. serrulata						●		●		
	Halodule	*H. pinifolia*								●	●	
		H. uninervis					●	●		●		
		H. wrightii	●	●	●	●						
	Syringodium	*S. filiforme*	●	●	●	●	?					
		S. isoetifolium						●	●	●	●	
	Thalassodendron	*T. ciliatum*					●	●				
Hydrocharitaceae	*Thalassia*	*T. testudinum*	●	●	●	●						
		T. hemprichii					●	●		●		
	Enhalus	*E. acoroïdes*								●		
	Halophila	*H. capricorni*								●		
		H. decipiens	●	●	●	●		●		●		●
		H. ovalis (*)					●			●	●	●
		H. minor (*)						●		●		
		H. baillonii	?	?	?	?						
		H. stipulacea	●	●	●	●		●	?			
Ruppiaceae	*Ruppia*	*R. maritima*	●	?	?	●				●		
Zosteraceae	*Zostera*	*Z. capensis*					?	?				
Nombre d'espèces par territoire			**6 à 7**	**5 à 7**	**5 à 7**	**6 à 7**	**5 à 7**	**9 à 10**	**1 à 2**	**12**	**3**	**2**
Nombre d'espèces à l'échelle de l'outre-mer			**16 à 19**									
Superficie des herbiers par territoire (km²)			**101,93**	**61,52 (?)**	**3,66**	**49,74**	*En cours*	**7,6**	**0,0265**	**936,35**	**24,0**	**28,7**
Surface totale des herbiers à l'échelle de l'outre-mer (km²)			**1213,82**									

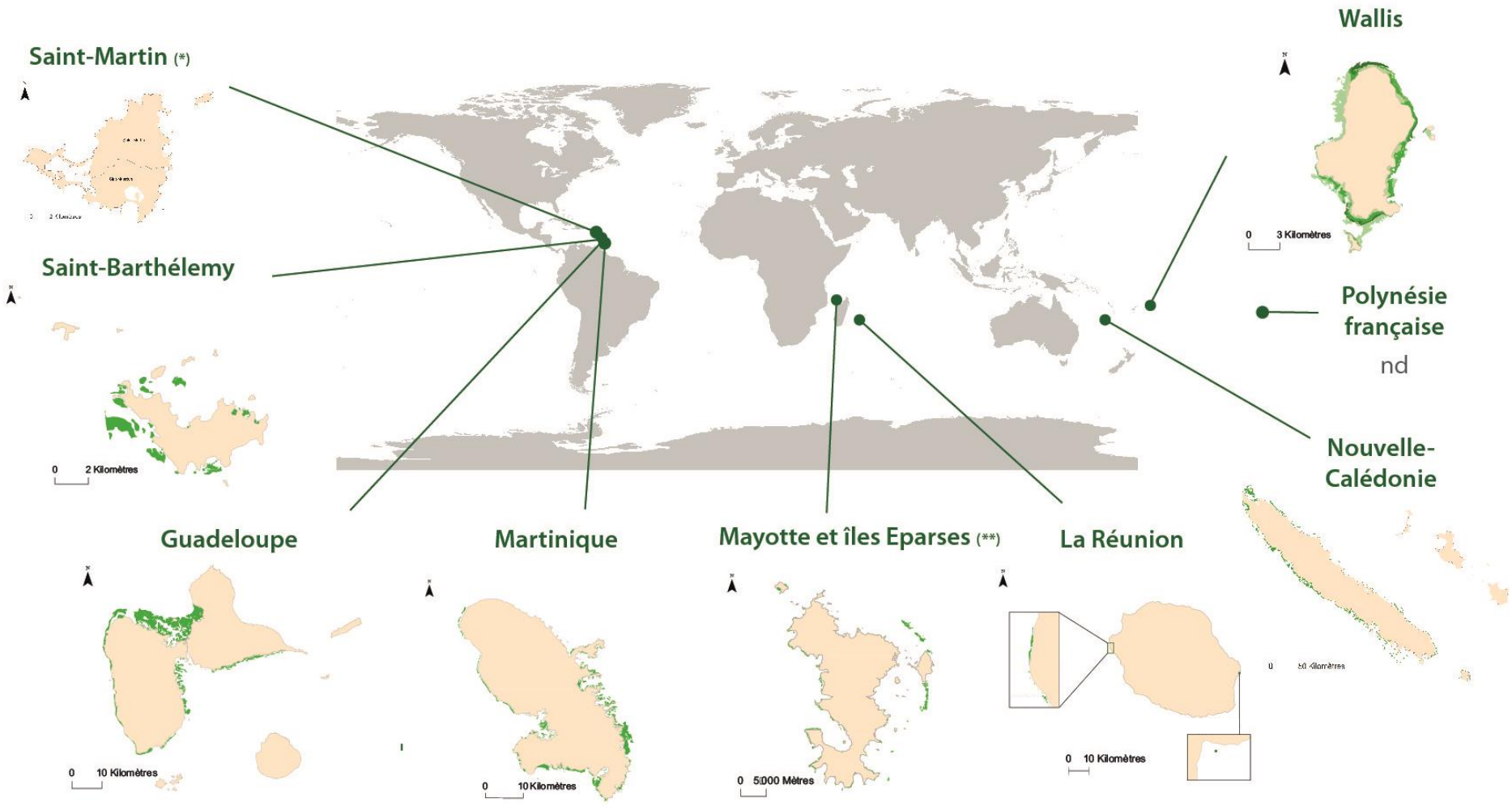


Figure 24. Distribution des herbiers de phanérogames marines d'outre-mer (Andréfouët et Dirberg, 2006 ; Andréfouët et al., 2010 ; Arvam-Pareto, 2014 ; Cuvillier et al., 2017 ; Legrand, 2010 ; Loricourt, 2005 ; TBM, 2013 ; TBM, 2005, UAG, 2001, Carex, 2001 *in* Vaslet et al., 2013).

La diversité spécifique des phanérogames marines constituant les herbiers varie en fonction des régions, ainsi qu'au sein des territoires, en particulier dans les océans Indien et Pacifique (Hily et al., 2010 ; Tableau 5). La Nouvelle-Calédonie (11 espèces strictement marines ; Payri *in* Hily et al., 2010) et Mayotte (neuf espèces ; Dedeken et Ballorain, 2015) abritent les herbiers ultramarins présentant la plus forte diversité de phanérogames marines. Ces deux territoires sont situés dans la biorégion Indo-Pacifique tropicale reconnue pour son importante diversité en phanérogames marines (**Chapitre 1** ; Short et al., 2007). Les Antilles françaises, situées dans la biorégion de l'Atlantique tropical (Short et al., 2007), abritent cinq espèces confirmées (Le Moal et al., 2015 ; Ifrecor, 2016). Les herbiers les moins diversifiés en phanérogames marines se situent à La Réunion. Le principal herbier, installé au niveau du complexe récifal de l'Ermitage-La Saline, a été récemment documenté (Cuvillier, 2016 ; Cuvillier et al., 2017). Cependant, il faut noter que pour l'ensemble des territoires, plusieurs espèces aux morphologies variables (p. ex. complexe *Halophila ovalis*, *Halodule* sp.), présentent des ambiguïtés taxonomiques et posent des problèmes de nomenclature (**Chapitre 1** ; voir Le Moal et al., 2015 pour une revue). Pour ces régions, l'ouvrage de référence est la monographie réalisée par l'Ifrecor (Hily et al., 2010).

2.1.2. Habitats et types d'herbiers

À l'échelle de ces territoires ultramarins, les herbiers constituent des habitats remarquables et très divers dans de nombreuses zones côtières et plus rarement sur les pentes externes de certains récifs coralliens (Figure 24). Leur composition, leur structure et leur fonctionnement varient en fonction des conditions du milieu dans lequel ils se constituent et leurs caractéristiques peuvent changer sous l'influence des conditions environnementales auxquelles ils sont soumis (Carruther et al., 2003). Tous les herbiers ultramarins n'ont pas été étudiés avec un même niveau de précision et seuls les herbiers ayant fait l'objet de travaux spécifiques sur leur typologie sont ici présentés.

Dans les **Antilles françaises**, une typologie des herbiers pour la tranche bathymétrique 1-5 mètres a été développée dans le cadre de la mise en œuvre de la DCE dans les DOM, afin de caractériser les différents types d'herbiers existants puis de choisir le(s) type(s) d'herbier(s) à retenir dans le cadre de ces suivis réglementaires (Le Moal et al., 2015). Trois types d'herbiers se différenciant principalement par la composition spécifique des phanérogames, mais également par la densité de certains taxons de macrofaune et de macroalgue ont été identifiés. Il s'agit des herbiers monospécifiques à *Thalassia testudinum*, les herbiers mixtes à *Syringodium filiforme* et *Thalassia testudinum* et les herbiers à *Halophila stipulacea* (Le Moal et al., 2015). En **Nouvelle-Calédonie**, des études ont permis de définir plusieurs types d'herbiers à différentes échelles spatiales, formant divers assemblages selon les

espèces présentes, leur densité/dominance, leur biomasse ou encore leur structure spatiale (Scamps, 2004 ; Dirberg, 2005 ; Andréfouët et al., 2010 ; Andréfouët., 2014). Sont notamment présents dans les zones peu profondes, les herbiers dominés par *Halodule uninervis* et ceux dominés par *Thalassia hemprichii* ainsi que les herbiers à *Enhalus acoroides.*

2.2. Principales pressions et menaces pesant sur les herbiers de l'outre-mer

Dans l'outre-mer les principales pressions et menaces aux échelles locales sont d'origine anthropique, exceptée pour les îles Eparses où ces pressions sont extrêmement faibles, du fait de leur localisation géographique et de l'absence de population humaine permanente. Les autres collectivités sont toutes concernées par le développement croissant des activités humaines et les dégradations engendrées sur l'environnement littoral. Cela se manifeste par des perturbations physiques (p.ex. remblais, piétinement, dégâts causés par les ancres des bateaux) et par la dégradation de la qualité de l'eau (augmentation de la charge en nutriments, polluants, de la turbidité et de l'envasement), qui constituent les principales menaces pour les herbiers à l'échelle mondiale (Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011 ; Grech et al., 2012). Dans la majorité des territoires tropicaux insulaires de l'outre-mer, les herbiers de phanérogames marines sont soumis à un cocktail de pressions naturelles et anthropiques, directes et/ou indirectes (voir Kerninon, 2016). L'évaluation de ces forçages et de leurs impacts dans un contexte de perturbations multiples, notamment dans le cadre du changement global, représente donc un enjeu particulièrement fort en outre-mer pour la gestion et la préservation efficaces des herbiers de ces régions. L'état des connaissances disponibles est actuellement insuffisant pour dresser un état des lieux fin et exhaustif des pressions s'exerçant localement sur les herbiers d'outre-mer et de leurs impacts associés.

2.3. Tendances évolutives des herbiers ultramarins

Les herbiers constituent des écosystèmes dynamiques et en déclin (Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011), le suivi de leur distribution et de leur état de santé constituent des éléments importants à considérer pour leur gestion. Globalement et dans les outre-mer, il existe peu de territoires où les données de distribution spatiales permettent d'évaluer l'évolution de leur superficie au cours du

temps. Ceci s'explique par la complexité d'acquisition de données à large échelle spatiale pour des écosystèmes dont les limites sont souvent difficiles à définir. Cette étude temporelle peut être ainsi réalisée sur des secteurs limités où les herbiers sont majoritairement denses. Il est possible de citer les travaux récents sur l'évolution spatiotemporelle des herbiers monospécifiques à *Thalassodendron ciliatum* des Glorieuses (Nicet et Mouquet, 2019) ou encore des herbiers mixtes de Déva et de Kanuméra en Nouvelle-Calédonie (CAPSE Nord et al., 2015).

Les premières séries de données temporelles issues des stations de suivis du réseau des AMP de Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy révèlent une instabilité biocénotique entre les espèces *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme*. Si le manque de recul temporel ne peut permettre une analyse fine de ces résultats, la densité des plants de *T. testudinum* des stations suivies sur ces territoires tend à diminuer sur l'ensemble de la période. A l'inverse, la densité de *S. filiforme* augmente sur les trois stations considérées, excepté en 2012 pour Saint-Barthélemy (Figure 25). Cette évolution également observée à l'échelle régionale des Caraïbes pourrait résulter d'une dégradation des conditions environnementales sous l'effet des pressions anthropiques, comme le soulignent van Tussenbroek et al. (2014). Malgré l'absence de suivi des herbiers de l'océan Indien, il semblerait que les herbiers de Mayotte soient en déclin, se traduisant par la disparition de certaines zones d'herbiers et le déclin des espèces climaciques *T. hemprichii* et *Thalassodendron ciliatum* (Dedeken et Ballorain, 2015 ; **Chapitre 6**).

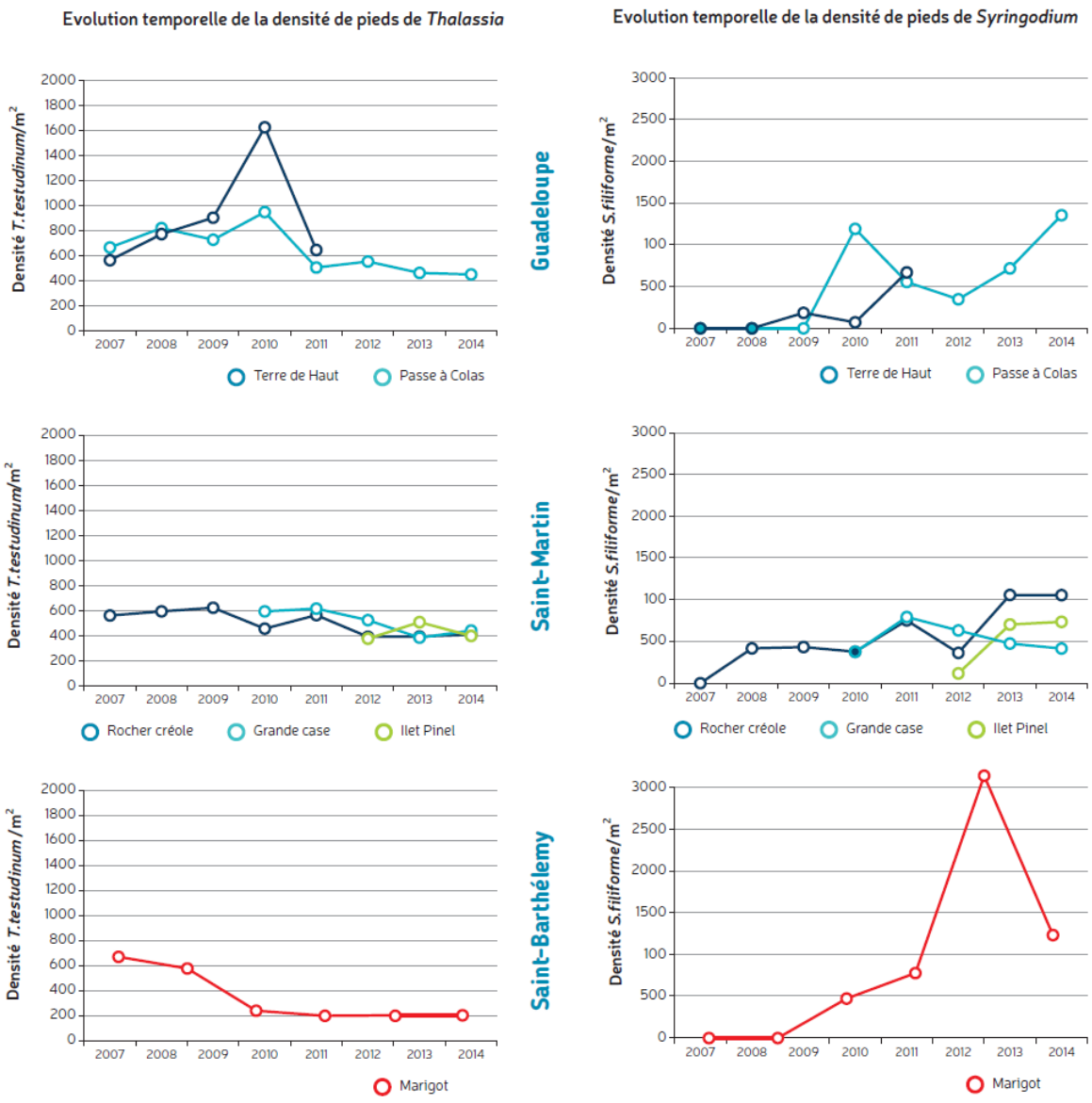


Figure 25. Evolution temporelle de la densité des plants de *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme* à l'échelle des stations de suivi du réseau des réserves marines de Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy (Ifrecor, 2016 ; source des données : PNG/DEAL Guadeloupe et Pareto, 2014).

2.4. Enjeux de gestion et de conservation

2.4.1. Des phanérogames marines menacées

La préservation des herbiers ultramarins représente un enjeu patrimonial particulièrement important du fait que certaines espèces de phanérogames marines les constituant présentent une distribution restreinte à une région géographique ou en sont endémiques. C'est le cas de trois espèces recensées

dans les Antilles françaises : *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme* et *Halophila baillonii*. L'espèce *Halophila capricorni* illustre un cas d'endémisme régional avec une distribution limitée, au nord-est de la Grande barrière de corail, jusqu'au détroit de Torres et à travers la mer de Corail jusqu'en Nouvelle-Calédonie (Short et al., 2010). Parmi les 17 à 19 espèces de phanérogames marines en partie confirmées en outre-mer, deux espèces présentant des tendances au déclin sont inscrites dans la catégorie « vulnérable » de la Liste rouge des espèces menacées d'extinction de l'UICN. Il s'agit d'*Halophila baillonii,* espèce rare et présentant une distribution fragmentée à l'échelle des Caraïbes (Short et al., 2010q ; Tableau 6) et de *Zostera capensis*, espèce tempérée s'étendant en zone tropicale de la côte sud-est de l'Afrique jusqu'au canal de Mozambique où elle est rare (Short et al., 2010p ; Tableau 6). Si *H. baillonii* a précédemment été observée dans les Antilles françaises (Tableau 5 ; Delnatte et Wynnes, 2016), sa présence n'a pas été confirmée dans les études récentes (revue dans Le Moal et al., 2015). *Zostera capensis*, quant à elle signalée à Mayotte (Ballorain et al., 2012) et aux îles Eparses (Vergonzanne, 1977), n'a pas été ré-inventoriée depuis dans ces deux territoires (Dedeken et Ballorain, 2015 ; WIOSN, 2017 ; Ballorain et al., 2019 ; Tableau 5). Si leur présence venait à être confirmée, les enjeux de conservation de ces deux espèces seraient importants. Il convient de noter également qu'*Halodule pinifolia* et *Enhalus acoroïdes*, espèces également présentes dans les territoires ultramarins, présentent une tendance globale au déclin (Tableau 6). Les tendances d'évolution globale de *Thalassodendron ciliatum* ne sont pas connues (Tableau 6). Néanmoins, cette espèce qui était jusqu'à présent une des plus répandues dans l'ouest de l'océan Indien (Green et Short, 2003), est devenue rare à l'échelle de l'Archipel des Comores (Frouin et Bigot, 2008 ; Ballorain, 2014 ; Dedeken et Ballorain, 2015). A noter que les tendances évolutives mondiales ne sont pas révélatrices des évolutions locales récentes (p.ex. invasion récente d'*H. stipulacea* dans les Caraïbes ; Tableau 6).

Tableau 6. Espèces de phanérogames marines présentes dans les collectivités de l'outre-mer (voir Tableau 5 pour les références), catégories de la Liste rouge de l'UICN et tendance évolutives à l'échelle mondiale. Sources des données sur les tendances évolutives mondiales : Short et Waycott, 2010a ; Short et Waycott, 2010b ; Short et al., 2010a ; Short et al., 2010b ; Short et al., 2010c ; Short et al., 2010d ; Short et al., 2010e ; Short et al., 2010f ; Short et al., 2010g ; Short et al., 2010h ; Short et al., 2010i ; Short et al., 2010j ; Short et al., 2010k ; Short et al., 2010l ; Short et al., 2010m ; Short et al., 2010n ; Short et al., 2010o (*) : complexe *Halophila ovalis-minor*. LC : préoccupation mineure. VU : vulnérable. → : tendance stable ; ↑ : en augmentation ; ↓ : en déclin ; (tendance globale de l'espèce).

Famille	Genre	Espèce	Catégorie Liste rouge	Guadeloupe	Saint-Martin	Saint-Barthélemy	Martinique	Iles Eparses	Mayotte	La Réunion	Nouvelle-Calédonie	Wallis et Futuna	Polynésie française
Cymodoceaceae	*Cymodocea*	*C. rotundata*	LC					→	→		→		
		C. serrulata	LC						→		→		
	Halodule	*H. pinifolia*	LC								↓	↓	
		H. uninervis	LC					→	→		→		
		H. wrightii	LC	↑	↑	↑	↑						
	Syringodium	*S. filiforme*	LC	→	→	→	→						
		S. isoetifolium	LC						→	→	→	→	
	Thalassodendron	*T. ciliatum*	LC					?	?				
Hydrocharitaceae	*Thalassia*	*T. testudinum*	LC	→	→	→	→						
		T. hemprichii	LC					→	→		→		
	Enhalus	*E. acoroïdes*	LC								↓		
	Halophila	*H. capricorni*	LC								?		
		H. decipiens	LC	→	→	→	→		→		→		→
		H. ovalis (*)	LC					→			→	→	→
		H. minor (*)	LC						?		?		
		H. baillonii	VU	(↓)	(↓)	(↓)							
		H. stipulacea	LC	→	→	→	→		→	(→)			
Zosteraceae	*Zostera*	*Z. capensis*	VU					(↓)	(↓)				
Nombre d'espèces par collectivité				**5 à 6**	**5 à 6**	**5 à 6**	**5**	**5 à 6**	**9 à 10**	**1 à 2**	**11**	**3**	**2**
Nombre d'espèces vulnérables par collectivité				**1/6**	**1/6**	**1/6**	**0/5**	**1/6**	**1/10**	**0/2**	**0/11**	**0/3**	**0/2**

2.4.2. Rôle fonctionnel des herbiers ultramarins

A l'échelle des territoires ultramarins, les herbiers de phanérogames marines constituent un **habitat** riche et productif, abritant un nombre conséquent d'espèces d'importance écologique à différents niveaux trophiques (**Chapitre 1**). Les informations disponibles sur leur rôle fonctionnel et sur les peuplements associés sont disparates d'une collectivité ultramarine à l'autre. Ne pouvant développer toutes les fonctions écologiques dans ce manuscrit, seul le rôle de nourricerie des herbiers est illustré ici. Les herbiers abritant un réseau trophique au vu du nombre d'espèces qui y passent toute ou partie de leur vie, sont reconnus pour former une zone de nourricerie particulière pour un grand nombre d'espèces herbivores. Ils accueillent notamment deux **mégaherbivores** emblématiques : le dugong (*Dugong dugon*) et la tortue verte (*Chelonia mydas*). Le dugong, espèce menacée d'extinction, est présent dans deux territoires français : la Nouvelle-Calédonie et Mayotte. En Nouvelle-Calédonie (Garrigue et al., 2008 ; Cleguer, 2010 ; Cleguer et al., 2015), le dernier recensement fait état d'une population comprise entre 649 ± 195 et 1227 ± 296 individus (Cleguer et al., 2017). A Mayotte, la population de dugongs a drastiquement décliné au cours des dernières décennies, si bien qu'il ne resterait qu'une dizaine d'individus (Kiska et al., 2003 ; Pusineri et Caceres, 2012). La tortue verte est présente dans la majorité des territoires ultramarins des Antilles françaises (p. ex. Bonola et al., 2019), de l'océan Indien (Taquet et al., 2006 ; Bourjea et al., 2007 ; Ballorain, 2010 ; Ballorain et al., 2010 ; Chambault et al., 2020) et en Nouvelle-Calédonie (p. ex. Read et al., 2014, 2015). Les nouvelles connaissances acquises dans l'océan Indien pour les Glorieuses permettent de mieux comprendre le rôle fonctionnel des herbiers à *Thalassodendron ciliatum* comme habitat des tortues marines, jusqu'alors peu étudié (Ballorain et al., 2019). Les herbiers abritent également des **macrobrouteurs**, tels que l'oursin blanc très abondant dans certains herbiers des Caraïbes (*Tripneuste ventricosus* ; Mège et Anselme, 2017 ; Mège et Delloue, 2007 ; Figure 31 ; **Chapitre 5**) et des communautés diverses de poissons (**Chapitre 1**). Aux Antilles, les herbiers monospécifiques à *Thalassia testudinum* du Grand-cul-de-Sac Marin ont fait l'objet de nombreuses études visant à caractériser les peuplements ichtyologiques (Aliaume et al., 1990 ; Baelde, 1990 ; Gauthier., 2015 ; Vaslet, 2015 ; Dromard et al., 2017). A l'échelle de la région, le rôle des herbiers en tant que zone de nourricerie pour les espèces côtières d'intérêt halieutique est fondamental et varie selon la composition spécifique des herbiers et leur état de santé (Astrou et al., 2018). A plus fine échelle, les herbiers abritent des communautés de **mésobrouteurs**, qui sont quant à eux plus faiblement décrits. Il est possible de citer par exemple la présence de gastéropodes localement très abondants en Guadeloupe (p. ex. *Crassispira* sp. ; **Chapitres 1** et **5**).

2.5. Intégration des herbiers dans les politiques publiques et statuts de protection législative des espèces et des habitats

2.5.1. Prise en compte générale des herbiers dans les politiques publiques

Les instruments législatifs visant à la protection et à la gestion de l'environnement constituent des outils clés pour la protection des écosystèmes. Un état des lieux de ces dispositifs contribuant à la préservation des herbiers tempérés et tropicaux français est présenté dans le Tableau 7. Le déploiement, au cours de ces dernières décennies, des politiques de conservation et de protection de l'environnement a conduit à une prise en compte progressive des herbiers marins comme écosystème à préserver. Si en métropole, les herbiers sont spécifiquement pris en compte au travers de nombreux outils réglementaires (p. ex. DHFF, DCSMM, convention de Barcelone), ces mesures sont plus limitées et disparates selon les territoires ultramarins (Tableau 7). Certaines stratégies de préservation de la biodiversité tropicale, portant sur les mangroves et les récifs coralliens concernent de manière indirecte les herbiers. C'est le cas notamment du Livre bleu (2009) et de la loi Biodiversité (2016). A l'échelle locale, des mesures réglementaires de protection peuvent être déployées pour préserver des zones d'intérêt. Par exemple, en Nouvelle-Calédonie, les herbiers sont considérés comme écosystème d'intérêt patrimonial à préserver dès lors qu'ils atteignent une superficie de 100 m² (Article 232-1, Code de l'environnement de la Province Sud, 2009). Certaines zones d'herbiers peuvent être interdites d'accès. C'est le cas par exemple des herbiers du lagon de Petite-Terre en Guadeloupe (Arrêté n°BATDD/2017_02 ; Figure 26).

Figure 26. Illustration de la zone d'herbier du lagon de Petite-Terre interdite au piétinement en Guadeloupe.

Tableau 7. Principales politiques publiques internationales, régionales (entre pays ou territoires), européennes et nationales intégrant les herbiers français, notamment dans les territoires ultramarins. ns : non spécifié.

Politique publique et niveau d'application	Objectifs	Lien avec la protection des herbiers marins	Application directe dans les outre-mer et exemple
International			
Convention de Ramsar, 2 février 1971 (Convention sur les zones humides)	Tenir compte de la conservation des zones humides dans leurs plans d'aménagement, veiller à une utilisation « rationnelle » des zones humides, préserver les zones humides inscrites ou non dans la liste Ramsar, soutenir la recherche, la formation, la gestion et la surveillance dans le domaine des zones humides, coopérer avec les autres pays, notamment pour préserver ou restaurer les zones humides transfrontalières	Les herbiers sont couverts ou adjacents aux zones de protection	✓ Cinq sites Ramsar couvrent les herbiers d'outre-mer où se trouvent à proximité : Le Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe), l'étang des Salines (Martinique), vasière des Badamiers (Mayotte), zones humides et marines de Saint-Martin, île d'Europa (îles Eparses)
Convention de Berne, 19 septembre 1979	Vise à mettre en œuvre des politiques nationales de conservation de la flore et de la faune sauvages, et des habitats naturels ; intégrer la conservation de la faune et de la flore sauvages dans les politiques nationales d'aménagement, de développement et de l'environnement ; encourager l'éducation et promouvoir la diffusion d'informations sur la nécessité de conserver les espèces et leurs habitats.	*Posidonia oceanica, Zostera marina* et *Cymodocea nodosa* figurent à l'annexe I pour la Méditerranée	×
Convention sur la Diversité Biologique (CDB), 5 juin 1992	Vise à la conservation de la diversité biologique, à l'utilisation durable de ses éléments constitutifs et au partage juste et équitable des avantages découlant de l'exploitation de ses ressources génétiques	ns (indirect)	ns (indirect)
Régional			
<u>Océan indien</u>			
Convention de Nairobi (Nairobi, 21 juin 1985)	Vise à prévenir, réduire et maîtriser les pollutions causées par les rejets des navires et par les activités terrestres, établir des zones protégées, évaluer l'impact de certaines activités sur l'environnement, établir une coopération scientifique et technique	Pour la protection, la gestion et le développement de l'environnement marin et côtier de la région de l'Afrique de l'est. Elle contribue à la protection des herbiers marins de ce secteur	✓ Mayotte, îles Eparses et La Réunion
<u>Caraïbes</u>			
Convention de Carthagène et *protocole Specially Protected Areas and Wildlife* (SPAW), 24 mars 1983 (ratifiée en 2002 par la France)	Vise à la protection et la mise en valeur du milieu marin dans les Caraïbes en prévenant, de réduisant et de combattre les pollutions de tous types. Le protocole SPAW œuvre à la conservation des habitats et espèces spécialement protégés dans la zone Caraïbe, dont les phanérogames marines de cette région font partie	Encourage la mise en place de mesures pour protéger les récifs coralliens, les mangroves et les herbiers marins. *Thalassia testudinum*, *Syringodium filiforme*, *Halodule wrightii, Halophila decipiens, Halophila baillonis, et Ruppia maritima* sont inscrites à l'Annexe III du Protocole SPAW	✓ Martinique, Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy

Tableau 7 (suite). Principales politiques publiques internationales, régionales (entre pays ou territoires), européennes et nationales intégrant les herbiers français, notamment dans les territoires ultramarins. ns : non spécifié.

Politique publique et niveau d'application	Objectifs	Lien avec la protection des herbiers marins	Application directe dans les outre-mer et exemple
Océan Pacifique			
Convention de Nouméa, 24 novembre 1986	Vise à la protection des ressources naturelles et de l'environnement dans la région du Pacifique sud (SPREP)	Encourage la protection et la préservation dans la zone d'application de la Convention des écosystèmes rares ou fragiles et les espèces de faune et de flore en régression, menacées ou en voie d'extinction, ainsi que leur habitat	✓ Nouvelle-Calédonie, Wallis et Futuna et la Polynésie française
Convention d'Apia, 12 juin 1976	Encourage la création de zones protégées (Parc national et réserves nationales) pour sauvegarder, avec les zones déjà existantes, des échantillons des écosystèmes naturels représentatifs, des paysages remarquables et des régions ou objets présentant un intérêt esthétique, ou une valeur historique, culturelle ou scientifique	ns (indirect)	✓ Nouvelle-Calédonie, Wallis et Futuna et la Polynésie française
Européenne			
Directive habitat faune flore (DHFF),92/43/CEE, 21 mai 1992	Vise à maintenir ou restaurer les habitats naturels et les espèces sauvages dans un Etat de Conservation favorable (EFC)	*Posidonia oceanica* est renseigné comme habitat d'intérêt communautaire dans l'annexe I. Les herbiers de zostères sont intégrés dans différents habitats de substrats meubles	×
Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du nord-est (OSPAR), 25 mars 1998	Protection du milieu marin de l'Atlantique du nord-est	Les herbiers marins sont inscrits sur la liste OSPAR des espèces et habitats menacés et/ou en déclin.	×
Directive cadre sur l'eau (DCE) 2000/60/CE, 23 octobre 2000	Vise à protéger, améliorer et restaurer les masses d'eau afin de parvenir à un bon état écologique et un bon état chimique	Les herbiers sont un élément de qualité, contribuant à l'évaluation de l'état écologique des eaux. A ce titre ils sont intégrés au réseau de surveillance	✓ Guadeloupe, Saint-Martin, Martinique et Mayotte
Convention de Barcelone, adoptée en 1976, Plan d'action pour la Méditerranée 1975, 1995	Vise principalement à protéger le milieu marin et les zones côtières en prévenant la pollution ainsi qu'en réduisant et, dans la mesure du possible, en éliminant les apports de polluants de toute nature, chroniques ou accidentels	*Posidonia oceanica, Zostera marina* et *Zostera noltii* sont spécifiquement mentionnées dans l'annexe 2 comme espèces en danger ou menacées	×
Directive cadre stratégique pour le milieu marin (DCSMM), 2008/56/CE, 17 juin 2008	Maintenir ou atteindre le bon état écologique (BEE) du milieu marin Européen	Les herbiers figurent parmi les descripteurs utilisés pour définir le BEE	×

Tableau 7 (fin). Principales politiques publiques internationales, régionales (entre pays ou territoires), européennes et nationales intégrant les herbiers français, notamment dans les territoires ultramarins.

Politique publique et niveau d'application	Objectifs	Lien avec la protection des herbiers marins	Application directe dans les outre-mer et exemple
National			
Loi n° 76-629 relative à la protection de la nature, 10 juillet 1976	La protection des espaces naturels et des paysages, la préservation des espèces animales et végétales, le maintien des équilibres biologiques auxquels ils participent et la protection des ressources naturelles contre toutes les causes de dégradation qui les menacent sont déclarés d'intérêt général	ns (indirect)	✓
Loi Littorale, 3 juillet 1986	Loi relative à l'aménagement, la protection et la mise en valeur du littoral	Cette loi a permis de faire bénéficier du statut de protection les espaces remarquables auxquels appartiennent les herbiers	✓
Arrêté relatif à la liste des espèces végétales marines protégées, 19 juillet 1988	Vise à éviter la disparition d'espèces végétales menacées et de permettre la conservation des biotopes correspondants	Interdiction de mettre en vente, de vendre ou d'acheter et d'utiliser tout ou partie des spécimens de *Cymodocea nodosa* et *Posidonia oceanica*	x
Initiative française pour les récifs coralliens (Ifrecor), 1999	Vise à promouvoir la protection et la gestion durable des récifs coralliens et des écosystèmes associés ; comprendre les causes et les conséquences des tendances de l'évolution ; communiquer et sensibiliser pour mieux prendre en compte ces écosystèmes	Des actions en faveur de la protection et la gestion durable des herbiers sont réalisées	✓ Tous les outre-mer français hébergeant des herbiers tropicaux
Loi biodiversité, 2016-1087, 8 août 2016	Reconquérir de la biodiversité, de la nature et des paysages. Elle vise à protéger, restaurer et valoriser la biodiversité et notamment à éviter, réduire, compenser les impacts négatifs de certaines activités humaines sur l'environnement.	Les herbiers doivent faire l'objet d'un rapportage quinquennal dans le cadre de l'Ifrecor. Ils bénéficient indirectement des mesures visant à protéger les récifs coralliens et les mangroves	✓ Tous les outre-mer français hébergeant des herbiers tropicaux
Stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées, 18 avril 2012	Vise à promouvoir les zones marines présentant une biodiversité remarquable et des enjeux de conservation élevés, telles que les herbiers marins, tout en assurant le développement durable des activités marines. L'efficacité des mesures de gestion est suivie et évaluée	Selon les catégories d'AMP les herbiers bénéficient de statuts de protection et de gestion variés. Le maintien de l'état de conservation des herbiers constitue un objectif phare	✓ AMP abritant des herbiers dans les outre-mer
Plan nationaux d'actions (PNA), 1996	Outils stratégiques opérationnels qui visent à assurer la conservation ou le rétablissement dans un état de conservation favorable d'espèces de faune et de flore sauvages menacées ou faisant l'objet d'un intérêt particulier	Les herbiers sont pris en considération en tant qu'habitat, notamment dans les PNA Tortues et Dugongs	✓ Mayotte, Martinique, Guadeloupe et Nouvelle-Calédonie

2.5.1. Principales politiques publiques pour la gestion des herbiers ultramarins

2.5.1.1. La stratégie française de création et de gestion des AMP

Issue de l'adoption du programme international sur les aires marines protégées par la France lors de la Convention sur la diversité biologique (CDB) et du grenelle de la mer, l'Agence des aires marines protégées a été créé en 2006 (AAMP), puis intégrée en 2016 à l'AFB devenue ensuite l'OFB (https://ofb.gouv.fr/). Sa mission vise à promouvoir les espaces marins présentant une biodiversité remarquable et des enjeux de conservation élevés, tels que les herbiers marins (Tableau 8), tout en assurant le développement durable des activités marines (Code de l'environnement ; Loi n°436 du 14 avril 2006 ; Arrêté du 3 juin 2011 ; MEDDTL, 2012).

Tableau 8. Liste des différents objectifs de gestion des herbiers au sein des AMP ultramarines.

Territoire	Catégorie d'AMP	Objectifs et opérations	Source
Mayotte	Parc naturel marin	**Garantir le bon état de conservation des herbiers de phanérogames marines** Maintenir en bon état de conservation l'ensemble des herbiers de phanérogames marines et en priorité les herbiers à fonctionnalité écologique et rôle écosystémique particulier	PNMM, 2013
La Réunion	Réserve naturelle nationale	**Des récifs coralliens et des écosystèmes associés d'importance patrimoniale** Garantir le bon état de conservation des autres écosystèmes marins (herbiers de phanérogames marines, substrats meubles et basaltiques) et des espèces associées	2ème plan de gestion de la réserve 2021-2030 (en préparation)
Glorieuses	Parc naturel marin (récemment devenue réserve nationale)	**Maintenir le bon état de conservation des herbiers de phanérogames marines** Evaluation de l'état de santé des herbiers de phanérogames marines	PNMG, 2015
Guadeloupe	Réserve naturelle nationale du Grand Cul-de-Sac Marin	Maintenir le rôle écologique des herbiers Etudier et décrire le fonctionnement écologique général du Grand Cul-de-Sac Marin	Mège et Anselme, 1997
	Réserve naturelle nationale de Petite-Terre	**Des biocénoses marines d'importance patrimoniale : récifs coralliens et herbiers de phanérogames marines** Favoriser la conservation de l'état écologique des herbiers de phanérogames marines	3ème plan de gestion de la réserve 2020-2029 (en préparation)
Saint-Barthélemy	Réserve naturelle nationale de Saint-Barthélemy	**Favoriser un bon état écologique des herbiers** Évaluer et suivre l'état de santé des herbiers Suivre la mégafaune associée aux herbiers et mesurer leur évolution	Vaslet et ATE, 2018
Saint-Martin	Réserve naturelle nationale de Saint-Martin	**Favoriser la conservation des herbiers de phanérogames marines** Evaluer et suivre l'état de santé des herbiers Evaluer et suivre la macrofaune associée à l'herbier Réaliser des suivis comparatifs des herbiers et des espèces associées en et hors RNN Développer et tester des programmes de réhabilitation des herbiers	Vaslet et AGRNSM, 2018

2.5.1.2. La Directive cadre sur l'eau (DCE)

La **directive cadre sur l'eau 2000/60/CE (DCE)** s'applique à l'ensemble des pays membres de l'Union Européenne. Cette directive européenne vise à maintenir ou à restaurer le bon état des eaux de surface continentales et littorales, et, des eaux souterraines, ceci en vue d'une meilleure gestion des milieux aquatiques. Sa mise en œuvre implique le développement d'indicateurs biocénotiques reflétant l'état écologique des eaux et des milieux aquatiques, mais également capables de rendre compte de l'impact des différentes pressions anthropiques. Ainsi, pour évaluer l'état écologique des masses d'eaux, l'utilisation d'organismes et d'écosystèmes sensibles aux pressions anthropiques est recommandée. La mise en application de la DCE dans les territoires ultramarins français est plus tardive et complexe qu'en Europe, son déploiement nécessitant des investigations sur les écosystèmes concernés (Monnier et al., 2016). Dans ce cadre, des travaux ont ainsi été réalisés pour évaluer la pertinence des herbiers comme outil de bioindication à l'échelle de ces territoires et pré-identifier les paramètres les plus à mêmes de rendre compte de l'état écologique des eaux (Le Moal et al., 2016). A noter que contrairement aux territoires continentaux où l'évaluation doit être comparable entre les États membres (Reyjol et al., 2014 ; Poikane et al., 2014 ; Reyjol et al., 2013), l'intercalibration n'est pas strictement nécessaire entre les territoires d'outre-mer. Cependant, les seuils d'état doivent être comparables d'un territoire à l'autre, pour une évaluation cohérente à l'échelle de la nation. Afin de renseigner l'évaluation de l'état écologique des eaux, différents types de suivis sont mis en œuvre (Petit et Michon, 2013, 2015) :

- le **réseau de « contrôle de surveillance** » : mis en œuvre sur un nombre suffisant de masse d'eau, il vise à l'évaluation générale de l'état écologique et chimique des eaux ;
- le **réseau de « contrôle opérationnel** » : mis en œuvre sur des masses d'eaux ne respectant pas ou considérées comme à risque de non-respect des objectifs environnementaux sur la base de paramètres de diagnostic des pressions responsables de la mauvaise qualité de l'eau ;
- le **réseau de « contrôle d'enquête** » : en l'absence de réseau de contrôle opérationnel, il vise à rechercher les causes de la mauvaise qualité des eaux ou à évaluer l'ampleur d'une pollution accidentelle ;
- le **réseau de « contrôle additionnel »** : vise à contrôler les pressions s'exerçant sur les zones protégées ou déjà soumises à une réglementation européenne.

2.5.1.3. L'Initiative française pour les récifs coralliens (Ifrecor)

Créée en 1999, en application des principes de l'*International coral reef initiative* (ICRI), l'Ifrecor, déclinaison Française de cette initiative (https://ifrecor.fr/) s'organise en réseau collaboratif afin de promouvoir (au plan local, national et international) la protection et la gestion durable des récifs coralliens, des herbiers marins et des mangroves dans les collectivités d'outre-mer. L'Ifrecor est constituée d'un comité national et d'un réseau de dix comités locaux représentant les collectivités françaises abritant des récifs coralliens : Guadeloupe, Martinique, Saint Barthélemy, Saint-Martin, La Réunion, Mayotte, les îles Eparses (Taaf), Nouvelle-Calédonie, Wallis et Futuna et la Polynésie française. Le secrétariat du comité national de l'Ifrecor est assuré par le ministère de l'écologie et par le ministère des outre-mer. Des plans d'actions sont élaborés tous les cinq ans autour de plans d'actions locaux établis par chaque collectivité et de plans d'actions transversaux portant sur des thèmes d'intérêts pour les collectivités ultramarines. Dans ce cadre, elle œuvre à la compréhension des causes et des conséquences des tendances de l'évolution de ces écosystèmes. Son objectif est également de communiquer et de sensibiliser pour mieux prendre en compte ces écosystèmes (Feuille marine 2013, 2016 et 2018). Initié dans ce contexte en 2011, le réseau des herbiers marins de l'outre-mer français, vise à harmoniser les protocoles de suivis et à rendre compte de l'état des herbiers marins. Les objectifs de ce réseau dans le cadre du plan d'action 2016-2020 sont les suivants :

1) Mobiliser une communauté d'acteurs sur la thématique des herbiers
2) Proposer des outils adaptés et cohérents pour le suivi des herbiers afin d'évaluer leur état de santé à l'échelle de l'outre-mer
3) Développer et consolider l'observation et le suivi des herbiers
4) Bancariser les données issues des suivis des herbiers
5) Valoriser et communiquer sur les herbiers d'outre-mer

Les informations produites dans le cadre de ces différentes politiques publiques contribuent à alimenter l'Observatoire national de la biodiversité (ONB).

2.6. Conclusion

La préservation des herbiers marins, installés en première ligne des pressions résultant des activités humaines (Short et Wyllie-Echeverria, 1996), nécessite des mesures de gestion à la hauteur des menaces et des enjeux de conservation de cet écosystème (Coles et Fortes, 2001 ; Björk et al., 2008 ; Coles et al., 2015 ; Keulen et al., 2018 ; Unsworth et al., 2018). Pour autant, de manière générale les herbiers ne sont que très peu protégés (United Nations Environment Programme, 2020). Dans les territoires d'outre-mer, les quelques données temporelles disponibles aux Antilles et à Mayotte relatives à l'évolution des herbiers (§ 2.3. ; Dedeken et Ballorain, 2015 ; Ifrecor, 2016 ; **Chapitres 5** et **6**) témoignent d'une baisse de la complexité structurelle de l'écosystème du fait du déclin des espèces climaciques (*Thalassodendron ciliatum* et *Thalassia* sp.), en faveur d'espèces colonisatrices, opportunistes (p. ex. *S. filiforme* aux Antilles, *H. uninervis* et *H. ovalis* à Mayotte) et invasives (*H. stipulacea* aux Antilles). Ces éléments corroborent les tendances enregistrées par ailleurs pour ces deux biorégions (Kelkar et al., 2013a, Kelkar et al., 2013b ; Christianen et al., 2014 ; Heithaus et al., 2014 ; van Tussenbroek et al., 2014 ; Christianen et al., 2019). Telles que présentées dans les **Chapitres 6** et **7**, ces modifications ne reflètent pas des écosystèmes en bon état de santé. Le renforcement de l'effort de suivi des herbiers ultramarins sur la base de protocoles adaptés permettra d'apporter des données robustes sur la tendance évolutive de cet écosystème.

Dans ce contexte, les principaux enjeux pour les herbiers d'outre-mer concernent l'acquisition des connaissances, la gestion et la conservation de cet écosystème d'intérêt écologique et patrimonial, et la limitation des pressions anthropiques. Une meilleure prise en compte des herbiers au sein des politiques environnentales et de biodiversité permettrait de renforcer les mesures de gestion et la conservation de cet écosystème dans les territoires des outre-mer français.

Partie 2

Etude des relations « pressions-état » dans le cadre du développement d'indicateurs écologiques

Rappels des objectifs de la partie 2

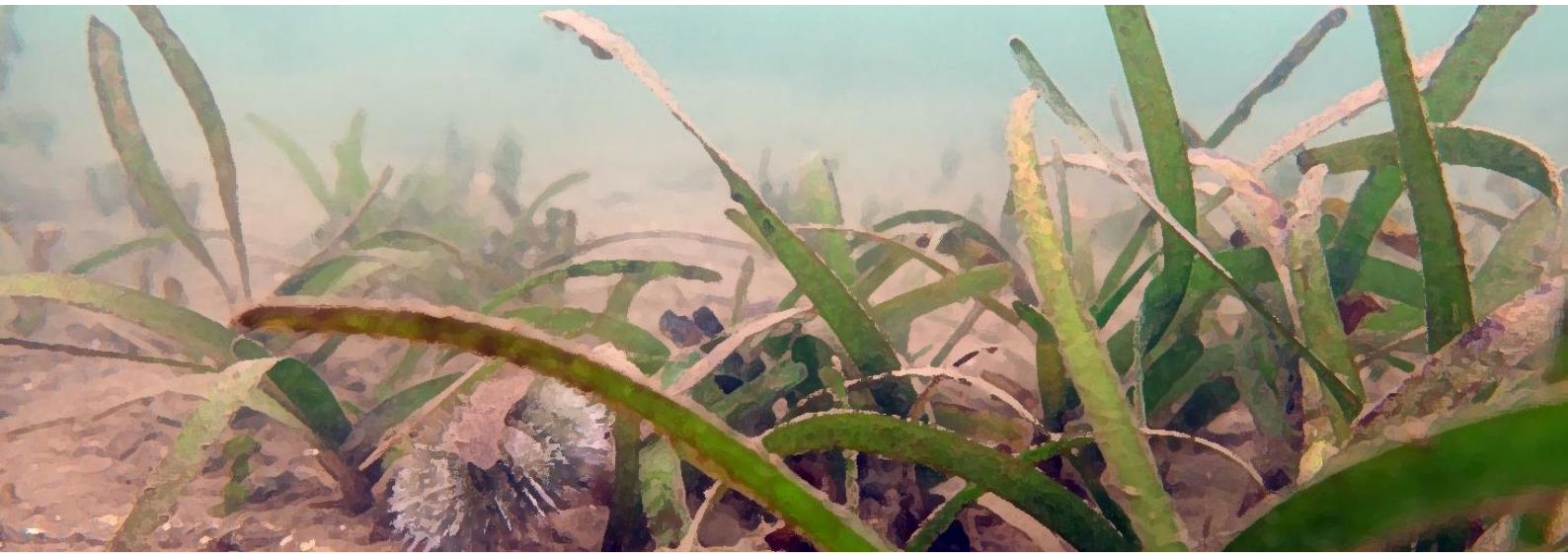
Cette deuxième partie organisée en quatre chapitres répond principalement aux objectifs suivants :

(1) Apporter une information synthétique et actualisée sur les caractéristiques des herbiers ultramarins français ;
(2) Etudier les réponses des herbiers, de la physiologie à l'écosystème ;
(3) Déterminer les paramètres les plus pertinents pour répondre aux objectifs de gestion et de rapportage des différentes politiques publiques en évaluant notamment la pertinence des herbiers pour la bioindication.

Le **Chapitre 3** pose le cadre théorique des réponses biologiques des herbiers aux pressions les plus communes auxquelles ils sont soumis, base sur laquelle différents paramètres ont été sélectionnés, puis testés selon les modalités méthodologiques présentées dans le **Chapitre 4**. Les études des relations pressions-état conduites aux Antilles et Mayotte permettent de mieux comprendre le fonctionnement des herbiers selon les conditions environnementales variées ainsi que de présélectionner les paramètres d'intérêt pour leur suivi et la construction des indicateurs (**Chapitres 5** et **6**).

Chapitre 3

Réponses biologiques des phanérogames marines aux pressions



3.1. Réponses des écosystèmes aux perturbations

3.1.1. Concepts généraux des réponses des écosystèmes aux perturbations

Les écosystèmes sont soumis à un ensemble de perturbations naturelles et anthropiques affectant les communautés biologiques et leurs fonctions écologiques. Face aux perturbations anthropiques croissantes (Currie et Wowk, 2009 ; Gattuso et al., 2015 ; Halpern et al., 2008, 2015), la compréhension de leurs effets représente des enjeux importants. Indépendamment de leur origine ces perturbations engendrent des réponses diverses, résultant d'interactions complexes, qu'il est nécessaire de comprendre afin d'appréhender correctement la trajectoire du système (Bestelmeyer, 2006 ; Bestelmeyer et al., 2011 ; Cloern, 2001 ; Soria et al., 2020 ; Figure 27). Le temps de réponse se définit comme le temps nécessaire pour un indicateur d'enregistrer les changements (dégradation ou rétablissement) dans la santé des écosystèmes (Contamin et Ellison, 2009).

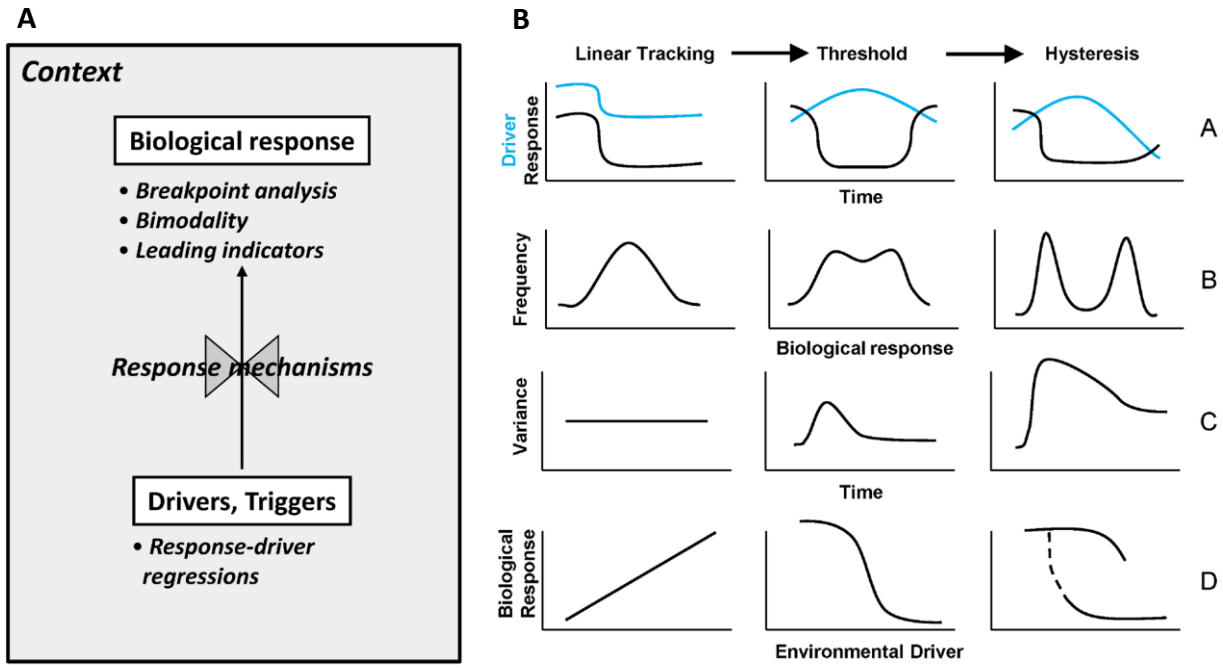


Figure 27. A : modèle conceptuel des relations entre les éléments des transitions abruptes et les approches analytiques utilisées pour les étudier, B : Illustration de trois classes de relations forçage-réponse et d'indicateurs analytiques des transitions et des changements d'état. Le terme hystérésis correspond au décalage de la réponse du milieu aux changements environnementaux (Bestelmeyer, 2006).

Les changements d'état dans les réponses biologiques sont la résultante directe et/ou indirecte de la modification des facteurs environnementaux. Ils peuvent se traduire de manière linéaire, c'est-à-dire de manière progressive et proportionnelle aux forçages mais également de manière non linéaire (par exemple en saturant ou en décrochant soudainement) ou de manière abrupte (Burkett et al., 2005 ; Karr et al., 2015 ; Hunsicker et al., 2016 ; Figure 27B). Ces états transitoires de changement peuvent persister un certain temps car le franchissement des seuils se déroule à des échelles spatiotemporelles différentes au sein des niveaux d'organisation de l'écosystème. Le temps de réponse et la sensibilité aux facteurs de stress résultants des changements environnementaux peuvent varier en fonction du niveau de complexité structurel de l'écosystème (biochimique, physiologique, de croissance, morphologique, structurel, communautaire, etc.) et des caractéristiques intrinsèques qui limitent la dynamique des organismes et des populations (par exemple, la taille ou la croissance et la dynamique démographique ; Roca et al., 2016 ; Figure 28). Les réponses d'un système aux perturbations se traduiront graduellement de la physiologie et biochimie d'un individu à l'échelle plus large de l'écosystème incluant les communautés (Figure 28). Ainsi, tandis que le temps de réponse des indicateurs aux facteurs de stress augmente avec la complexité structurelle, leur spécificité diminue (Adams et Greeley, 2000). La compréhension de ces modes de réponses est importante dans une optique de gestion conservatoire afin d'apporter des solutions concrètes en temps utile (Hughes et al., 2013).

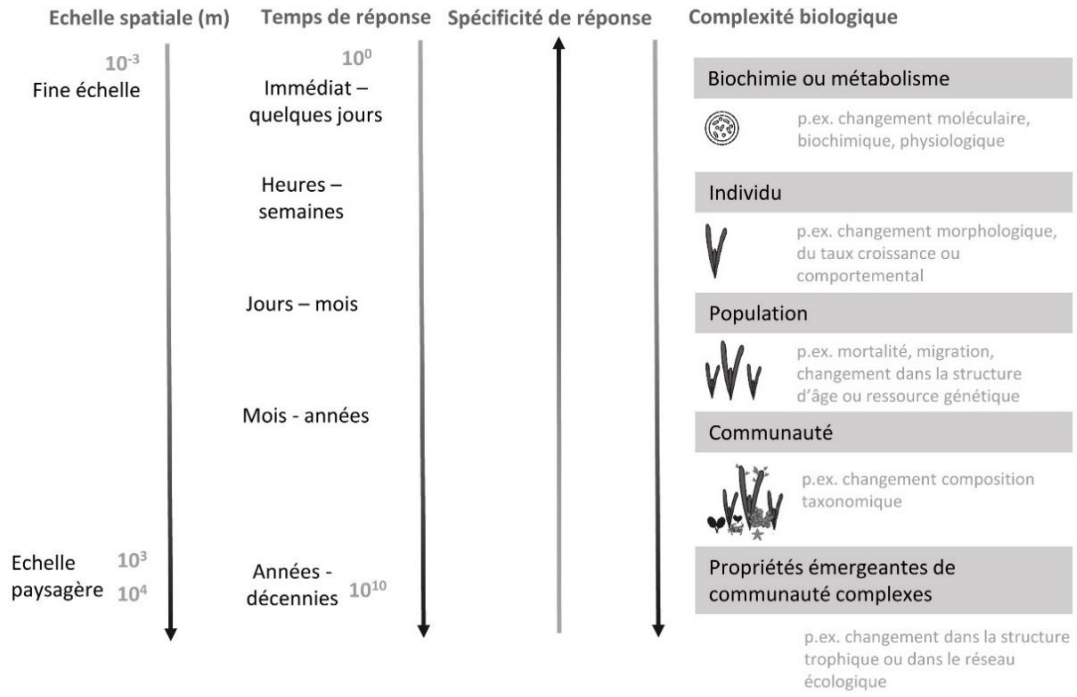


Figure 28. Temps moyens de réponse au stress des systèmes biotiques en fonction de la taille et de la complexité structurelle du système biologique, et de l'intensité ou de la durée de l'impact (modifié d'après Fränzle, 2006 ; Martínez-Crego et al., 2010).

3.1.2. Réponses des herbiers aux pressions

Ces processus généraux s'appliquent également aux herbiers répondant ainsi aux diverses pressions selon des échelles spatio-temporelles variées. Les trajectoires vers la dégradation ou l'amélioration des écosystèmes formés par les herbiers marins résultent de réponses cumulatives aux processus naturels et anthropiques, qui interagissent aux différentes échelles (Figure 29). Ces effets se traduisent au sein des différents compartiments biologiques des herbiers, de la physiologie de la plante à l'écosystème (Martínez-Crego et al., 2008).

La compréhension du degré de sensibilité et du temps de réponse des herbiers marins aux différentes échelles est primordiale afin de sélectionner les indicateurs adaptés aux objectifs des suivis et des études menées sur les herbiers (**Chapitre 7**).

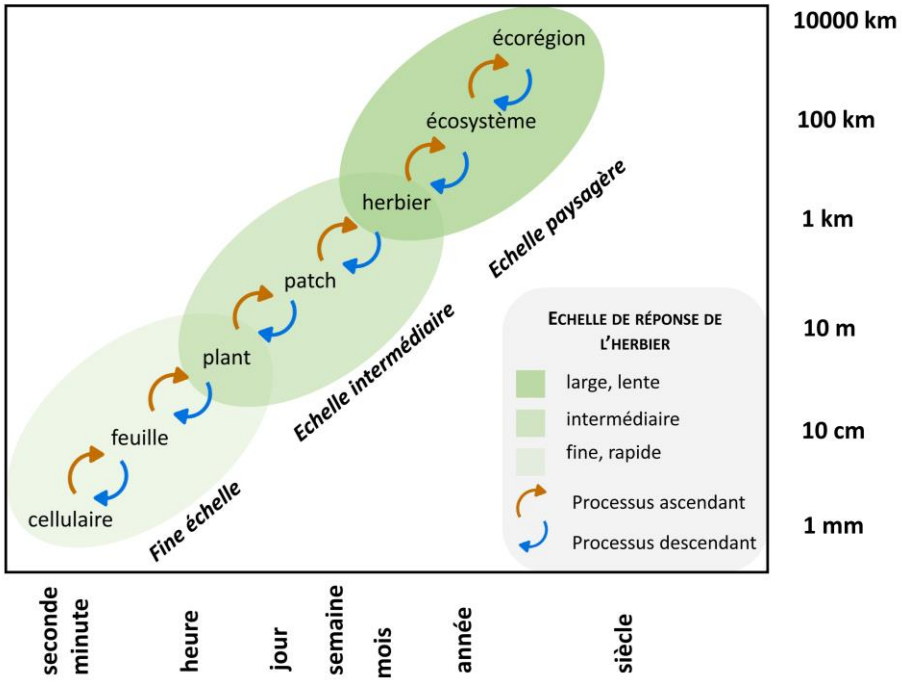


Figure 29. Variabilité spatiale et temporelle des réponses des herbiers marins (O'Brien et al., 2018.)

3.2. Réponses des herbiers aux perturbations d'origine naturelles

3.2.1 Effets des perturbations d'origine biotique

Les herbiers constituent un habitat pour de nombreuses espèces formant ainsi un réseau trophique. La faune associée constitue une partie intégrante de la dynamique de l'écosystème (Valentine et Duffy, 2006, Figure 30). Ainsi, un déséquilibre des communautés associées peut engendrer une modification dans la structure, le fonctionnement et la santé des herbiers. Les maladies (virales et bactériennes ; Tableau 9), la bioturbation et l'herbivorie constituent les principales perturbations naturelles influençant les caractéristiques et la distribution des herbiers marins.

Bien que peu fréquente, la contamination par des organismes pathogènes peut être source d'impact et de déclin des herbiers marins. Le protiste *Labyrinthula* sp. est à l'origine d'une maladie touchant principalement *Zostera marina*, dont les feuilles infectées présentent des lésions noires, résultant de la nécrose des cytoplasmes et chloroplastes (Figure 31A ; Muehlstein et al., 1988 ; Short et al., 1988 ; Muehlstein et al., 1991). Bloquant ainsi la photosynthèse dans les cellules touchées et adjacentes, ce pathogène majeur des phanérogames marines a été impliqué dans l'épisode de « *Wasting disease* », engendrant dans les années 1930 une régression de près de 90 % des zostères marines le long des côtes Atlantique de l'Amérique du nord et de l'Europe (Renn, 1936 ; Rasmussen, 1977 ; Short et al., 1987 ; Muehlstein et al., 1988, 1991 ; Ralph et Short, 2002). Il serait également à l'origine du déclin de *Zostera marina* dans la région du Pacifique nord (Short et al., 1993). De même, *Labyrinthula* sp. serait associé à un épisode massif de mortalité de *Zostera capricorni* en Nouvelle-Zélande dans les années 1960 (Armiger, 1964) et de *Thalassia testudinum* dans la baie de Floride à la fin des années 1980 (Robblee et al., 1991). Cependant, dans certaines régions, la détérioration des conditions environnementales sont davantage incriminées dans ces épisodes, *Labyrinthula* sp. ayant potentiellement une contribution mineure dans la régression de ces plantes déjà affaiblies (Giesen et al., 1990). Les tissus des plantes en meilleure santé présentent une capacité de résistance supérieure à l'infection (Vergeer et Den Hartog, 1994). Il convient de noter que *Labyrinthula* sp. est sensible aux paramètres environnementaux, tels que la salinité (Bishop, 2013) et la température (Eisenlord et al., 2016), dont les variations influencent le degré d'infection. Bien que d'autres pathogènes des herbiers marins aient été recensés (Tableau 9), seul *Labyrinthula* sp. serait à l'origine de mortalité.

Tableau 9. Liste des agents pathogènes connus des phanérogames marines (modifié d'après Sullivan et al., 2018).

Agent pathogène	Phanérogames marines affectées	Type d'organismes	Affections
Halophytophtora sp. *Zostera*	*Zostera marina*	Oomycetes, Heterokonta	Réduction de la germination, entrave dans le développement des graines
Labyrinthula sp. incluant *L. zosterae*	*Zostera marina* *Zostera muelleri* *Zostera caulescens* *Zostera japonica* *Zostera noltei* *Zostera pacifica* *Cymodocea nodosa* *Posidonia oceanica* *Ruppia maritima* *Syringodium isoetifolium* *Thalassia testudinum*	Labyrinthulomycetes, Heterokonta	Lésions des feuilles, mortalité si le développement de la lésion dépasse le taux de croissance des nouvelles feuilles
Phytophtora gemini	*Zostera marina*	Oomycetes, Heterokonta	Réduction de la germination, entrave dans le développement des semis (agent pathogène des graines)
Plasmodiophora diplantherae	*Halodule wrightii* *Halodule uninervis*	Phytomyxea, Rhizaria	Galle des plants
Plasmodiophora bicaudata	*Zostera noltei* *Zostera capensis* *Zostera muelleri* *Zostera japonica*	Phytomyxea, Rhizaria	Galle des plants
Plasmodiophora halophila	*Halophila ovalis*	Phytomyxea, Rhizaria	Galle des plants
Tetramyxa parasitica	*Ruppia maritima*	Phytomyxea, Rhizaria	Galle des plants

Par ailleurs, l'activité de bioturbation générée par l'endofaune (p. ex. vers, crevettes, et crabes), représente un facteur biotique important dans la structure et la configuration paysagère des herbiers marins. Elle se manifeste en surface du substrat par la présence de tumulus de sédiments et de puits de tailles variables (Townsend et Fonseca, 1998 ; Figure 30) pouvant réduire le recouvrement des herbiers et perturber la multiplication végétative des plants (Philippart et Dijkema, 1995). Les phanérogames marines peuvent ainsi être recouvertes par les sédiments relargués en surface par ces organismes, ou partiellement détruites au niveau des rhizomes et racines. Selon son intensité, elle peut générer une baisse du taux de recouvrement et conduire à la fragmentation de l'herbier (Short et Wyllie-Echeverria, 1996 ; Townsend et Fonseca, 1998 ; Berkenbusch et al., 2007 ; Figure 31B).

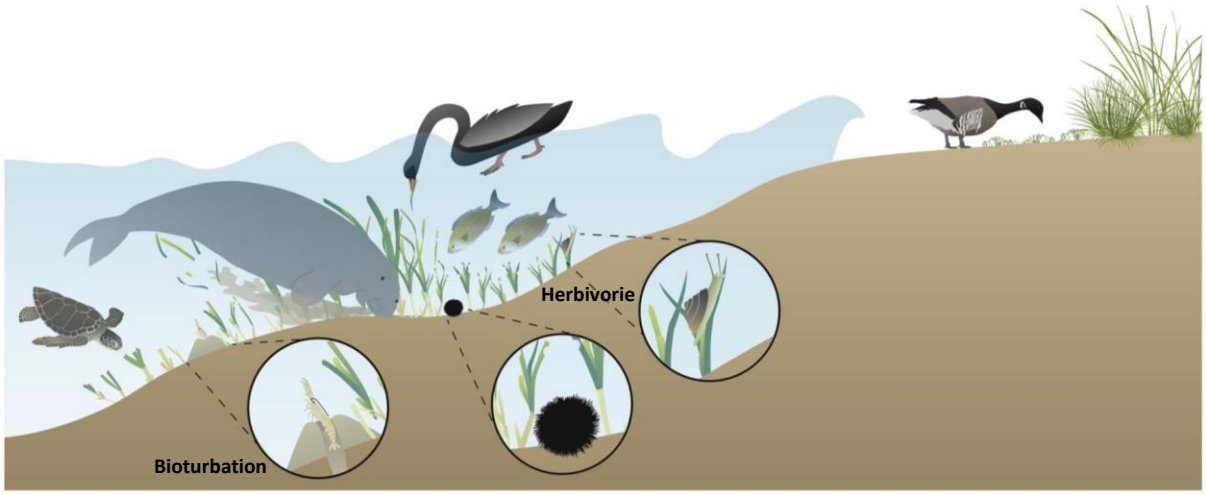


Figure 30. Schéma de synthèse illustrant l'herbivorie et le fonctionnement des écosystèmes marins peu profonds, incluant la bioturbation (Bakker et al., 2016).

Les herbiers constituent également une ressource alimentaire indispensable pour de nombreux organismes herbivores, contribuant à la structure et au fonctionnement de l'écosystème (Figure 30). En effet, la pression d'herbivorie exercée par certains oiseaux brouteurs (Figure 30) sur les herbiers intertidaux de la façade Manche-Atlantique peut conduire à leur régression. En mer de Wadden, l'alimentation des bernaches cravant (*Branta bernicla*) et des canards siffleurs (*Anas penelope*) a généré une régression de près de 50 % d'herbiers à *Zostera noltei* (Nacken et Reise, 2000). Sous les tropiques, les herbiers fréquentés par les tortues vertes (Aragones et Marsh, 1999 ; Ballorain, 2010 ; Figure 30 ; Figure 31D ; **Chapitre 6**), les dugongs (Preen et Marsh, 1995 ; Aragones et Marsh, 1999), certaines espèces de poissons (Kirsch et al., 2002 ; Unsworth et al., 2007 ; Lee et al., 2015 ; Cuvillier et al., 2016) et d'oursins (Heck et Valentine, 1995 ; Alcoverro et Mariani, 2002 ; Figure 31C), peuvent aussi voir certaines de leurs caractéristiques modifiées, telles que la biomasse, le recouvrement, la taille des plants et le taux de croissance (p.ex. Valentine et Duffy, 2006 ; Lal et al., 2010 ; **Chapitre 6)**. Une variation de près de 300 plants.m² et 28 g de biomasse sèche entre les zones à faible et forte densité de tortues ont été observées en Inde (Lal et al., 2010). Un broutage modéré par des herbivores en abondance adaptée à la capacité d'accueil du milieu permet de stimuler la productivité des phanérogames et la diversité spécifique des herbiers (Valentine et al., 1997 ; Ballorain, 2010) ainsi que le recyclage des nutriments (Drifmeyer, 1981 ; Koike et al., 1987 ; Vonk et al., 2008) et est considéré comme une partie intégrante de la dynamique de l'écosystème (Valentine et Duffy, 2006). L'herbivorie peut également jouer un rôle positif dans la dispersion des plants, via la transmission passive des graines dans les déjections des herbivores, tels que les tortues ou les dugongs (Coles et al., 2016). Toutefois, lorsque la pression exercée par les herbivores est importante (p. ex. forte abondance d'oursins ou de tortues vertes) et dépasse la capacité d'accueil de l'herbier, une diminution sensible

de la production, de la distribution et du recouvrement des herbiers, jusqu'à dénudation complète du milieu peut être observée, affectant toute la communauté associée (Camp et al., 1973 ; Valentine et Heck, 1991 ; Eklöf et al., 2008 ; Fourqurean et al., 2010 ; Christianen et al., 2014 ; **Chapitre 6**).

Ainsi, tous les organismes herbivores n'engendrent pas le même impact sur l'herbier : les brouteurs ciblant les épiphytes auront un rôle plutôt positif en limitant la charge épiphytaire des feuilles, tandis que les méga-herbivores pourront engendrer des effets plus impactants sur la structure et la pérennité de l'herbier (Figure 31D). Face à ces pressions mécaniques exercées par les herbivores, les herbiers ont développés des stratégies d'adaptations et de défenses (Lubchenco et Gaines, 1981 ; Vergés et al., 2007).

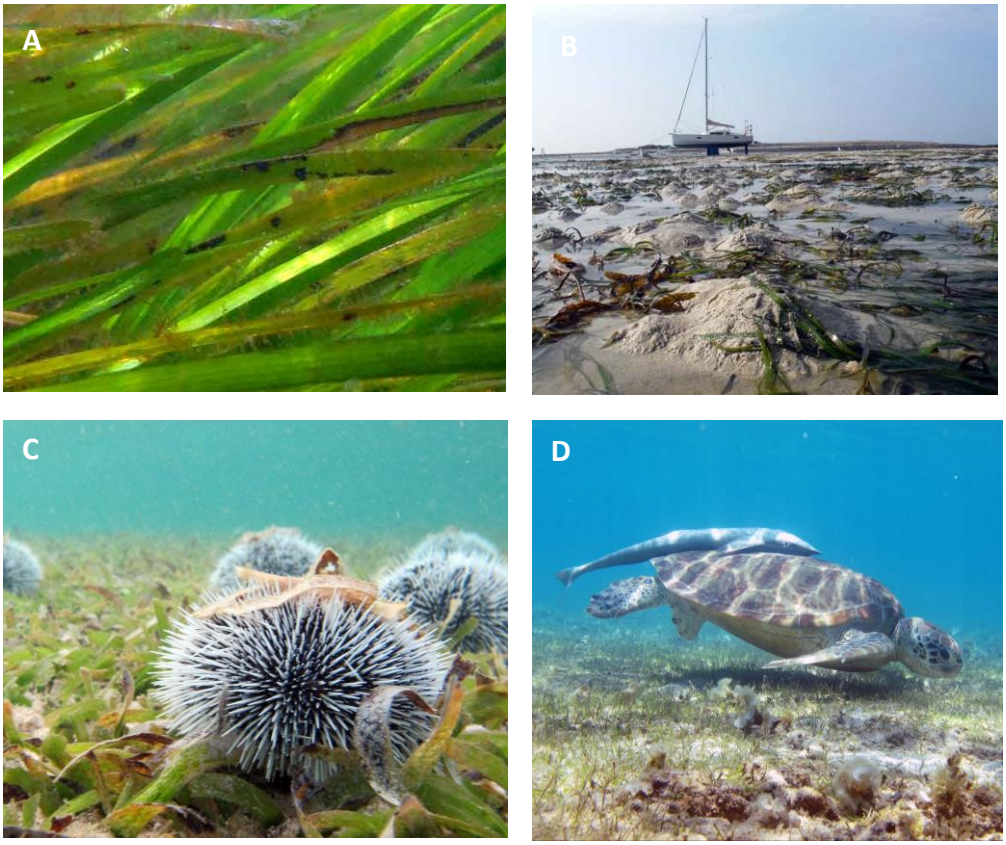


Figure 31. A : Zones nécrosées (en noir), sur les feuilles de *Zostera marina*, signe de la présence du pathogène *Labyrinthula* sp. (Les Glénans, Finistère), B : Monticules de bioturbation dans un herbier de *Z. marina* (Les Glénans, Finistère), C : Herbier à *Thalassia testudinum* soumis à l'herbivorie par des oursins blancs (*Tripneustes ventricosus*) (Baie de l'embouchure, Saint-Martin), D : tortue verte (*Chelonia mydas*) en phase d'alimentation sur un herbier mixte (N'Gouja, Mayotte).

3.2.2 Effets des perturbations d'origine abiotiques

Les tempêtes et les cyclones constituent des perturbations potentiellement très destructrices pour les herbiers du fait de l'impact de la forte houle et des pluies abondantes générées lors de ces évènements climatiques exceptionnels. L'action physique des vagues, en particulier dans le cas des évènements extrêmes, peut conduire localement à une diminution de la biomasse, du recouvrement et de la distribution des herbiers (Preen et al., 1995 ; Fonseca et Bell, 1998 ; Fonseca et al., 2002 ; Ridler et al., 2006 ; Figure 32). Les causes de ces perturbations sont multifactorielles (p. ex. érosion, enfouissement, baisse de l'irradiance ; Figure 32) et se traduisent par des réponses variables selon les caractéristiques biologiques des espèces. Les espèces pionnières ou colonisatrices, morphologiquement petites, comme *Halophila* sp. ou *Halodule* sp. sont plus sensibles aux perturbations physiques que les espèces dites robustes, telles que *Thalassia* sp., bénéficiant d'un système racinaire plus développé, permettant un ancrage solide de la plante dans le sédiment (Waycott et al., 2011). Ces évènements climatiques conduisent fréquemment à la fragmentation, l'érosion ou l'ensevelissement des herbiers, notamment lorsqu'ils sont situés en zone peu profonde (inférieure à 10 mètres) ou intertidale, davantage exposée (Preen et al., 1995 ; Ridler et al., 2006 ; Yamakita et Nakaoka, 2008). Les herbiers subtidaux, sont quant à eux davantage impactés par le manque de lumière résultant de la turbidité de l'eau (Preen et al., 1995) que par ces effets mécaniques. Les ensablements peuvent avoir des répercutions à long à terme avec une faible recolonisation de l'herbier (Fourqurean et Rutten, 2004), en particulier si les banques de graines et la qualité des sites de germination sont affectées (Bell et al., 2008).

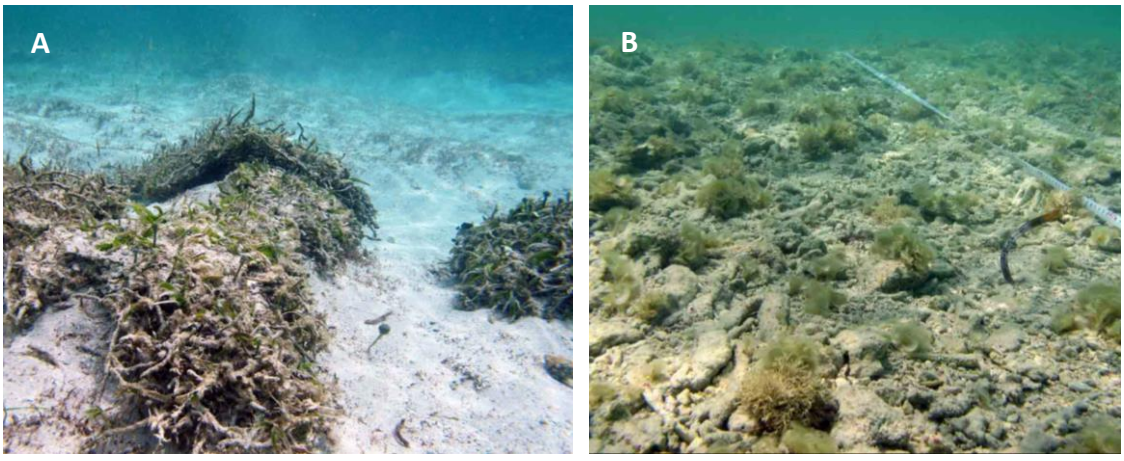


Figure 32. Effet du passage du cyclone Irma dans la Caraïbe (septembre 2017) sur les herbiers : mattes d'herbiers de *Thalassia testudinum* déchaussées à Saint-Barthélemy (A) et érosion des sédiments à Saint-Martin (B).

La répétition d'événements extrêmes pourrait provoquer l'érosion et la régression des herbiers ; alors que les périodes de perturbations réduites se traduisent par la fusion des patchs et la formation d'herbiers continus (Williams, 1987 ; Fonseca et al., 1983 ; Kirkman et Kirkman, 2000). De plus, les cyclones et les tempêtes peuvent aussi jouer un rôle positif dans le développement des herbiers par la dispersion des propagules (Kendall et al., 2004) ainsi que sur la diversité des macrophytes benthiques en créant des zones perturbées à l'échelle du paysage (p.ex. fragmentation) (Fourqurean et Rutten, 2004).

Par ailleurs, les épisodes de fortes chaleur et l'augmentation de la température des océans peuvent également impacter les herbiers intertidaux (**Chapitre 1**). Enfin, bien qu'épisodiques, des évènements sismiques ont aussi conduit localement à une régression des herbiers, par surrection tectonique (p.ex. Vanuatu) (Green et Short, 2003).

Les réponses biologiques des phanérogames marines face aux différentes contraintes naturelles sont présentées dans le Tableau 10.

Tableau 10. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine naturelles. ↑augmentation, ↓ diminution, ↕ : modification, (références). Les références sont placées à la fin du manuscrit à la suite des références dans une section intitulée « Autres références citées dans le Chapitre 3 ».

	Baisse des conditions de lumière	**Enrichissement en nutriments**	**Baisse de salinité**	**MO / anoxie**	**physique / sédimentation**	**Maladies**	**Températures élevées**
Physiologie/biochimie							
Teneur en N, P					↑ (1, 2, 7, 17)		
Teneur en acides aminés							
Teneur en C et carbohydrate					↓ (12, 16)		
$\delta^{13}C$							
$\delta^{15}N$							
Individu							
paramètres morphologiques					↓ (16, 21, 26) / ↑ (45)		↓ (47)
Nécroses	↑ (42)			↑ (42)		↑ (34, 39)	
Effort reproductif/ floraison					↓ (21)		↓ (14, 25) ↑/↓ (13)
Population							
Composition spécifique	↓ (46)				↕ (47) ↑/↓ (3, 5, 10, 18, 19, 20, 37, 32)		↕ (24, 47)
Densité, recouvrement	↓ (46)				↓(6, 16, 21, 43)		
Type de croissance des rhizomes							
Dénudation des rhizomes					↑ (23, 43)		
Distribution/ Superficie	↓ (46)			↓ (42)	↓ (9, 10, 22, 31, 32, 44, 48)	↓ (28, 29, 34, 35, 36, 40)	↕ (47)
Fragmentation					↑ (10, 17, 30, 41, 43)		
Communauté							
Biomasse des épiphytes							
Teneur en N, C des épiphytes							
Espèces associées							

3.3. Réponses des herbiers aux perturbations d'origine anthropiques

3.3.1. Effets des perturbations anthropiques locales

3.3.1.1. Perturbations anthropiques locales indirectes

L'importante artificialisation des sols en zone côtière liée à l'urbanisation, aux pratiques agricoles intensives, à la déforestation, aux activités d'extractions minières, génère une augmentation des apports en nutriments, sédiments et polluants dans le milieu. Ainsi, l'accroissement des apports de nutriments terrestres dans les milieux estuariens et côtiers constitue l'une des principales sources de pressions anthropiques pour les écosystèmes littoraux (Vitousek et al., 1997) affectant particulièrement les herbiers marins situés à proximité immédiate des exutoires des bassins versants (Short et Burdick, 1996 ; Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011). La turbidité des eaux côtières liée aux phénomènes de sédimentation et/ou d'eutrophisation a pour conséquence une diminution de la quantité de lumière utile aux organismes benthiques et modifient ainsi la croissance, l'abondance et la distribution en profondeur des phanérogames marines et leur croissance (Duarte, 1991 ; Short et Burdick, 1996 ; Nielsen et al., 2002 ; Burkholder et al., 2007 ; Ralph et al., 2007 ; Krause-Jensen et al., 2008 ; Figure 33). L'eutrophisation engendre par ailleurs la prolifération d'algues opportunistes, dont la croissance rapide, s'effectue au détriment des phanérogames marines (Duarte, 1995 ; Short et Burdick, 1996 ; Hauxwell et al., 2003, 2001 ; Burkholder et al., 2007 ; Wazniak et al., 2007 ; Alexandre et al., 2014 ; Figure 33 ; Figure 34A).

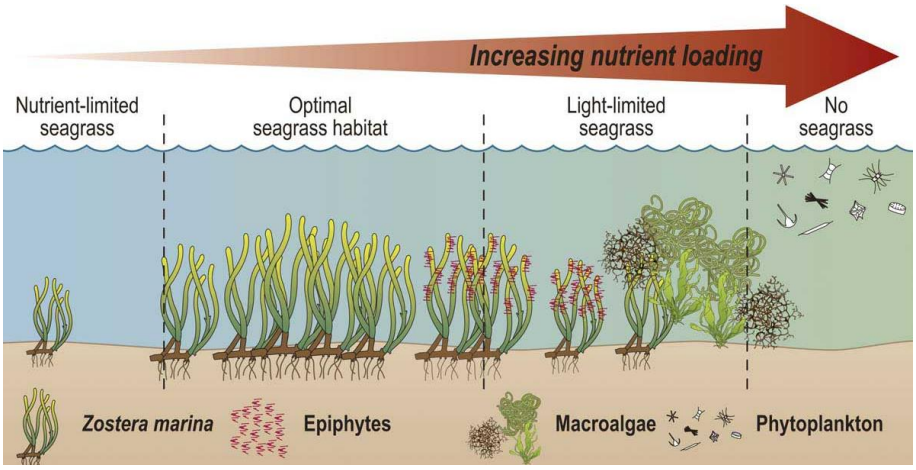


Figure 33. Schéma conceptuel des modifications de l'écosystème herbier sous l'impact de l'augmentation de la charge en nutriments (modifié d'après Wazniak et al., 2007).

La survie et l'expansion des patchs d'herbiers peuvent être également limitées par certains facteurs de stress biogéochimiques liés à l'eutrophisation, tels que les taux d'ammonium et de sulfure se révélant toxiques chez *Zostera* sp. à des concentrations supérieures à 1000 mol. L^{-1} (Govers et al., 2014a).

Le recouvrement d'algues non fixées en dépôt sur l'herbier affecte également la productivité des plants (Gustafsson et Boström, 2014). L'augmentation de la charge en épiphytes sur les feuilles des phanérogames marines retarde leur croissance tout en augmentant leur résistance au mouvement de l'eau, avec un risque plus important de rupture des limbes de feuilles durant les évènements de fortes houles (Dennison et al., 1993 ; Larkum et al., 2007 ; Waycott et al., 2011). Enfin, il a récemment été montré que l'eutrophisation réduirait de manière indirecte la séquestration du carbone par les herbiers (Liu et al., 2016 ; Jiang et al., 2019). Du fait de leur proximité de la côte, les herbiers sont également soumis à la pollution et aux contaminants en provenance des bassins versants, s'accumulant ensuite dans les sédiments et dans les tissus de la plante (Thayer et al., 1975 ; Brackup et Capone, 1985 ; Rawlins et al., 1998 ; Ralph et al., 2006 ; Lewis et Devereux, 2009 ; **Chapitres 5** et **6**). Par exemple, en cas de forte contamination par le plomb, les herbiers marins peuvent accumuler cet élément jusqu'à des concentrations de 100 µg. g^{-1} (Malea et al., 1994 ; Marín-Guirao et al., 2005). L'accumulation de ces éléments peut être source de toxicité pour ces plantes mais également pour les organismes herbivores côtiers et pour les maillons supérieurs de la chaine trophique (Prange et Dennison, 2000).

Les activités humaines peuvent être indirectement à l'origine d'invasions biologiques dans les écosystèmes côtiers. Ainsi en 2007, 56 espèces introduites dans les herbiers étaient recensées à l'échelle du globe, principalement des invertébrés et des végétaux marins, en grande partie en lien avec des activités maritimes commerciales et récréatives et de l'aquaculture (Williams, 2007). Quatre espèces de phanérogames marines ont été introduites en dehors de leur aire de répartition naturelle, dont *Halophila stipulacea* en mer des Caraïbes (Williams, 2007 ; Figure 34B). Originaire de Mer Rouge, l'espèce a été introduite en Méditerranée sans impact sur les herbiers natifs (Duarte, 2002). *H. stipulacea* est observée pour la première fois en 2002 aux Grenadines (Ruiz et Ballantine, 2004). Avec une vitesse de croissance estimée entre 0,5 et 6 cm. jr^{-1} (Willette et Ambrose, 2012) elle s'est ensuite rapidement répandue dans l'ensemble des îles des Caraïbes, où elle y est désormais considérée comme une espèce invasive (DEAL Martinique et DEAL Guadeloupe, 2011 ; Willette et Ambrose, 2012 ; Maréchal et al., 2013 ; Moisan 2014 ; Willette et al., 2014 ; Bouchon et al., 2015). Cette propagation à l'échelle des Caraïbes, probablement sous l'effet des activités de plaisance, engendre également des changements au niveau des communautés benthiques (Scheibling et al., 2018) et des peuplements de poissons associés (Olinger et al., 2017). Les herbiers monospécifiques à *H. stipulacea* ont montré leur

potentiel écologique, notamment comme de refuge pour des espèces rares menacées telles que l'hippocampe à long nez, *Hippocampus reidi* (Pinault et al., 2018). Pour autant, la structure morphologique de cette plante introduite, très différente de celles des espèces indigènes, ne rend pas les mêmes services. Ceci altère fortement la complexité de l'habitat, les fonctions de protection côtière, et de ressources alimentaires (Smulders et al., 2017 ; Debrot et al., 2012 ; Viana et al., 2019). Par ailleurs, il a récemment été montré que le potentiel invasif d'*H. stipulacea* dépend également des conditions environnementales, notamment de la charge en nutriments (van Tussenbroek et al., 2016) et peut être favorisé indirectement par la présence de certains méga-herbivores, tels que la tortue verte. En effet, cette dernière, dont la préférence alimentaire est plus marquée pour l'espèce native *T. testudinum*, pourrait par l'action de broutage favoriser l'installation de *H. stipulacea* dans les zones pâturées (Christianen et al., 2019). Ainsi, ces invasions représentent une réelle menace pour les herbiers originels qui peuvent être fragmentés par des couvertures très denses de ces espèces invasives (van Tussenbroek et al., 2016 ; Willette et Ambrose, 2012 ; Figure 34B).

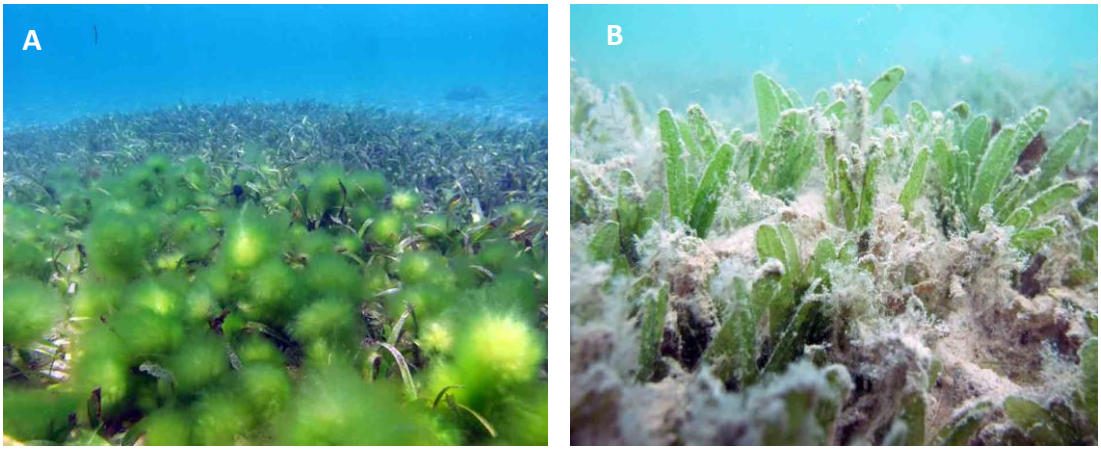


Figure 34. A : Développement algal dans un herbier à *Thalassia testudinum* déjà très endommagé (Guadeloupe), B : Herbiers à *Halophila stipulacea* (Saint-Martin).

3.3.1.2. Perturbations anthropiques locales directes

La circulation maritime et l'ancrage des bateaux dans des zones d'herbiers constituent également une menace pour la conservation de cet habitat (Walker et al., 1989 ; Creed et Amado Filho, 1999 ; Hastings et al., 1995 ; Milazzo et al., 2004 ; La Manna et al., 2015 ; Figure 35A). L'érosion créée par le frottement de la chaîne des mouillages sur le fond peut conduire à une dénudation de l'herbier sur un rayon d'environ neuf mètres (Demers et al., 2013).

Les aménagements côtiers sont des sources directes de perturbation pour les herbiers de phanérogames marines, que ce soit lors de leur construction par dégradation physique directe ou

durant leur exploitation, par l'augmentation des rejets d'eaux usées et des macro-déchets dans le milieu. Les travaux de remblais et déblais associés, génèrent également des panaches turbides au sein des eaux côtières résultant du relargage des sédiments et des phénomènes d'érosion.

Les activités de dragage, du fait de l'impact physique direct et de la sédimentation et de la turbidité engendrées, peuvent constituer une menace pour le maintien de la productivité des herbiers avec des modifications de leur biomasse, de leur composition spécifique et leur distribution (Pringle et al., 1989 ; Lee Long et Great Barrier Reef Marine Park Authority, 2002 ; Erftemeijer et Robin Lewis, 2006). Les herbiers présents en zone intertidale abritent des ressources d'intérêts commercial ou vivrières et sont exposés aux impacts liés aux activités de pêche à pied professionnelle et de loisirs (Fonseca et al., 1984 ; Peterson et al., 1987 ; Jonge et Jong, 1992 ; Neckles et al., 2005 ; Figure 35B ; Figure 35C). Ces pratiques sont sources d'impacts physiques pour les herbiers par le piétement et la fouille du sédiment lors de la recherche des espèces ciblées, se traduisant par une baisse de la densité, de la biomasse et du recouvrement végétal (Eckrich et Holmquist, 2000 ; Boese, 2002 ; Cabaço et al., 2005 ; Alexandre et al., 2005 ; McLaughlin et al., 2007 ; Kerninon et Bernard, 2015 ; Figure 35B). Leur sensibilité au piétinement et aux méthodes de prélèvements les rend vulnérables en termes de densité, de biomasse et de recouvrement.

Les communautés animales associées peuvent également être impactées par ces pratiques, qu'elles soient directement ciblées ou non (Nordlund et Gullström, 2013 ; Jimenez et al., 2015). Enfin, la fréquentation littorale dans le cadre d'activités de loisirs et touristiques peut être source d'impact sur les herbiers lorsqu'ils sont piétinés (Figure 35D).

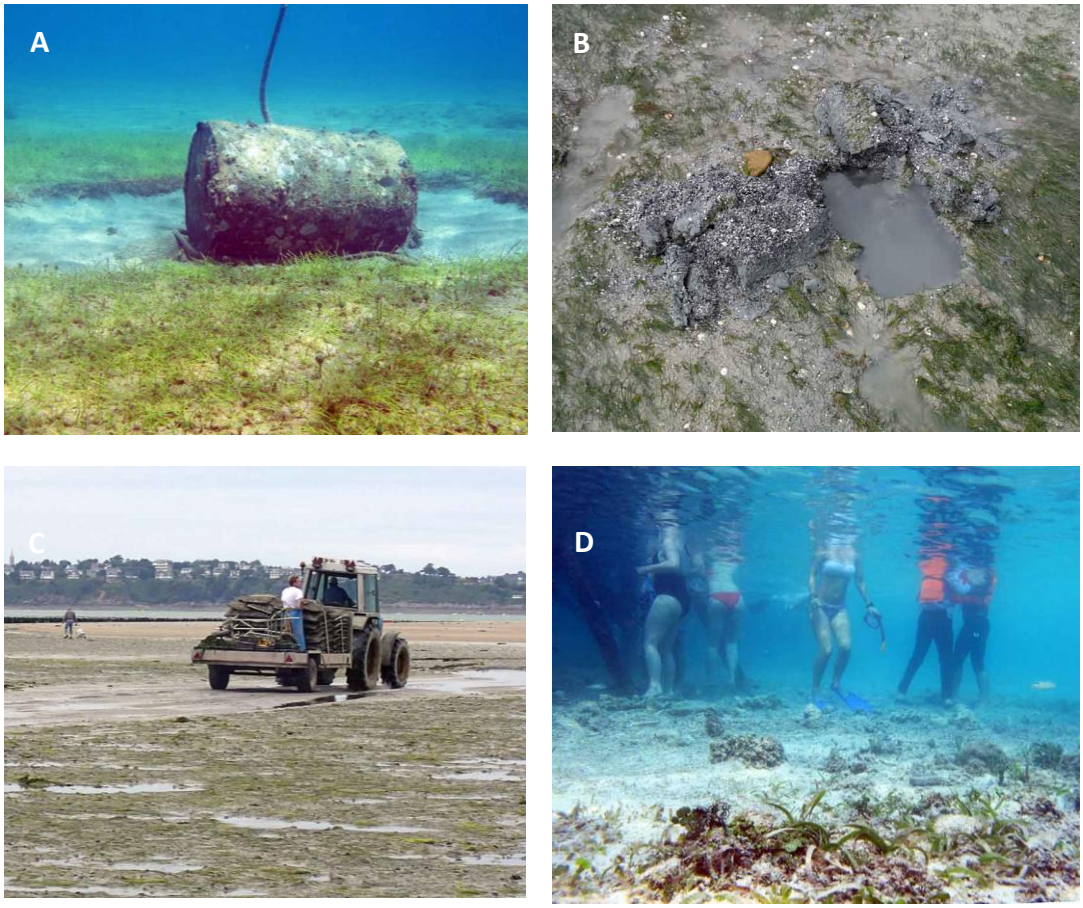


Figure 35. Mouillage forain dans un herbier et fragmentation induite par formation d'un halo de substrat nu (Guadeloupe) (A), impact physique de la pêche à pied récréative (B) et du passage d'engins ostréicoles (C) sur l'herbier intertidal de *Zostera noltei* à Saint-Jacut de la mer (Côtes-d'Armor), piétinement d'un herbier peu profond en Indonésie (D).

3.3.2. Effets du changement climatique

De nombreuses études permettent déjà d'évaluer les conséquences du changement climatique sur les herbiers et qui pourrait exacerber l'ensemble des effets des pressions naturelles et anthropiques auxquelles sont soumis ces habitats, en particulier ceux à faible résilience écologique (Short et Neckles, 1999 ; Waycott et al., 2009 ; Unsworth et al., 2014). En effet, l'augmentation de la température des océans pourrait altérer le taux de croissance et les fonctions physiologiques des phanérogames marines (Short et al., 2001) et modifier les espèces présentes en faveur des espèces plus tolérantes, ainsi que leur abondance et leur distribution géographique (Waycott et al., 2011). Par ailleurs, l'augmentation du niveau des océans aura probablement un effet sur la répartition en profondeur des espèces dont l'activité photosynthétique et la productivité seront réduites. Les espèces les plus tolérantes au manque de lumière (*Halophila* sp. et *Halodule* sp.) seront ainsi probablement favorisées au détriment des espèces dont ces besoins sont plus importants (*Thalassia* sp. et *Cymodocea* sp.) (Björk

et al., 2008). Cette augmentation du niveau des océans pourrait également entrainer un recul des limites inférieures des herbiers dans les secteurs où la pente est relativement faible, engendrant localement une régression de certains herbiers intertidaux (Waycott et al., 2011) et profonds (Pergent et al., 2015). Les capacités reproductives de certaines espèces pourront également être affectées comme *Enhalus acorides*, dont les feuilles nécessitent de toucher la surface de l'eau pour la reproduction sexuée (Sculthorpe, 1967). La modification du cycle et du fonctionnement des marées pourra également avoir pour conséquence une réduction de la lumière et une augmentation de l'exposition des herbiers intertidaux et peu profonds aux UV (McKenzie et al., 2010). Ces herbiers seront également potentiellement fragilisés par l'élévation de la température de surface des océans qui pourra entraîner la nécrose des feuilles (McKenzie et al., 2010) ainsi qu'un accroissement de la respiration pouvant induire un déclin des herbiers (Waycott et al., 2011 ; Collier et al., 2012 ; Unsworth et al., 2014). Le changement climatique augmentera également la fréquence et l'intensité des précipitations, ce qui intensifiera les flux d'eau douce et de nutriments vers les zones côtières, entrainant à la fois une baisse de la salinité et une hausse des nutriments disponibles, affectant les phanérogames marines présentes dans les zones estuariennes (Villazán et al., 2015). Dans certaines études les herbiers figurent comme les moins impactés, voire bénéficiaires de l'acidification des océans en raison de la disponibilité accrue de CO_2 et de bicarbonate pour la photosynthèse (Guinotte et Fabry, 2008 ; Koch et al., 2013 ; Kroeker et al., 2013 ; Brodie et al., 2014). Ainsi, l'acidification des océans pourrait contribuer à une baisse des substances phénoliques protectrices des feuilles des phanérogames marines et estuariennes, engendrant par conséquent une augmentation de la pression d'herbivorie, des taux de décomposition et de la mortalité chez ces plantes (Arnold et al., 2012). La saturation de la photosynthèse pourrait également générer une compétition accrue entre les phanérogames et les macroalgues (Beer et Koch, 1996). La modification du pH pourrait entrainer une modification de la composition des épibiontes présentes sur les feuilles. En effet, la part des organismes calcaires tels que les algues corallines encroutantes, les foraminifères, les bryozoaires, les polychètes, pourrait être diminuée, conséquence de la réduction de la calcification (Diaz-Pulido et al., 2007 ; Gao et Zheng, 2010). A l'inverse, l'augmentation du CO_2 pourrait stimuler la photosynthèse des algues épiphytes (Gao et Zheng, 2010).

Par ailleurs, à l'échelle des Caraïbes, les échouages massifs de sargasses pélagiques qui pourraient également résulter du changement climatique (Franks et al., 2011 ; Djakouré et al., 2017) ont déjà un fort impact sur les herbiers côtiers (Figure 36), avec une diminution de leur limite haute de répartition

et un blanchissement des plants recouverts par les échouages ou encore la transition vers un écosystème à dominance algale (Thabard et Pouget-Cuvelier, 2014 ; van Tussenbroek et al., 2017).

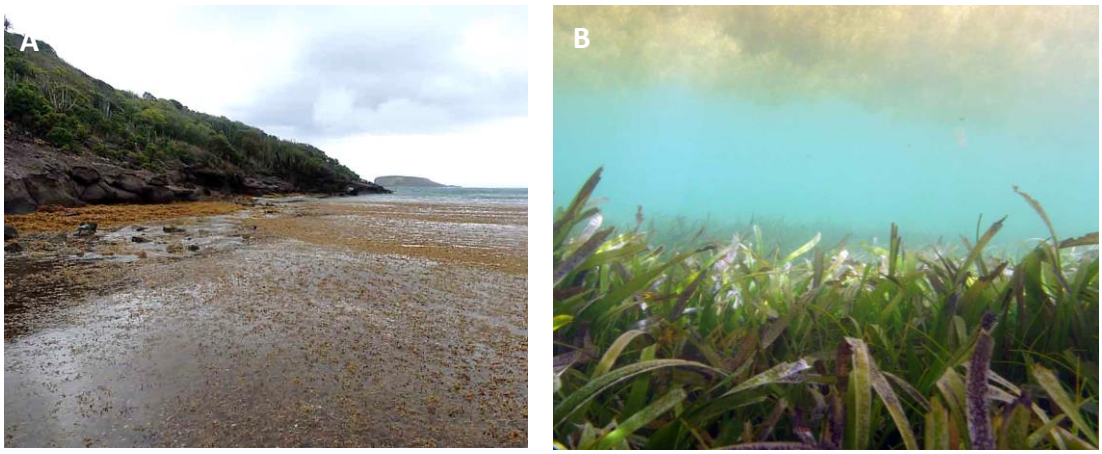


Figure 36. A : Echouage de *Sargassum* sp. dans la baie de Marigot (Saint-Barthélemy), B : herbiers sous les radeaux de *Sargassum* sp. à Tintamarre (Saint-Martin).

3.3.3. Synthèse des effets des pressions anthropiques sur les herbiers

Bien qu'il soit souvent difficile d'établir finement la causalité de la dégradation des herbiers marins, en raison du grand nombre de facteurs impliqués (Walker et McComb, 1992 ; Ralph et al., 2007), les effets spatio-temporels des principales sources de perturbations anthropiques peuvent être résumés à travers la Figure 37. De manière plus précise, les réponses des herbiers sous l'influence des contraintes anthropiques au sein des différents compartiments biologiques sont présentées dans le Tableau 11.

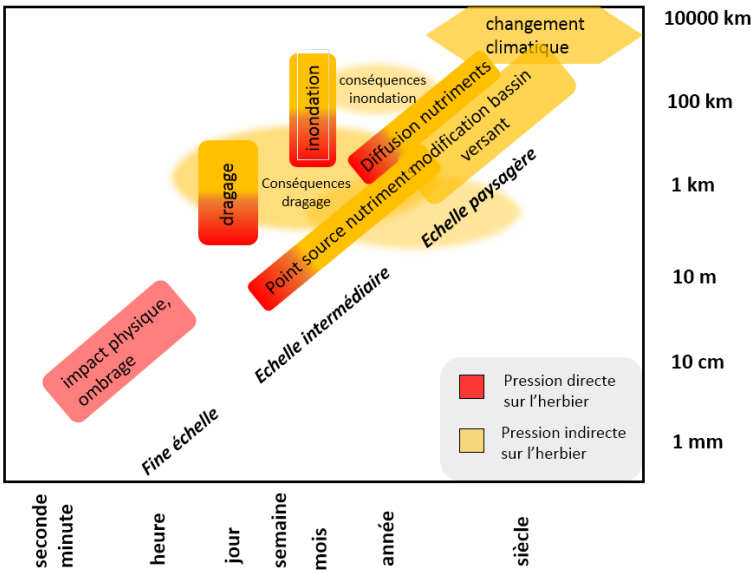


Figure 37. Emprise spatiotemporelle des impacts anthropiques sur les herbiers marins (O'brien et al., 2018.)

Tableau 11. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine anthropiques. ↑augmentation, ↓ diminution, ↕ : modification, (références). Les références sont placées à la fin du manuscrit à la suite des références dans une section intitulée « Autres références citées dans le Chapitre 3 ».

	Baisse de lumière	Enrichissement en nutriments	Acidification	Elévation niveau des océans	Augmentation des températures	Augmentation de la charge en polluants	MO / anoxie	physique / sédimentation	Aquaculture
Physiologie/ biochimie									
Teneur en N, P	↑ (77, 87, 102, 120)	↑ (10, 53, 77, 116, 117, 118, 126, 127)							↑ (127)
Teneur en acides aminés	↑(66)	↑ (51, 115, 116, 117, 127)				↓(95)			↑ (127)
Teneur en C et carbohydrate	↓ (2, 9, 65, 87, 99, 101, 102)	↓ (10, 51, 115)					↓(50)	↓(13)	↓ (24, 101)
$\delta^{13}C$	↓(1, 44, 66, 108)						↓(48)		
$\delta^{15}N$	↓(60)	↑ (44, 53, 73, 74, 125, 127) / ↓ (78, 116, 117, 118)						↑/↓ (13)	↑ (113, 121)
$\delta^{34}S$					↑ (40)	↑ (20)	↑/↓ (39, 85)		↑ (113)
Substances phénoliques			↓(4)						
Polluants (éléments traces métalliques)						↑ (8, 15, 28, 34, 35, 67, 68, 72, 90, 92, 95, 99, 104)			↑ (93)
Individu									
paramètres morphologiques	↓ (42, 60, 66, 83, 101, 102, 106, 120) / ↑ (109)	↑/↓(16, 47, 61, 63, 86, 96, 109, 117, 120, 126)				↓ (22) / ↑ (72)	↓ (32, 50)	↓ (12, 19, 30, 36, 59, 62, 75, 76, 84, 94, 97) /↑ (70)	↓ (24, 101, 129) / ↑ (88, 93)
Nécroses		↑ (10, 128)				↑ (67, 68)	↑ (112)		
Effort reproductif								↑ (3, 130, 131)	
Population									
Composition spécifique				↕ (133)	↕ (132)				
Densité, recouvrement	↓ (26, 42, 65, 87, 99, 101, 102, 108, 109)	↓(14, 55, 109, 110)					↓ (50, 112)	↓ (3, 6, 12, 13, 19, 36, 38, 49, 57, 59, 69, 76, 80, 99, 105)	↓ (18, 23, 24, 88, 93, 100)
Type de croissance des rhizomes								↑ (27, 38) / ↓ (12, 76)	
Dénudation des rhizomes								↑ (29, 70, 38)	↓ (71)
Distribution/ Superficie	↓ (26)	↓ (14)		↓? (89, 123)				↓ (5, 31, 45, 59, 62, 81, 97, 122	
Fragmentation								↑ (25, 45, 57, 94, 122)	
Communauté									
Biomasse des épiphytes	↓ (77, 83, 101, 108, 114	↑ (7, 46, 58, 59, 63, 80, 82, 111, 114, 124, 126)				↑ (72) / ↓ (88)			↑(18, 24, 88, 93)
Teneur en N, C des épiphytes	↓ (56)	↑ (64)	↑ (17, 33)						
Espèces associées		↓ (14)							↓ (52, 84)

3.4. Résilience des herbiers marins dans un contexte de perturbations multiples

Les réponses biologiques des herbiers aux perturbations sont ainsi multiples et dans l'ensemble, elles ne se traduisent pas de manière spécifique (Tableau 10 et Tableau 11). La connaissance de ces processus biologiques permet également d'évaluer la résilience de ces milieux, c'est-à-dire leur capacité de résistance dans des conditions défavorables et de rétablissement à ces changements (Hodgson et al., 2015). De manière générale, l'augmentation des pressions anthropiques sur les herbiers, intrinsèquement dynamiques et soumis à de nombreuses contraintes environnementales, peut générer des réponses exacerbées et des conditions peu favorables à leur résilience (Figure 38). Néanmoins, la capacité d'adaptation des herbiers à ces changements, diffère selon les espèces qui les constituent ; Figure 39).

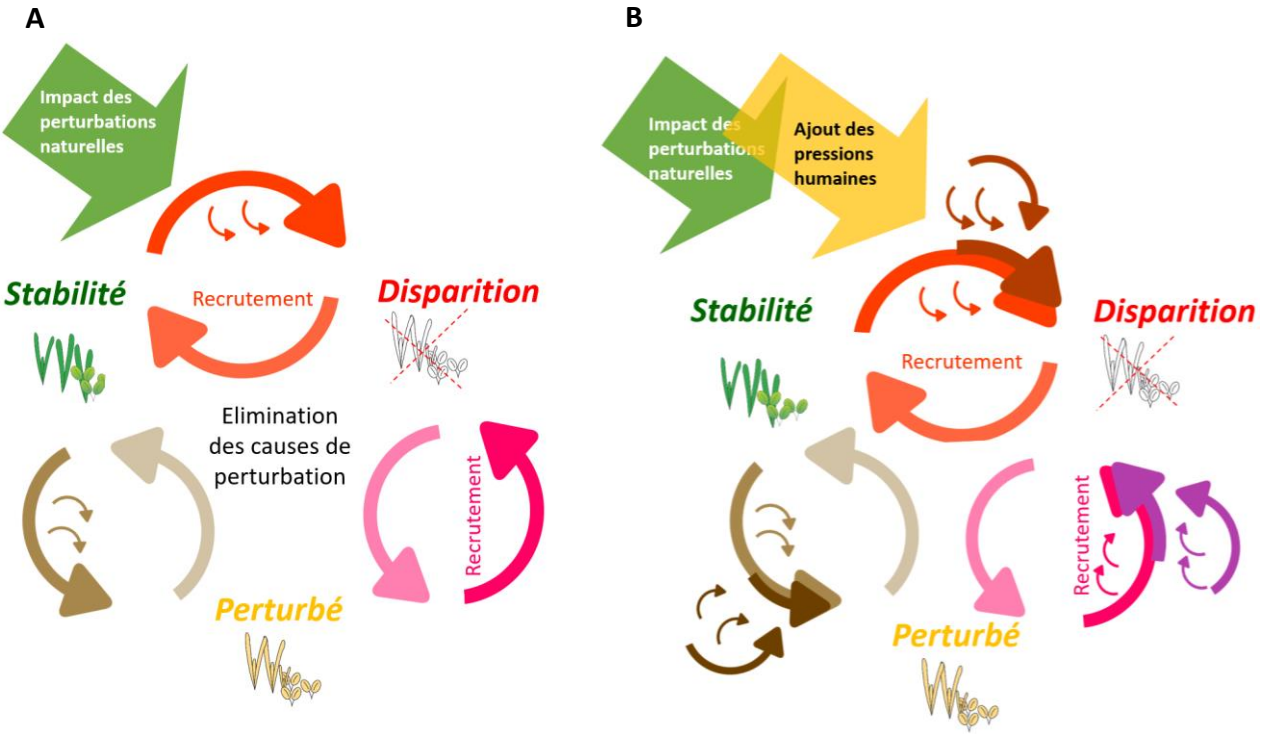


Figure 38. Description des changements entre les états naturels d'un herbier avec (B) et sans pression(s) (A) anthropiques (Collier et Waycott, 2009).

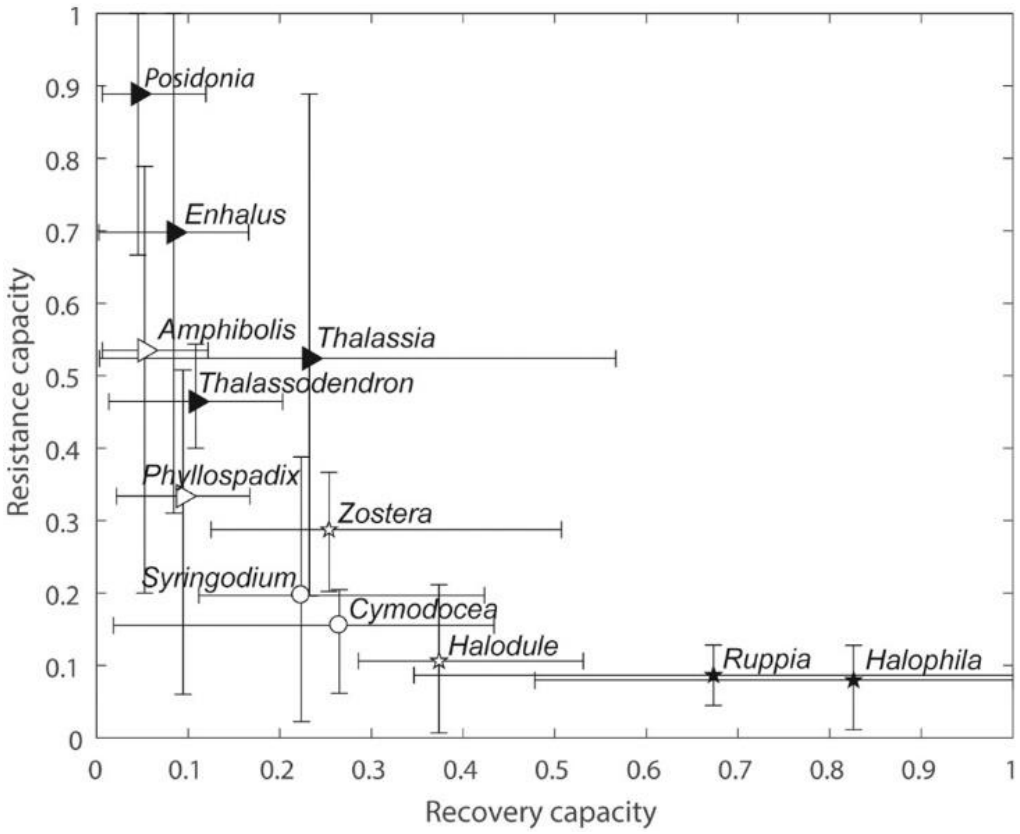


Figure 39. Capacité de résistance (basée sur le diamètre maximum du rhizome, la biomasse des plants et la biomasse totale) et la capacité de récupération (densité des graines, taux d'extension des rhizomes et du temps de régénération des feuilles). Les genres sont classés comme persistants (symbole du triangle), colonisants (symbole de l'étoile) et/ou opportunistes (remplissage blanc), selon Kilminster et al., 2015 (O'Brien et al., 2018).

Ces capacités de résilience hétérogènes selon les espèces de phanérogames marines permettent d'envisager des scénarii adaptatifs dans le contexte du changement global. Ainsi, à titre d'exemple, les phanérogames marines d'un herbier mixte qui présentent une plus grande tolérance à l'augmentation des températures auront de meilleures chances de survie, permettant le maintien du fonctionnement de l'herbier malgré une composition spécifique différente (Björk et al., 2008). Ces mécanismes de résilience dépendent également du degré d'impact au sein des différents niveaux d'organisation de l'écosystème (O'Brien et al., 2018 ; Figure 39). Les effets des perturbations se limitant à l'échelle physiologique s'inverseront généralement rapidement dès le rétablissement des conditions environnementales (Ralph et Short, 2002). A l'inverse, le processus pourra être beaucoup plus lent lorsque la dégradation se traduit à l'échelle du patch de l'herbier, ou de manière plus étendue à l'échelle du paysage ou de l'écorégion (Collier et al., 2009 ; O'Brien et al., 2018). Si le rétablissement de l'écosystème peut être relativement rapide une fois les conditions environnementales restaurées, le processus peut être long si les semences et ou les propagules végétales sont peu nombreuses

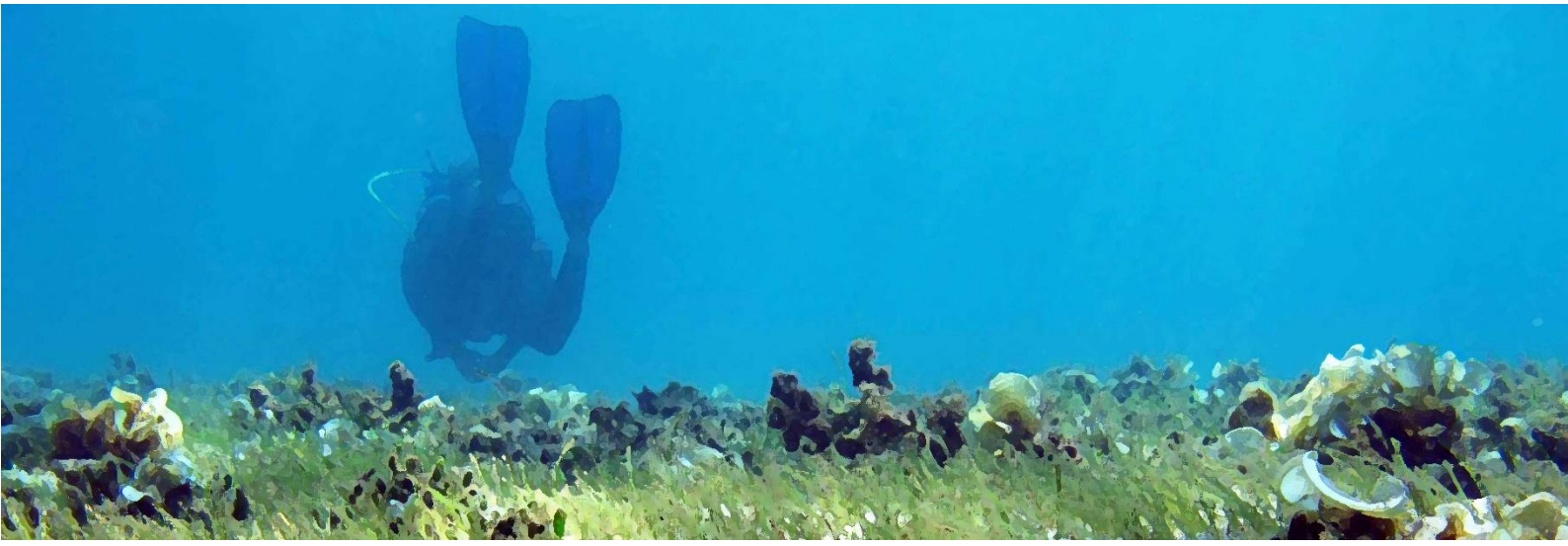
(O'Brien et al., 2018). Cette capacité de récupération des herbiers est également conditionnée par des taux démographiques spécifiques à l'espèce, dépendant de la taille des phanérogames marines (Kilminster et al., 2015). Les herbiers constitués d'espèces morphologiquement plus grandes, dont la croissance est lente peuvent mettre plusieurs décennies à se rétablir (Badalamenti et al., 2011 ; Roca et al., 2016). Ainsi, le déclin peut conduire à la perte de l'habitat à plus long terme, ses caractéristiques structurelles (p.ex. fragmentation, faible densité et banque de graines limitées) constituant un frein à sa reprise (Nyström et al., 2012 ; Maxwell et al., 2017).

Par ailleurs, d'un point de vue théorique, il est considéré que la diversité biologique à travers l'ensemble de ses composantes, telles que la diversité génétique, spécifique ou des réponses biologiques permettrait d'augmenter la résilience de ces écosystèmes face aux changements globaux (Hughes et Stachowicz, 2004 ; Reusch et al., 2005 ; Ehlers et al., 2008 ; Reynolds et al., 2012 ; Sasaki et al., 2015). Toutefois, comme les herbiers les plus résilients se trouvent dans des zones régulièrement, voire historiquement exposées à de fortes perturbations, une sélection aboutissant à une diversité réduite chez ces herbiers sous pressions est également possible (Jahnke et al., 2015 ; Connolly et al., 2018).

Dans ce contexte de perturbations multiples, la connaissance de ces forçages et de leurs interactions, ainsi que le renforcement de la résilience de l'écosystème constituent des éléments clés dans la gestion et la conservation des herbiers marins (Hughes et al., 2013 ; Maxwell et al., 2017). Cependant, ces processus se traduisent à des échelles de temps beaucoup plus longues que ceux de la gestion (O'Brien et al., 2018). Ainsi, les herbiers marins peuvent mettre un certain temps (années) à se remettre de la dégradation et l'observation de ce processus nécessite des suivis *in situ* à long terme, pas toujours compatibles avec les contraintes des gestionnaires ou des scientifiques. Ceci constitue probablement la raison du faible nombre d'études illustrant ces processus (Roca et al., 2016).

Chapitre 4

Matériel et méthodes



4.1. Zones d'étude et périodes d'échantillonnage

4.1.1. Sélection des secteurs d'étude

Dans l'objectif de proposer des outils adaptés au suivi des herbiers ultramarins, les expérimentations ont été menées dans deux secteurs d'études pilotes : les Antilles françaises (Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy) et Mayotte. A l'exception de Saint-Barthélemy, ces îles présentent le statut de département d'outre-mer et sont donc concernées par la mise en œuvre de la DCE. Ils représentent donc des secteurs d'intérêt pour notre étude.

4.1.2. Les Antilles françaises

4.1.2.1. Présentation de la zone d'étude

L'étude a été réalisée sur trois des îles françaises des Petites Antilles : la Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy (Figure 40). La Guadeloupe forme un archipel de 1 780 km^2 avec ses dépendances (la Désirade, Marie-Galante et les Saintes). La Basse-Terre est volcanique et la Grande-Terre, Marie-Galante et la Désirade sont de type sédimentaire. Au nord des Antilles, Saint-Martin (54 km^2 pour la partie française) et Saint-Barthélemy (24 km²) sont d'anciennes îles volcaniques recouvertes de calcaire faisant partie du Banc d'Anguilla, une plate-forme insulaire peu profonde ne dépassant pas 40 mètres. Le climat est tropical et de type maritime avec deux principales saisons : la saison des pluies (de juin à novembre) et la saison sèche (de janvier à mai). Saint-Martin et Saint-Barthélemy sont plus arides que la Guadeloupe, et du fait de leur situation géographique, elles sont plus exposées aux cyclones (Chollet et al., 2012). Les herbiers marins des Caraïbes couvrent environ 66 000 km² (Miloslavich et al., 2010). Le zones littorales du Belize et du Yucatán (Mexique) abritent des zones d'herbiers étendues avec des superficies respectives de 2092 km² et 1319 Km² (Wabnitz et al., 2008). A l'échelle de la région Caraïbes neuf espèces sont documentées (van Tussenbroek et al., 2010 ; Short et al., 2011). Dans les Antilles françaises, les herbiers s'étendent sur 217 km² et cinq espèces y sont recensées : *Thalassia testudinum* et *Syringodium filiforme* qui sont les deux espèces dominantes, *Halodule wrightii, Halophila decipiens* et l'espèce envahissante *Halophila stipulacea* (Maréchal et al., 2013 ; Willette et al., 2014 ; Willette et Ambrose, 2012 ; Ifrecor, 2016 ; **Chapitre 2**). Comme la plupart des régions des Caraïbes, les territoires des Antilles françaises sont confrontés au développement des populations humaines et de leurs activités, engendrant notamment une dégradation de la qualité des eaux côtières (Diez et al., 2019).

4.1.2.2. Stations et périodes d'échantillonnage

Dans ces secteurs d'étude, les stations ont été sélectionnées en fonction : (1) de la présence des deux espèces de phanérogames marines dominantes et indigènes : *T. testudinum* et *S. filiforme* ; (2) d'un gradient de pressions anthropiques présumées (turbidité, matière organique, nutriments et polluants) ; (3) de la disponibilité de données historiques écologiques (densité des plants, hauteur de la canopée, etc.), physico-chimiques (température de l'eau, salinité, O_2 dissous, turbidité (p.ex. Créocean, 2019), et (4) de la répartition régionale des stations (les îles des Antilles françaises étant réparties de manière latitudinale le long de l'arc antillais). Le gradient de pressions anthropiques présumées a été estimé sur la base de la proximité et de l'intensité des perturbations, en utilisant les données de pression et les connaissances des experts (Tableau 12). Sur la base de ces quatre critères, 17 stations ont été échantillonnées pendant les saisons sèches en 2017 et 2018 (l'effet de la saisonnalité n'est ici pas étudié) afin de tenir compte de la variabilité interannuelle (Figure 40, Tableau 12). Des éléments détaillés sur le positionnement des stations sont présentés en Annexes 1 et 2.

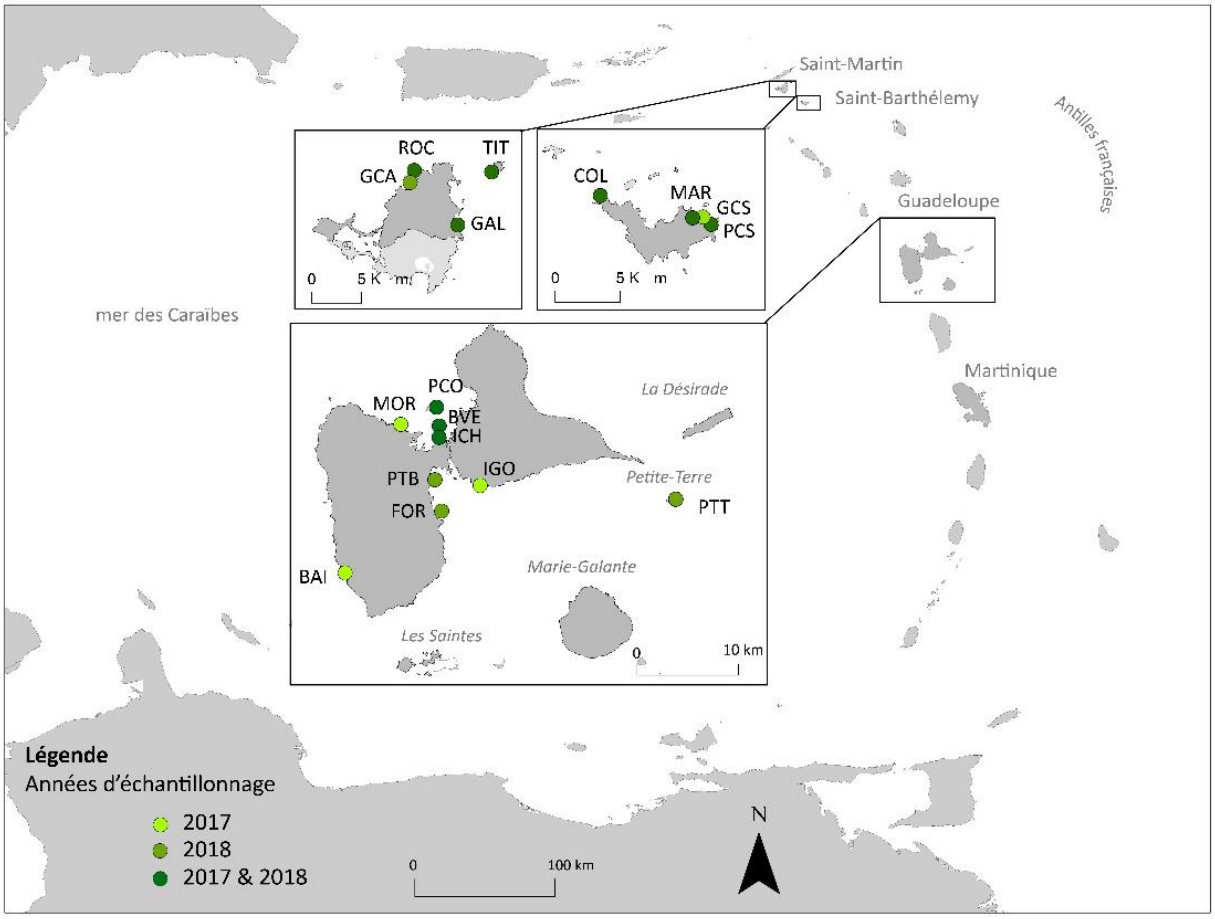


Figure 40. Localisation des stations d'étude échantillonnées aux Antilles sur la période 2017-2018. BD Topo. Les codes des stations sont présentés dans le Tableau 12.

Tableau 12. Caractérisation des stations d'échantillonnage des Antilles françaises. Les pressions anthropiques présumées ont été estimées en fonction de la proximité et de l'intensité de la perturbation, en utilisant les données de pression et à dire d'expert : faible (bleu), modérée (jaune) et forte (rouge). Tt = *Thalassia testudinum*, Sf = *Syringodium filiforme*, Hs = *Halophila stipulacea*, Hw = *Halodule wrightii.*

Stations	**Territoire**	**Profondeur (m)**	**Espèces de phanérogames marines**	**Distance à la côte (km)**	**Type de perturbations anthropiques locales (et niveau estimé de pressions anthropiques)**
Passe à Colas (PCO)	Guadeloupe	3	Tt, Sf	5 - 7	(faibles)
Tintamarre (TIT)	Saint-Martin	2	Tt, Sf	3,5 - 4,7	(faibles)
Petite-Terre (PTT)	Guadeloupe	2	Tt, Sf, Hw	10 - 13	Activités nautiques et récréatives (faibles)
Bouée verte (BVE)	Guadeloupe	3	Tt	3 - 3,5	Diffuses (modérées)
Ilet Fortune (FOR)	Guadeloupe	2	Tt, Sf	1	Eaux usées et rejets agricoles (modérées)
Rocher Créole (ROC)	Saint-Martin	6	Tt, Sf	0,5	Activités nautiques à proximité (modérées)
Grande Case (GCA)	Saint-Martin	4	Tt, Sf	0,6	Eaux usées (modérées)
Petit Cul-de-sac (PCS)	Saint-Barthélemy	2	Tt, Sf	0,04	Eaux usées (modérées)
Grand Cul-de-sac (GCS)	Saint-Barthélemy	1	Tt, Sf, Hw	0,2	Eaux usées, nautisme (modérées)
Colombier (COL)	Saint-Barthélemy	9	Tt, Sf, Hs	0,07 - 0,4	Activités nautiques à proximité (modérées)
Ilet Gosier (IG0)	Guadeloupe	1	Tt, Sf	0,5	Activités nautiques récréatives et proximité zone urbaine (modérées)
Baillif (BAI)	Guadeloupe	8	Sf, Hs		Eaux usées (modérées)
Morne rouge (MOR)	Guadeloupe	2	Tt, Sf	0,1	Eaux usées domestiques (modérées)
Petit-Bourg (PTB)	Guadeloupe	1	Tt, Hs	1	Eaux usées et rejet urbains (élevées)
Galion (GAL)	Saint-Martin	2	Tt, Sf	0,01	Rejets urbains (élevées)
Ilet Christophe (ICH)	Guadeloupe	2	Tt	1	Eaux usées et rejets et industriels (élevées)
Marigot (MAR)	Saint-Barthélemy	0,5	Tt, Sf	0,00	Eaux usées (élevées)

4.1.3. Mayotte (et Glorieuses, îles Eparses)

4.1.3.1. Présentation de la zone d'étude

Mayotte est située au sud-ouest de l'océan Indien, au nord du canal du Mozambique (Figure 41). Elle est la plus orientale et la plus ancienne des îles de l'archipel des Comores. Elle forme un archipel volcanique de 374 km², composé de deux îles principales : Grande-Terre et Petite-Terre, entourées d'un complexe récifo-lagonaire de 1 100 km² et parsemé d'une trentaine d'îlots. Le climat est tropical et de type maritime. La température moyenne annuelle oscille entre 26°C et 27°C. La saison chaude et humide s'étend de décembre à mars, période durant laquelle les précipitations peuvent provoquer un drainage des eaux et des sédiments, localement fort, vers les eaux lagonaires. L'île ne se situe pas dans une zone cyclonique majeure, aussi les évènements cycloniques y sont rares (p. ex. Kamisy en 1984, Ernest en 2005 et Belna en 2019). La saison sèche, caractérisée par la présence des alizés, s'étend de juin à septembre. La zone est soumise à un régime de marées de type semi-diurne, avec un marnage pouvant atteindre quatre mètres lors des marées de vives-eaux. Mayotte se situe dans une zone considérée comme une zone d'importante biodiversité marine (Rolland et Boullet 2005 ; Obura et al., 2012). Le Lagon abrite des herbiers intertidaux, peu profonds et subtidaux plurispécifiques. Neuf espèces de phanérogames marines y sont recensées (Dedeken et Ballorain, 2015) : *H. uninervis*, le complexe *H. ovalis-minor*, *H. stipulacea, H. decipiens*, *C. rotundata*, *C. serrulata*, *T. ciliatum*, *T. hemprichii*, et *S. isoetifolium*. Les eaux peu profondes du lagon abritent une densité exceptionnelle de tortues vertes (0,0024 tortues par m², soit 2 400 tortues par km² à N'Gouja (Ballorain, 2010)), exploitant à la fois les récifs coralliens et les herbiers intertidaux tout au long de l'année sans être dérangées par les prédateurs (Roos et al., 2005 ; Taquet et al., 2006 ; Bourjea et al., 2007 ; Ballorain, 2010 ; Ballorain et al., 2010). Mayotte abrite également une population de dugongs, mais en déclin : moins de dix spécimens fréquenteraient encore le lagon (Kiska et al., 2003 ; Pusineri et Caceres, 2012). Cette biodiversité marine exceptionnelle est menacée par l'accroissement démographique (3,1 %), la forte pression migratoire (40 % de la population estimée à 256 500 habitants en 2017 est de nationalité Comorienne) et les activités humaines induites (déforestation pour les cultures et aménagements côtiers). Une forte augmentation des apports terrigènes et de la sédimentation dans la lagune de Mayotte est ainsi rapportée (Thomassin et al., 1989 ; Gabrié, 1982 ; Gout, 1991 ; Kouyoumontzakis et al., 1991 ; Thomassin et al., 1999, Cambert et al., 2011 *in* Bigot et al., 2019).

Situé à l'entrée nord du canal du Mozambique, l'archipel des Glorieuses fait partie des îles Éparses, administrées par les Terres australes et antarctique françaises. Les Glorieuses, sont distantes de 253 kilomètres du nord-est de Dzaoudzi (Mayotte), 222 km de Nosy-Bé (Madagascar) et 220 kilomètres du

Cap d'Ambre (Madagascar). Cet archipel, dont les terres émergées représentent environ 7 km², est constitué d'un banc sablo-corallien affleurant localement et s'étendant sur 16 kilomètres. L'archipel se compose de la Grande Glorieuse au sud-ouest, de l'Île du Lys (ou Petite Glorieuse) au nord-est, de l'île aux Crabes et des Roches Vertes. Pour cette étude, ce secteur est présumé comme très faiblement anthropisé.

4.1.3.2. Stations et périodes d'échantillonnage

L'expérimentation s'est déroulée sur les herbiers mixtes intertidaux d'*Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichii* de Mayotte. Le choix des stations a été basé sur la présence et les types d'herbiers (en fonction des connaissances existantes) (Loricourt, 2005 ; Dedeken et Ballorain, 2015) et un gradient de pressions anthropiques estimé (turbidité, matière organique, nutriments et polluants). En positionnant les sites d'échantillonnage le long d'un gradient se distribuant entre secteurs très proches à éloignés de l'impact humain connu, l'objectif est d'identifier un certain nombre de paramètres sensibles répondant à l'influence anthropique terrestre. Sur la base de ces critères, 18 stations ont été échantillonnées en fin de saisons sèches 2017 et 2018 (Figure 41 ; Tableau 13). Comme pour les Antilles, l'effet de la saisonnalité n'est pas étudié. Néanmoins il s'est avéré complexe de trouver des sites contrastés, notamment très perturbés, où les herbiers étaient développés. Pour certaines stations, seuls les prélèvements biologiques et de sédiments ont pu être réalisés du fait de la faible étendue de l'herbier et/ou de la faible abondance des espèces recherchées (Annexe 4). Des éléments détaillés sur le positionnement des stations sont présentés en Annexe 3.

En complément de ces échantillonnages, un lot de 17 plants de *Thalassia hemprichii* a été prélevé sur une zone abritant quelques plants épars sur le platier intertidal sud de Grande Glorieuse (latitude : -11,575302°S, longitude : 47,284471°E). Cette collecte a été réalisée par l'équipe du projet Best 2.0 « Conservation et gestion intégrée des herbiers de phanérogames marines du Parc naturel marin des Glorieuses (devenu réserve nationale) et évaluation de leurs rôles fonctionnels pour les tortues marines, COPRA », en novembre 2018 (Ballorain et al., 2019). Les analyses physiologiques et les mesures morphologiques réalisées sur cet échantillon avaient pour objectif d'apporter des données complémentaires sur l'espèce *T. hemprichii* à l'échelle régionale.

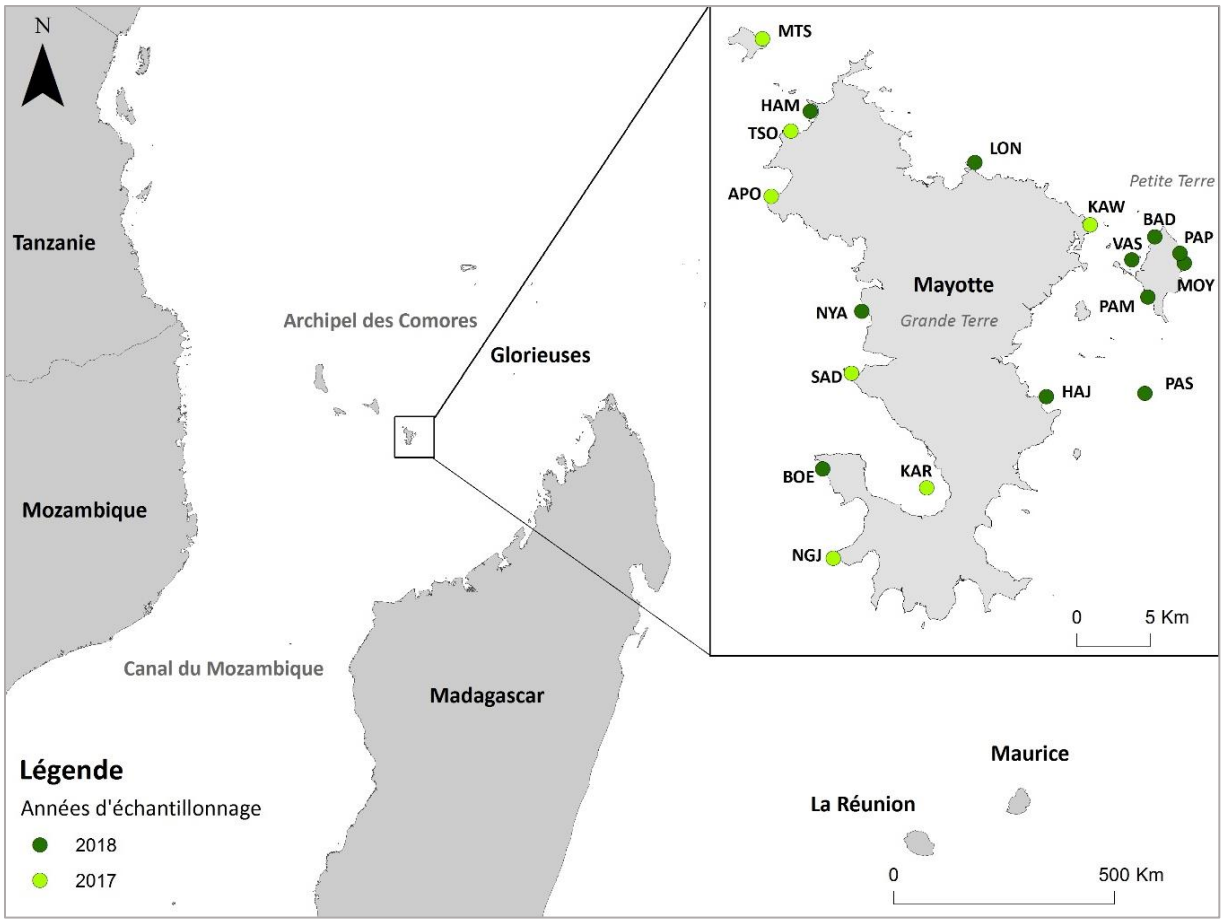


Figure 41. Localisation des stations d'étude, échantillonnées à Mayotte sur la période 2017-2018. BD Topo. Les codes des stations sont présentés dans le Tableau 13.

Tableau 13. Caractérisation des stations d'échantillonnage à Mayotte. Les pressions anthropiques présumées ont été estimées en fonction de la proximité et de l'intensité de la perturbation, en utilisant les données de pressions et à dire d'expert : faibles (bleu), modérées (jaune) et fortes (rouge). Abréviations des espèces : Th = *Thalassia hemprichii*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Cs : *Cymodocea serrulata*, Cr : *Cymodocea rotundata*, Hs = *Halophila stipulacea*, Ho = complexe *Halophila ovalis-minor*, Hw = *Halodule uninervis*. () : présence non confirmée. * données sur la période 2008-2012, source : CEDTM-Kélonia.

Station	Espèces de phanérogames marines	Distance à la côte (km)	Type de perturbations anthropiques locales (et niveau potentiel des pressions)	Abondance des tortues marines *
Passe en S (PAS)	Th, Hu, Ho	5 - 9	Isolement zone urbanisée (faibles)	300 - 400
Nyamba (NYA)	Th, Hu, Ho, Si, Cs	0,1	Isolement zone urbanisée (faibles)	300 - 400
M'stamboro (MTS)	Th, Hu, Ho, Si, Cr	5	Isolement zone urbanisée (faibles)	10 - 100
Apondra (APO)	Th, Hu, Ho, Si, Cs	0,1	Isolement zone urbanisée (faibles)	100 - 200
Papani (PAP)	Th, Hu, Ho, Si, Cs	0,1	Proximité zone urbaine (modérées)	10 - 100
Moya 2 (MOY)	Th, Hu, Ho, Si, Cs	0,2	Proximité zone urbaine (modérées)	300 - 400
N'Gouja (NGJ)	Th, Hu, Ho, Si	0,1	Eaux usées, activité de baignade (modérées)	200 - 300
Tsoha (TSO)	Th, Hu, Ho	0,1	Eaux usées (modérées)	10 - 100
Sada (SAD)	Th, Hu, Ho	0,3	Eaux usées (modérées)	10 - 100
Hamjago (HAM)	Th, Hu, (Ho), Si	0,5	Eaux usées (modérées)	10 - 100
Boueni (BOE)	Th, Hu, Ho, Si, Cs	0,2	Eaux usées (modérées)	300 - 400
Longoni (LON)	Th, Ho, (Cr)	0,2	Eaux usées, port (fortes)	10 - 100
Hajungua (HAJ)	Th, Hu, Ho, Hs	0,07	Eaux usées, exutoire (fortes)	10 - 100
Karoni (KAR)	Th, Hu, Ho, Si	1,2 - 1,8	Eaux usées, fond de baie (fortes)	0 - 10
Kaweni (KAW)	Th, Hu, So, Si	0,4	Eaux usées (fortes)	10 - 100
Plage des Badamiers (BAD)	Th, Hu	0,07	Eaux usées, rejet industriels (fortes)	10 - 100
Vasière des Badamiers (VAS)	Th, Hu, Ho	0,05	Eaux usées, proximité port (fortes)	0 - 10
Pamandzi (PAM)	Th, Hu	0,15	Eaux usées, proximité aéroport (fortes)	300 - 400

4.2. Protocole d'échantillonnage

4.2.1. Choix des paramètres à tester et des espèces indicatrices

Les réponses des herbiers aux pressions anthropiques ont été relativement bien étudiées au cours de la dernière décennie (Martínez-Crego et al., 2008 ; van Katwijk et al., 2011 ; Roca et al., 2016 ; Yang et al., 2018 ; **Chapitre 3**), notamment dans le cadre de la mise en œuvre de la DCE en Europe.

Les phanérogames marines, en particulier les espèces pérennes à taux de renouvellement long, sont connues pour intégrer les conditions environnementales dans leurs tissus (Fourqurean et al., 1997). Ainsi, les teneurs en carbone (C), azote (N), phosphore (P), les éléments traces et les rapports isotopiques du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$) dans les feuilles et les rhizomes des phanérogames marines constituent des paramètres clés de diagnostic. Ils fournissent des informations à court terme mais également intégratives dans le temps sur les conditions dans les sédiments et dans la colonne d'eau (Burkholder et al., 2007 ; Finlay et Kendall, 2007 ; Holmer et al., 2016). Ils renseignent, dans une certaine mesure, sur l'état de santé des herbiers (p. ex. l'accumulation de certains éléments traces métalliques peut affecter la santé des herbiers (Prange et Dennison, 2000). Ils permettent de détecter ces enrichissements bien avant que ces changements ne se traduisent dans les niveaux supérieurs de l'écosystème (p. ex. structurels, **Chapitre 3**) (Lepoint et al., 2004). C'est pourquoi ces paramètres sont considérés comme des indicateurs d'alerte précoce (*early warning indicators*), répondant de manière rapide et ciblée aux enrichissements en nutriments et polluants (**Chapitre 7**). Ainsi, nous émettons l'hypothèse que la mesure de ces **paramètres physiologiques** (§ 4.3.6.) pourrait renseigner sur le degré d'influence anthropique lié à la dégradation de la qualité de l'eau pour les zones étudiées. Enfin, ces données permettront d'évaluer si les stations retenues sont positionnéees sur des sites suffisamment contrastés pour répondre aux problématiques posées.

Considérant sa croissance lente et sa large distribution à l'échelle des secteurs d'étude (p.ex. Vaslet et al., 2013 ; Dedeken et Ballorain, 2015), le genre *Thalassia* a été retenu comme principal indicateur pour les mesures morphologiques et les analyses physiologiques. En effet, *Thalassia* est un genre commun des régions tropicales et subtropicales. Dans la biorégion tropicale de l'Atlantique, *T. testudinum* est présente entre les latitudes 9°S et 32°N. Dans de nombreux secteurs des Caraïbes, elle consitue l'espèce dominante (van Tussenbroek et al., 2006 ; van Tussenbroek et al., 2010 ; van Tussenbroek et al., 2014 ; Le Moal et al., 2015). Dans la biorégion Indo-Pacifique, l'aire de répartition de *T. hemprichii* s'étend entre les latitudes 28°S et 32°N (Spalding et al., 2003 *in* van Tussenbroek et al., 2006). Elle peut former des herbiers monospécifiques et dominer dans les herbiers mixtes (p. ex. Duarte et al., 1997 ; Rollon et al., 1999 ; Ballorain et Dedeken, 2015 ; Ballorain et al., 2019) ou être peu représentée parmi les espèces de phanérogames marines (p. ex. Birch et Birch, 1984 ; Brouns et Heijs, 1985 *in* van Tussenbroek et al., 2006 ; Ballorain et Dedeken, 2015).

Les espèces opportunistes et colonisatrices *Syringodium filiforme* (Antilles) et *Halodule uninervis* (Mayotte) présentes en association avec les *Thalassia* ont également été collectées afin d'étudier la réponse de ces paramètres selon les espèces.

Les paramètres considérés au « **niveau individuel** » de l'écosystème (p. ex. la morphologie des plantes, la biomasse foliaire et la présence de nécrose), ou « **structurel** » (p. ex. densité des plants, recouvrement de l'herbier) sont génériques et représentent des éléments clés de la description du

système (Carruthers et al., 2003). Ainsi, ces paramètres ont été sélectionnés (§ 4.3.7. et § 4.3.8.). Ils sont sensibles aux augmentations de la charge en nutriments et à la baisse d'irradiance résultant de la turbidité, mais leur réponse peut se traduire de manière non linéaire sur une période étendue pouvant aller jusqu'à plusieurs années (Duarte, 1995 ; Hauxwell et al., 2001 ; Burkholder et al., 2007).

Un ensemble de **paramètres paysagers**, tels que la fragmentation et le recouvrement linéaire des herbiers ont également été relevés (§ 4.3.8.), car ils sont utiles pour renseigner sur les processus hydrodynamiques ou les perturbations physiques qui les affectent (Patriquin, 1975 ; Demers et al., 2013 ; Abadie et al., 2015, 2016 ; Deter et al., 2017).

Les **communautés végétales et animales associées** aux herbiers ont également été documentés. La macrofaune benthique associée aux herbiers est liée aux caractéristiques de l'habitat et du substrat, et peut être affectée par des changements des conditions environnementales ou de la structure de l'habitat (Cambridge et McComb, 1984 ; Boström et al., 2006 ; McCloskey et Unsworth, 2015). En outre, la présence de certains herbivores peut influencer les caractéristiques des herbiers marins (Heck et Valentine, 1995 ; Alcoverro et Mariani, 2002 ; Valentine et Duffy, 2006 ; **Chapitres 3** et **6**). Les informations sur leurs abondances peuvent ainsi apporter des compléments utiles pour l'analyse de ces paramètres structuraux. La prolifération d'algues non fixées dans les zones côtières peu profondes est une conséquence fréquente de l'augmentation de l'azote dans la colonne d'eau (Duarte, 1995 ; Burkholder et al., 2007). C'est pourquoi la composition taxonomique et la couverture des macroalgues sont relevées. De plus, les conditions d'eutrophisation peuvent également conduire à une augmentation de la charge en épiphytes et à une modification de sa composition taxonomique (Frankovich et Fourqurean, 1997 ; Martínez-Crego et al., 2008, Zhang et al., 2014 ; Prado, 2018). C'est pourquoi, un ensemble de mesures des épiphytes (composition taxonomique, couverture et charge) est réalisé afin d'évaluer leur pertinence comme biodindicateurs pour les zones étudiées et la meilleure façon de les collecter.

L'analyse **des sédiments**, et notamment des caractéristiques granulométriques et de la teneur en matière organique, fournit des informations descriptives sur le fonctionnement écologique et peut révéler un changement dans les apports terrigènes (Erftemeijer, 1994 ; Tomasko et al. 1996 ; Bainbridge et al., 2018). Ces caractéristiques peuvent également expliquer la distribution des herbiers marins (De Falco et al., 2000). De plus, la composition sédimentaire en carbonates de calcium influence la disponibilité des nutriments présents dans le sédiment (Erftemeijer, 1994 ; Morillo et al., 2004 ; Burkholder et al., 2007). Néanmoins, il a été mis en évidence que les paramètres sédimentaires ne sont pas les plus utiles pour attester de l'anthropisation du milieu (van Katwijk et al., 2011 ; Roca et al., 2015 ; Holmer et al., 2016). C'est pourquoi, dans le cadre de ces études, ils sont utilisés principalement pour la caractérisation des sites. La turbidité de l'eau, liée aux phénomènes de sédimentation et/ou d'eutrophisation, est un facteur clé modifiant l'abondance et la distribution bathymétrique en

profondeur des phanérogames marines (Burkholder et al., 2007 ; Ralph et al., 2007 ; Krause-Jensen et al., 2008 ; **Chapitre 3**). Ainsi des mesures reflétant la **turbidité de l'eau** ont également été réalisées. Ainsi le choix des paramètres et les hypothèses basés sur la littérature doivent être validés pour la région d'étude (Martínez-Crego et al., 2008 ; Marbà et al., 2013). C'est pourquoi ces paramètres aux spécificités complémentaires et répartis dans les différents compartiments (allant de la physiologie végétale à l'écosystème des herbiers marins) (Tableau 14) ont été retenus pour être testés *in situ*, et, constituer l'ensemble du jeu de données. L'objectif est de disposer d'un panel de paramètres répondant aux perturbations anthropiques et permettant de décrire le fonctionnement écologique de l'herbier. L'hypothèse est faite qu'avec la mise en œuvre d'une approche holistique, il sera possible de sélectionner les paramètres les plus pertinents à intégrer dans les indicateurs multimétriques, fréquemment utilisés pour leur robustesse pour la bioindication (**Chapitres 7** et **8**) ou le suivi de l'état de santé des herbiers (Wood et Lavery, 2000 ; Romero et al., 2007 ; Arthur et al., 2008). Comme il est difficile de disposer d'informations fines sur les sources et l'intensité des perturbations (§ 4.3.4.2.), nous estimons que la mutualisation de toutes ces données permettra par ailleurs d'évaluer les conditions environnementales a posteriori.

Tableau 14. Liste des paramètres mesurés et temps de réponse (représenté par le gradient de couleur de la flèche.)

Temps de réponse

Niveau d'organisation	Paramètres	Objectifs
Physiologique et biologique	Teneur en nutriments (CNP), isotopes ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) et éléments traces (Cd, Cr, Cu, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb, Zn) dans les tissus des phanérogames marines	**Caractérisation de l'environnement, anthropisation**
Individu	Caractérisation morphologique de la plante (longueur et largeur de la feuille et de la gaine, type de feuille, morphes), nécroses	**Caractéristiques morphologiques**
Population	Richesse spécifique, densité et recouvrement des phanérogames marines, biomasse foliaire, présence de fleurs ou de fruits, type de rhizomes, relief, fragmentation	**Intégrité structurelle de l'herbier**
Communautés	Taxon et recouvrement en macroalgues, épiphytes (type, biomasse et recouvrement), faune benthique associée, bioturbation	**Service écosystémique, valeur patrimoniale, anthropisation**
Substrat et sédiment	Couverture et type de substrat, taux de matière organique, granulométrie (taux de pélites), taux de carbonates	**Caractérisation de l'environnement, anthropisation**
Colonne d'eau	Turbidité et matière en suspension	**Caractérisation de l'environnement, anthropisation**

4.2.2. Description de la station d'étude et des méthodes utilisées

4.2.2.1. L'échantillonnage

Le plan d'échantillonnage a été adapté à partir des protocoles Seagrass-Watch (McKenzie et al., 2001) et SeagrassNet (Short et al., 2006a) et est conforme aux dernières préconisations du groupe de travail national sur les herbiers d'outre-mer (GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017). Ce protocole permet de s'adapter à la majorité des types d'herbiers rencontrés (excepté les plants épars de phanérogames).
Ces protocoles combinent les méthodes du *Line Intercept Transect* (*LIT*), du transect couloir (*Belt*), et des quadrats, (p. ex. Burdick et Kendrick, 2001 ; Irving et al., 2013 ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017).
L'acquisition des données et des échantillons dans chacune des stations a été réalisé le long de trois transects linéaires de 50 mètres, matérialisés par des rubans gradués dont les extrémités sont géolocalisées. Les transects sont positionnés (dans la mesure du possible) selon une orientation perpendiculaire au trait de côte et sont espacés d'une distance de 10 à 25 mètres en fonction de l'étendue de l'herbier. Des quadrats de tailles variables (voir plus loin) sont positionnés de part et d'autres des transects (Figure 42A). Les observations sont complétées par des prélèvements de phanérogames marines, de sédiment et d'eau afin de documenter l'ensemble des paramètres ciblés (Figure 42AE). En fonction des conditions de marées et de profondeurs des herbiers étudiés, l'échantillonnage est réalisé en plongée autonome et occasionnellement en palme masque tuba ou à pieds. Selon les territoires et les types d'herbiers, entre deux et quatre personnes sont nécessaires sur le terrain pour la mise en œuvre du protocole de collecte.

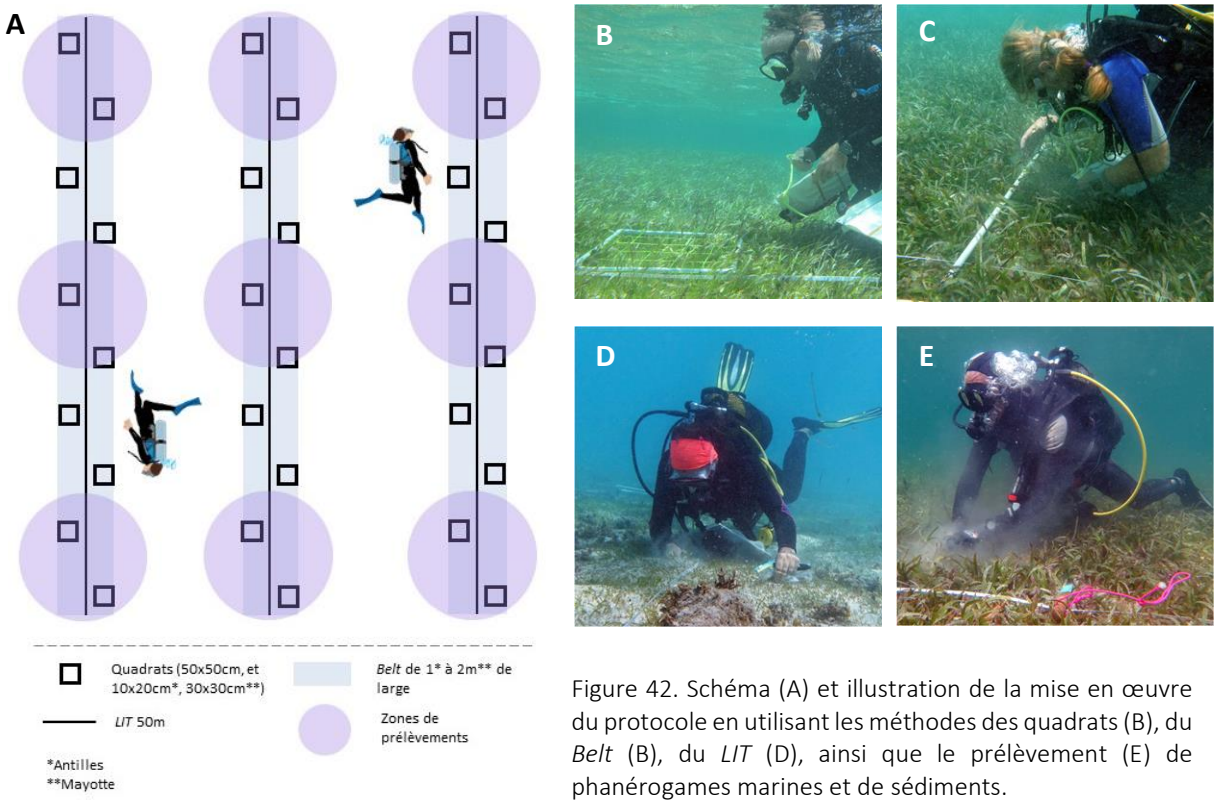


Figure 42. Schéma (A) et illustration de la mise en œuvre du protocole en utilisant les méthodes des quadrats (B), du *Belt* (B), du *LIT* (D), ainsi que le prélèvement (E) de phanérogames marines et de sédiments.

4.2.2.2. *Méthodes d'échantillonnage utilisées* in situ

- **Le transect linéaire (*Line Intercept Transect* ou *LIT*)**

Cette méthode initialement développée pour l'étude du recouvrement et de la composition des prairies terrestres (Canfield, 1941) a ensuite été utilisée pour d'autres applications telles que pour l'étude et le suivi des espèces marines benthiques sessiles.

Le *LIT*, ici de 50 mètres, permet d'observer chaque changement le long d'un transect matérialisé par un ruban gradué et d'extraire des informations pour chaque paramètre retenu (estimation visuelle de la densité de l'herbier, recouvrement en herbiers & en cyanobactéries, fragmentation, type de substrat etc., Figure 43 ; Kerninon, 2012).

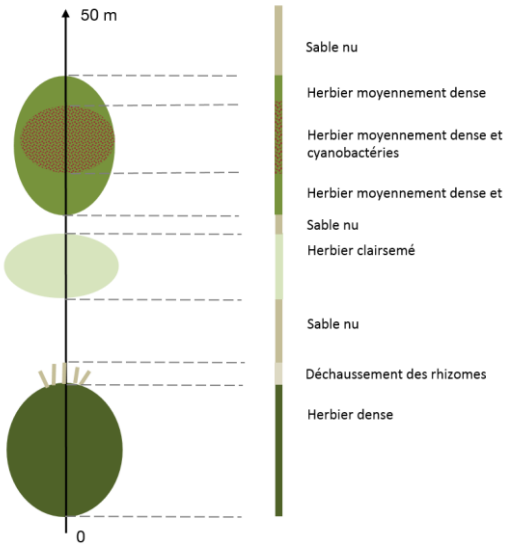


Figure 43. Illustration schématique des observations réalisées par la méthode du *LIT*.

- **Le transect couloir à largeur fixe (*transect Belt*)**

Le *Belt* correspond à un couloir d'une superficie de 50 m² (Antilles) à 100 m² (Mayotte) matérialisé par une bande de un à deux mètres de largeur de part et d'autre du transect de 50 mètres (Figure 44). Cette méthode permet d'effectuer des mesures d'abondances des différents taxons de la faune mobile et épigée de taille supérieure à 1 cm (p. ex. GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017).

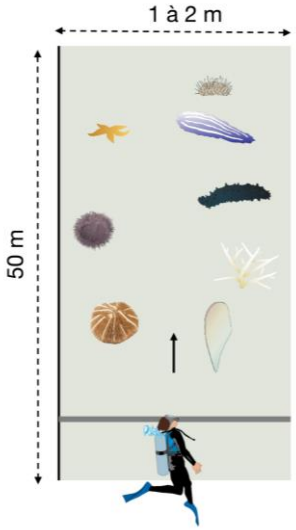


Figure 44. Illustration schématique du transect *Belt*.

- **Les quadrats**

Dans le cadre de ces études, deux types de quadrats sont utilisés, positionnés tous les cinq mètres le long du transect, soit 30 quadrats par station (Figure 42A). Pour les deux secteurs, les mesures des taux de recouvrement sont réalisées dans des quadrats maillés de 50 x 50 cm (McKenzie et al., 2000). Afin de tenir compte des spécificités locales, les mesures de densités de *T. testudinum* et de *S. filiforme* sont réalisées dans des quadrats de 10 x 20 cm (CARICOMP, 1994 ; Bouchon et al., 2003 ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017) pour les Antilles, et, dans des sous-quadrats de 30 x 30 cm dans les mailles du

quadrat de 50 x 50 cm à Mayotte, où les herbiers sont plus clairsemés, pour les comptages de *T. hemprichii*, *C. serrulat*a (seules les espèces robustes et pérennes sont comptées). A noter, le protocole mis en œuvre implique que sur certains types d'herbiers les valeurs obtenues dans les quadrats pour certains paramètres sont nulles (p. ex. densité de plants ou recouvrement). Pour ne pas biaiser les résultats et les analayses, ces valeurs ont été exclues (p. ex. Martínez-Crego et al., 2008).

- **Prélèvements biologiques et du sédiment**

Dix spécimens de *T. testudinum* et de *S. filiforme* (pour les Antilles) et 15 spécimens de *T. hemprichii* et d'*H. uninervis* (2018 uniquement), lorsqu'ils étaient présents, ont été collectés au début, au milieu et à la fin de chaque transect (trois zones de collecte par transect, neuf zones pour chaque station, Figure 42AE) selon une méthode adaptée de Martínez-Crego et al. (2008). Les échantillons de sédiments ont été collectés à l'aide de carottiers (trois cm de diamètre et cinq cm de long, avec des bouchons) dans la partie centrale de chaque transect. Les échantillons de phanérogames marines et de sédiments ont été immédiatement réfrigérés après leur collecte et avant leur traitement au laboratoire.

4.3. Protocole de préparation et d'analyse des échantillons

Le traitement et la préparation des échantillons de phanérogames marines en vue de leur analyse en laboratoire ont été réalisés dès le retour au laboratoire (§ 4.3.5.2. ; Figure 45). Les échantillons collectés sont débarrassés du sédiment et des détritus à l'eau de mer, puis rincés à l'eau distillée afin d'enlever le sel. Les épiphytes présents sur les feuilles sont retirés au scalpel avant le rinçage (§ 4.3.9.1.). Les phanérogames marines, les épibioses et les sédiments sont ensuite séchés à 60°C puis conditionnés dans des sachets zippés, contenant un sachet de silicagel pour maintenir les échantillons au sec jusqu'aux analyses. De retour à l'IUEM, les tissus végétaux sont lyophilisés, puis les feuilles sont pesées afin de déterminer la biomasse folaire. Le broyage des échantillons s'effectue à l'aide d'un broyeur planétaire avec des bols en agate (Pulverisette, 05.20, Fritsch). Les échantillons d'eau prélevés (à environ à 50 cm sous la surface) sont filtrés sur un réceptacle avec une pompe à vide manuelle.

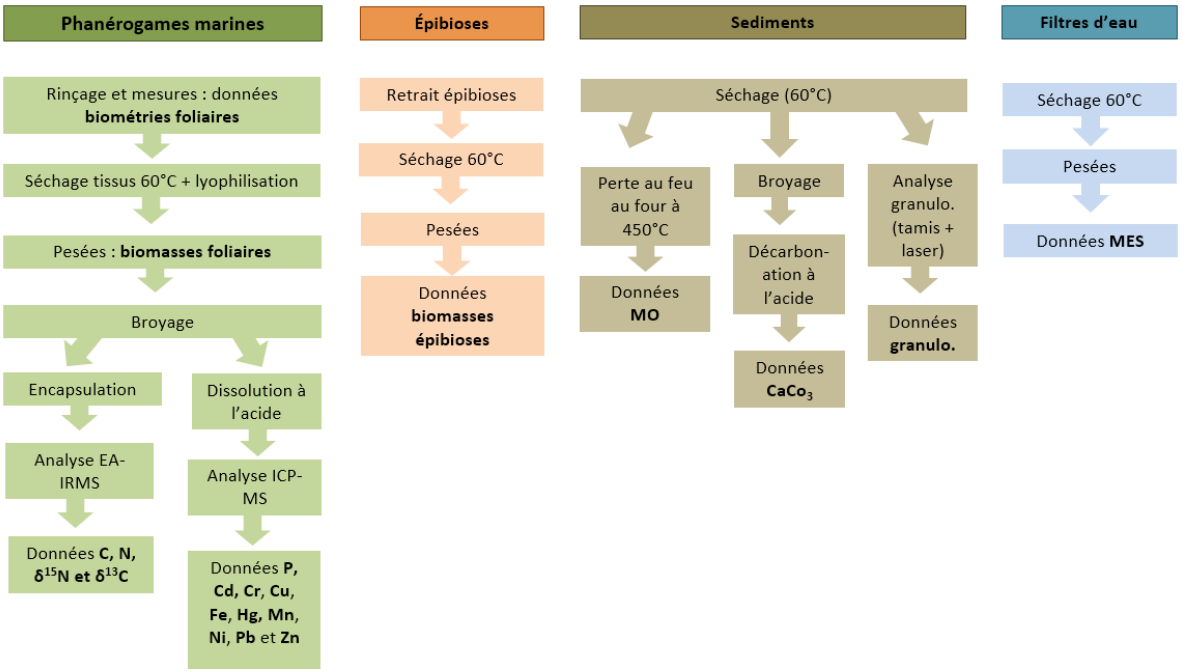


Figure 45. Synthèse des étapes du traitement des échantillons collectés.

4.3.1. Mesures physiologique et biochimique

4.3.1.1. Analyses des teneurs en carbone (C), azote (N) et des ratios isotopiques ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$)

L'utilisation des isotopes stables du carbone et de l'azote mesurés sur les herbiers ont de multiples applications (Lepoint et al., 2004) dont l'étude des réseaux trophiques (Vanderklift et Ponsard, 2003 ; Vaslet, 2015 ; Dromard et al., 2017). Lors du transfert des éléments au sein de l'écosystème et des réseaux trophiques, un fractionnement isotopique se produit en faveur de l'isotope lourd (^{13}C et ^{15}N) (Emmerton et al., 2001 ; Post, 2002). Les isotopes stables peuvent également être utilisés comme traceurs des variations locales et des conditions environnementales (Lepoint et al., 2004). Les compositions en $^{13}C/^{12}C$ et $^{15}N/^{14}N$ sont exprimées en pour mille (‰) par rapport aux niveaux de ^{13}C dans de la Pee Dee Belemnite (VPDB) et de ^{15}N dans l'air atmosphérique, selon l'équation suivante (où R correspond aux ratios isotopiques $^{13}C/^{12}C$ ou $^{14}N/^{15}N$) :

$$\delta^{13}\mathrm{C} \text{ ou } \delta^{15}\mathrm{N} = \left(\frac{\mathrm{R\ échantillon}}{\mathrm{R\ standard}}\right) - 1 \times 1000$$

Différents tests ont été réalisés pour valider le protocole adéquat pour les analyses isotopiques des tissus des phanérogames marines. L'étape de décarbonation par acidification est souvent considérée

comme un prérequis nécessaire, la présence de certains organismes calcaires pouvant contenir du carbone inorganique (HCO_{3^-}) et engendrer un biais dans la signature isotopique du $\delta^{13}C$ (Dufour et Gerdeaux, 2001). Cependant, de nombreuses études montrent un effet de l'acidification sur les valeurs $\delta^{15}N$ de divers organismes marins (Bosley et Wainright, 1999 ; Jacob et al., 2005 ; Jasmine et al., 2007), y compris les phanérogames marines (Bunn et al., 1995 ; Vafeiadou et al., 2013). Ainsi, afin d'évaluer la nécessité de décarbonater les échantillons prélablement aux analyses isotopiques, l'effet des résidus d'épibioses calcaires après le retrait des épibioses des feuilles sur les valeurs de $\delta^{13}C$ a été testé. Les résultats de ces tests ne révélant aucune différence de la signature du $\delta^{13}C$ entre les échantillons de feuilles de *T. testudinum* bruts et ceux traités par acidification (ANOVA, $p < 0,05$), les échantillons bruts ont été utilisés pour les analyses. Par ailleurs, des tests ont permis de définir la masse optimale pour l'analyse des échantillons, fixée à 1 mg de matière lyophilisée pour les feuilles et à 1,5 mg pour les rhizomes. Les échantillons finement broyés sont encapsulés dans une capsule en étain avant leur passage sur un analyseur élémentaire (Flash EA 2000, Thermo Scientific), couplé à un spectromètre de masse (Delta V+ et une interface conflo IV, Thermo Scientific) (Figure 46). Les analyses, réalisées au Pôle Spectrométrie Océan (PSO) de l'IUEM, permettent d'optenir en un seul passage les teneurs en carbone, azote et d'isotopes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$). Le coût de ces analyses EA-IRMS est compris entre 7 et 15 euros par échantillon.

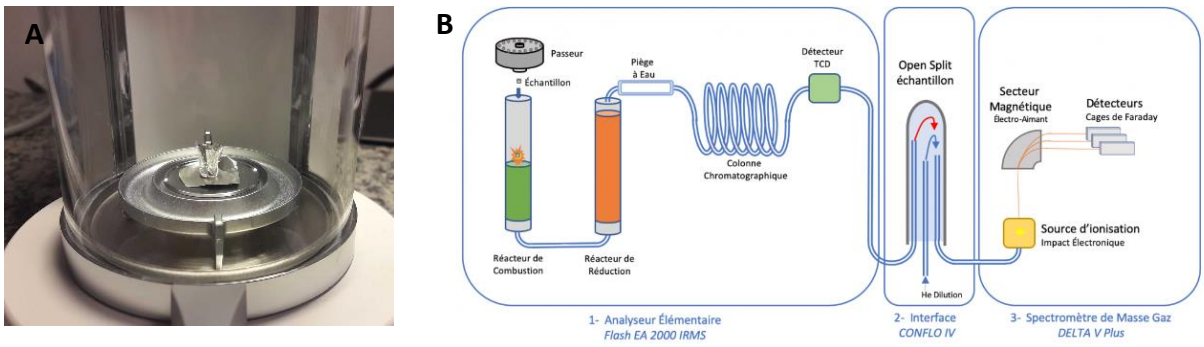


Figure 46. Pesée des échantillons (A) et fonctionnement de l'EA-IRMS du Pôle Spectrométrie Océan dans le cadre des analyses EA-IRMS (PSO) (B).

4.3.1.2. *Analyse du phosphore et des éléments traces (Cd, Cr, Cu, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb et Zn)*

Les teneurs en éléments traces métalliques dans les tissus des herbiers sont également de bons indicateurs de contamination du milieu (Richir et al., 2013 ; Richir et al., 2015 ; Lin et al., 2016). Pour mener à bien ces analyses, de nombreux essais préliminaires ont été nécessaires pour la mise au point du protocole optimal permettant de dissoudre correctement les échantillons avant l'analyse par spectrométrie de masse à plasma à couplage inductif sur (ICP-MS). Les teneurs en phosphore (P), cadmium (Cd), cobalt (Co), cuivre (Cu), plomb (Pb), fer (Fe), nickel (Ni), zinc (Zn), chrome (Cr), manganèse (Mn), cadmium (Cd) et mercure (Hg) ont été mesurées dans les feuilles et les rhizomes des plants. 250 mg de tissus broyés ont été calcinés à 500°C pendant 8 heures avant d'être digérés à 90°C avec une solution contenant du HNO_3 (65 %), du HCl (32 %) et du HF (40 %). Les mesures ont été effectuées par ICP-MS (ICP Q-MS-X série 2, Thermo Scientific) au sein de la plateforme d'analyse PSO (Figure 47). Les valeurs ont été corrigées à l'aide du matériel biologique de référence ERM-CD200 (*Fucus vesiculosus*, algue brune). Le BCR670 (*Lemna minor*, plante aquatique d'eau douce) a également été testé, mais les résultats, n'ont pas été concluants et ne sont donc pas pris en compte dans la correction des valeurs. Toutes les concentrations en éléments métalliques sont exprimées en $\mu g.g^{-1}$. Le coût de ces analyses ICP-MS est compris entre 4 à 10 euros par échantillon.

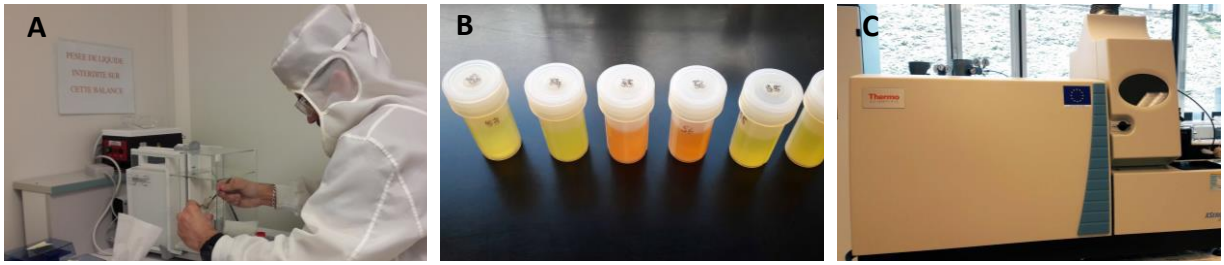


Figure 47. Illustration des différentes étapes pour l'analyse des éléments traces métalliques au sein du Pôle Spectrométrie Océan. A : pesée en salle blanche, B : échantillons mis en solution après traitement à l'acide pour la dissolution et C : passage des échantillons sur l'ICP-MS.

4.3.2. Compartiment biologique correspondant à l'échelle de la plante (individu)

L'ensemble des données à l'échelle de la plante, telles que les caractéristiques morphologiques (longueur et largeur de la feuille et de la gaine, type de feuille, le type de morphotypes pour *H. uninervis* (large ou fin ; Den Hartog, 1970 ; Kuo et Den Hartog, 2011) *;* Figure 48) et la présence de nécroses, a été relevé au retour du terrain (Figure 48B). Les échantillons sont mesurés à l'aide d'une

règle avec une précision de ± 0,5 mm (Figure 48A). Pour *T. testudinum* et *T. hemprichii*, l'indice de surface foliaire, *Leaf area index* (LAI, $m^2\ m^{-2}$) a été calculé en utilisant l'équation suivante:

$$\mathrm{LAI} = \frac{\mathrm{LL} \times \mathrm{LW} \times \mathrm{Lves}}{1\,000\,000} \times \mathrm{Shoots}$$

(avec *LL*: longueur des feuilles (mm), *LW* : largeur des feuilles (mm), *Lves* : nombre de feuilles par plants, *Shoots* : densité de pieds en m^2)

La biomasse foliaire a été évaluée par pesée de la masse sèche des feuilles après lyophilisation durant 24 à 48 heures.

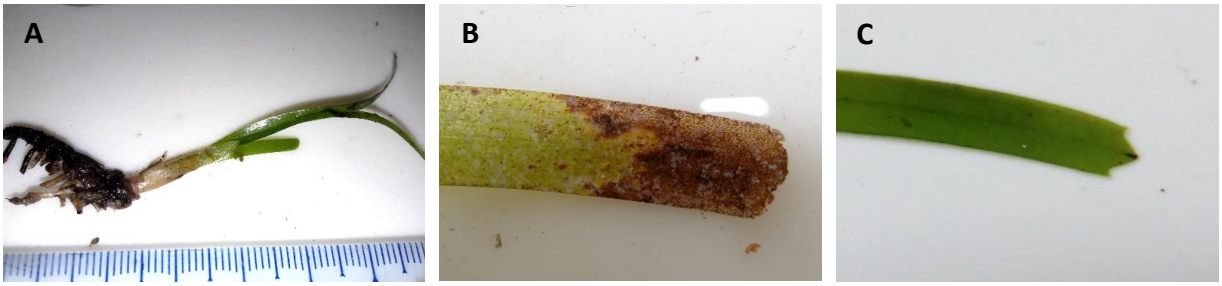


Figure 48. Illustration des mesures et relevés réalisés à l'échelle de la plante. A : mesures des caractéristiques foliaires, B : nécrose foliaire et C : Apex d'*Halodule uninervis* (morphe large).

4.3.3. Paramètres à l'échelle de la population (paramètres structuraux et paysagers)

Les paramètres renseignant sur la structure et sur la complexité de l'herbier, tels que la densité de pieds, le recouvrement en phanérogames marines, sont relevés directement sur le terrain par les méthodes du *LIT*, du *Belt* et des quadrats (McKenzie et al., 2000 ; Duarte et Kirkman, 2001 ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017). La densité en phanérogames marines correspond au nombre de plants pour une surface définie (en m^2) alors que le recouvrement correspond au pourcentage moyen (en projection verticale) de couverture du substrat par les feuilles, par rapport aux zones non couvertes.
Les paramètres paysagers descriptifs de l'herbier (p.ex. fragmention, recouvrement linéaire de l'herbier ; Figure 42 ; Figure 43) et les informations relevées sur le terrain sont ensuite numérisés et analysés au laboratoire.

4.3.4. Compartiment des communautés associées

4.3.4.1. *Epibioses foliaires*

Le relevé des différentes catégories d'épibioses et de leurs taux de recouvrement sur les feuilles sont réalisés après le terrain sur les plants frais ou après congélation (Kendrick et Lavery, 2001 ; Figure 49). Les épibioses de chaque lot de plants sont ensuite retirées au scalpel et déposées dans des piluliers pré-pesés. Les tubes sont ensuite séchés à 60°C pendant 48 heures puis pesés pour détermination de la biomasse sèche d'épibioses.

Figure 49. Illustration des différents types d'épibiontes présents sur les feuilles de *Thalassia hemprichii*. A : algues, B : foraminifères et C : pontes.

4.3.4.2. *Macroalgues et cyanobactéries*

La couverture en macroalgues et cyanobactéries a été estimée visuellement dans chaque quadrat (50 x 50 cm). Dans la mesure du possible, les principaux genres ont été identifiés *in situ*, le cas échéant les macroalgues ont été photographiées pour une identification ultérieure.

4.3.4.3. *Faune benthique*

La diversité de la macrofaune benthique a été évaluée à l'aide de dix quadrats de 50 x 50 cm (épifaune sessile) et du *Belt* (grande macrofaune). La richesse totale et les abondances des espèces des communautés faunistiques associées ont été calculées comme la somme des données recueillies à la fois dans les quadrats et sur les transects de la ceinture après rapportage des abondances au m². Une seule valeur de l'abondance est retenue pour les taxons relevés à la fois dans les quadrats et le *Belt*. Sur cette base, l'abondance, la richesse spécifique et l'indice de diversité de Shannon (H') (Shannon et Weaver, 1949) sont calculés comme suit :

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} p_i \log_2 p_i$$

(avec H' : indice de biodiversité de Shannon, i : une espèce du milieu d'étude, S : richesse spécifique, pi : proportion de l'espèce i par rapport au nombre total d'espèces (S) dans la station).

4.3.5. Paramètres abiotiques et données environnementales

4.3.5.1. Données du sédiment

Les sédiments sont prélevés par carottage au milieu de chaque transect, puis séchés à 60°C pendant 48 heures et conservés jusqu'aux analyses.

- **Granulométrie**

Le taux de pélites, correspondant aux argiles et limons de taille inférieure à 63 µm (Blott et Pye, 2001), est obtenu par analyse des sédiments par voie liquide selon la méthode laser (Figure 45). Les données ont été analysées à l'aide du logiciel Malvern V5.61. Une analyse par tamisage a également été effectuée afin de déterminer les différentes classes granulométriques.

- **Matières organiques**

Le taux de matière organique est déterminé selon la méthode de la perte au feu. La mesure de la masse séche (MSèche) est réalisée après 48 heures à l'étuve à 60°C. La masse des cendres (MCendres) est mesurée après 4 heures au four à 450°C. La différence de ces masses constitue la masse MSSC (= MSèche - MCendres). Le pourcentage de matière organique est obtenu par la formule suivante : MO (%) = MSSC x 100/MSèche.

- **Carbonates**

Différentes méthodes d'analyse des teneurs en carbonates de calcium dans les sédiments ont été investiguées : la méthode du Calcimètre de Bernard (mesure de la pression du volume de gaz libéré par traitement à l'acide), l'analyse au spectromètre de masse (type Gas Bench) et par décarbonatation (différence de masse après traitement à l'acide) (Jiang et al., 2019). Cette dernière méthode, simple, peu coûteuse et efficace a été retenue et est présentée ici. Le sédiment est préalablement broyé et homogénéisé à l'aide d'un broyeur à pilon mécanique afin de faciliter la réaction entre les particules et l'acide. Deux grammes de sédiments sont ensuite acidifiés avec 1 mol/L de HCl à température ambiante et agités mécaniquement jusqu'à la fin de la réaction suivante : $CaCO_3 + 2HCl \rightarrow CaCl_2 + CO_2$

+ H_20. L'HCl est ensuite retiré après centrifugation permettant de séparer le sédiment de la partie liquide. Les sédiments sont ensuite lavés à l'eau distillée, puis à nouveau centrifugés avant d'être séchés à l'étuve à 60°C. La différence entre la masse avant et après la réaction exprime la proportion de carbonates présente dans l'échantillon.

4.3.5.2. Données sur l'eau

- **Matière en suspension (MES)**

La MES est estimée à partir de la mesure des teneurs en particules fines en suspension dans l'eau. Pour cela, trois échantillons d'1L d'eau sont prélevés sous la surface au niveau de la zone d'étude. Ces trois volumes d'eau sont filtrés séparement sur un filtre de 47 mm de diamètre et d'une porosité de 0,7 µm (préalablement passés au four à 450°C) à l'aide d'une pompe à vide manuelle, couplée à un réceptacle. Les filtres sont séchés à 60°C et stockés dans des boîtes PetriSlide jusqu'à leurs pesées après passage au déssicateur. Les valeurs de MES sont exprimées en $g.L^{-1}$.

- **Turbidité de l'eau**

Un indice visuel de la turbidité de l'eau relevé *in situ*, basé sur une évaluation horizontale de la visibilité selon plusieurs classe est utilisé (Tableau 15).

Tableau 15. Présentation des classes définies pour l'évaluation visuelle horizontale de la turbidité.

Classement	Turbidité
1	Très faible : visibilité > 15 m
2	Faible : visibilité 15 – 10 m
3	Moyenne : 10 - 5 m
4	Importante : 5 - 1 m
5	Très importante : visibilité < 1 m

4.4. Analyses statistiques des données

Les différentes méthodes d'analyse statistiques utilisées sont présentées ci-après. L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec le Logiciel R v 3.0.2 (R Core Team, 2013 ; Tableau 16).

Tableau 16. Synthèse des analyses statistiques réalisées.

Compartiments	Paramètres	Analyses descriptives	Analyses statistiques univariées (études pressions-état)	Analyses statistiques multivariées (développement des indicateurs)
Herbiers	Teneur en nutriments (CNP), isotopes ($\delta^{13}C$, $\delta^{15}N$) et éléments traces (Cd, Cr, Cu, Fe, Hg, Mn, Ni, Pb, Zn) dans les tissus des phanérogames marines	✓	✓	✓
	Longueur et largeur des feuilles, types de feuilles et de morphes	✓	✓	✓
Epibioses	Taxons, taux de recouvrement et biomasses	✓	✓	✓
Faune et flore associées	Diversité et abondance de la faune benthique, taux de recouvrement des macroalgues, cyanobactéries et marques de broutage	✓	✓	✓
Sédiments	Matière organique, carbonate de calcium, granulométrie (pélites)	✓		
Eau	Indice de turbidité, matières en suspension	✓		

4.4.1. Analyses univariées

4.4.1.1. Analyses préliminaires

En préambule des analyses statistiques, l'homogénéité de la variance et la normalité de la distribution des données ont été évaluées. Cette évaluation a été réalisée visuellement et complétée par des tests statistiques. Les tests de **Levene** (échantillons de taille inférieure à 5 000) et d'**Anderson-Darling** (échantillons de taille supérieure à 5 000) ont été utilisés pour évaluer l'homogénéité de la variance des résidus. Le test de **Shapiro-Wilk** a été utilisé pour évaluer la normalité de distribution des données.

4.4.1.2. Comparaison de deux groupes

Lorsque les données suivent une loi normale, le test paramétrique de Student (**T test**) a été réalisé. Le test non paramétrique de **Wilcoxon** est utilisé lorsque les données ne respectent pas les conditions de normalité. Des régressions linéaires ont été effectuées pour calculer le coefficient de détermination (**R^2**) et la corrélation linéaire (**test de corrélation de Pearson**, **Cor**) entre deux paramètres.

4.4.1.3. Comparaison multiples

Seuls des tests paramétriques sont réalisés pour les analyses de comparaison multiples. Les données ne présentant pas une distribution normale ont été transformées en logarithmes. Des **ANOVA** (de un, deux et trois facteurs) ont été réalisées pour identifier les différences significatives de chaque paramètre entre les stations, les années et le gradient de pression anthropique potentiel. Lorsque l'ANOVA est significative entre les stations, une comparaison des moyennes des échantillons a été effectuée en utilisant le test de comparaison multiple **post-hoc de Tukey**.

4.4.2. Analyse multivariée

L'Analyse en Composante Principale (ACP) (Hotelling, 1933) permet d'explorer de manière multidimensionelle les variables quantitatives sélectionnées, de synthétiser les informations selon une matrice de données et d'identifier les redondances entre les variables (Legendre et Legendre, 1999). Ainsi, les paramètres montrant des différences significatives entre les stations y sont incorporés afin d'explorer les résultats de manière continue et d'identifier les paramètres les plus corrélés aux facteurs anthropiques (Romero et al., 2007 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Oliva et al., 2012 ; García-Marín et al., 2013 ; § 8.2. et 8.3.).

Chapitre 5

Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins des Antilles françaises sous influence anthropiques

Les résultats de ce chapitre ont fait l'objet d'une publication en révision pour la revue Marine Pollution bulletin présentée en Annexe 5 : Seagrass beds' response to anthropogenic pressures in the French Antilles: towards the development of integrated indicators for public policies

5.1. Introduction

La région des Caraïbes constitue un important réservoir de biodiversité (Miloslavich et al., 2010) où les herbiers marins sont bien représentés (Green et Short, 2003 ; Short et al., 2007 ; van Tussenbroek et al., 2010 ; Ifrecor, 2016). Tout comme la plupart des territoires de la région des Caraïbes, les Antilles françaises sont concernées par les nombreuses pressions induites par l'augmentation des activités humaines en zones côtières (Duarte, 2002 ; Green et Short, 2003 ; Rawlins et al., 1998 ; Wear et al., 1999 ; Diez et al., 2019 ; **Chapitre 2**). Depuis les années 2010, la région connaît par ailleurs des échouages massifs et récurrents de sargasses pélagiques le long des côtes (Thabart et Pouget-Cuvellier, 2014 ; van Tussenbroek et al., 2017 ; Wang et al., 2019). A cette pression devenue récurrente, s'ajoutera potentiellement une augmentation de l'intensité cyclonique (IPCC, 2018), comme en témoigne les dégâts occasionnés par le cyclone Irma en septembre 2017 sur les deux îles du nord des Antilles françaises : les mangroves de Saint-Martin (Walcker et al., 2019) et le trait de côte à Saint-Barthélemy (Pillet et al., 2019) ayant été fortement impactés.

L'identification des relations entre les sources et l'intensité des perturbations avec l'état écologique des habitats côtiers est essentielle dans le processus du développement d'outils méthodologiques pour le suivi et notamment le diagnostic des écosystèmes marins (Hering et al., 2006 ; Borja et al., 2008 ; Marbà et al., 2013). Ceci est particulièrement important car la sélection des paramètres descripteurs permettant de différencier les herbiers marins en bon état de ceux qui ne le sont pas peut être très subjective (Wood et Lavery, 2000 ; **Chapitre 7**). Afin de fournir des informations factuelles pour le choix des protocoles et la construction des indicateurs (**Chapitre 8**), les objectifs de ce chapitre sont multiples : (1) caractériser les herbiers à *T. testudinum* et à *S. filiforme*, dominants à l'échelle des Caraïbes, dans des conditions environnementales contrastées ; (2) évaluer les effets des pressions anthropiques locales (apports de nutriments, matières organiques, pollution métallique et sédimentation) sur plusieurs compartiments biologiques de l'écosystème formé par les herbiers ; (3) étudier la capacité de bioindication des deux espèces de phanérogames marines natives (*T. testudinum* et *S. filiforme*) et (4) apporter les éléments pour la sélection des paramètres les plus pertinents à retenir pour la construction des indicateurs en fonction des objectifs de gestion et des possibilités de mise en œuvre à l'échelle des territoires (**Chapitre 8**).

Les caractéristiques du secteur d'étude ainsi que la méthodologie mise en œuvre sont présentées dans le **Chapitre 4**. Par volonté de synthèse, parmi les 17 stations échantillonnées entre la Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy, 11 ont été sélectionnées pour être analysées dans ce chapitre. Les résultats, la discussion, les conclusions et les perspectives de cette étude sont ici présentés.

5.2. Résultats

5.2.1. Paramètres morphologiques, structuraux et paysagers

Les principales caractéristiques morphologiques et structurelles sont présentées sur la Figure 50 et dans le Tableau 17. La majorité des feuilles des plants de phanérogames dans les herbiers étudiés présente des marques de broutage (environ 30 %), à l'exception des échantillons prélevés à Marigot (MAR) (1,39 %), Petite-Terre (PTT) (2,91 %) et Colombier (COL) (3,54 %) (Tableau 17). Le pourcentage de feuilles nécrosées sur les plants de *T. testudinum* est significativement différent selon les stations et stable entre les deux années (Figure 50B).

A l'échelle des transects, la majorité des herbiers sont continus et peu fragmentés (Tableau 18), mais ils présentent un recouvrement spatialement hétérogène (Tableau 19). La densité moyenne de *T. testudinum* varie de 111,11 m^{-2} à 1 173,21 pieds m^{-2}. Les valeurs sont stables entre 2017 et 2018, excepté pour Passe à Colas (PCO) (ANOVA, $p < 0,01$) et Tintamarre (TIT) (ANOVA, $p < 0,001$; Figure 50D). Pour *S. filiforme*, la densité moyenne varie entre 300 et 2 897,62 pieds m^{-2} *S. filiforme* apparait en 2017 sur la station de Passe à Colas (PCO) (Figure 50E).

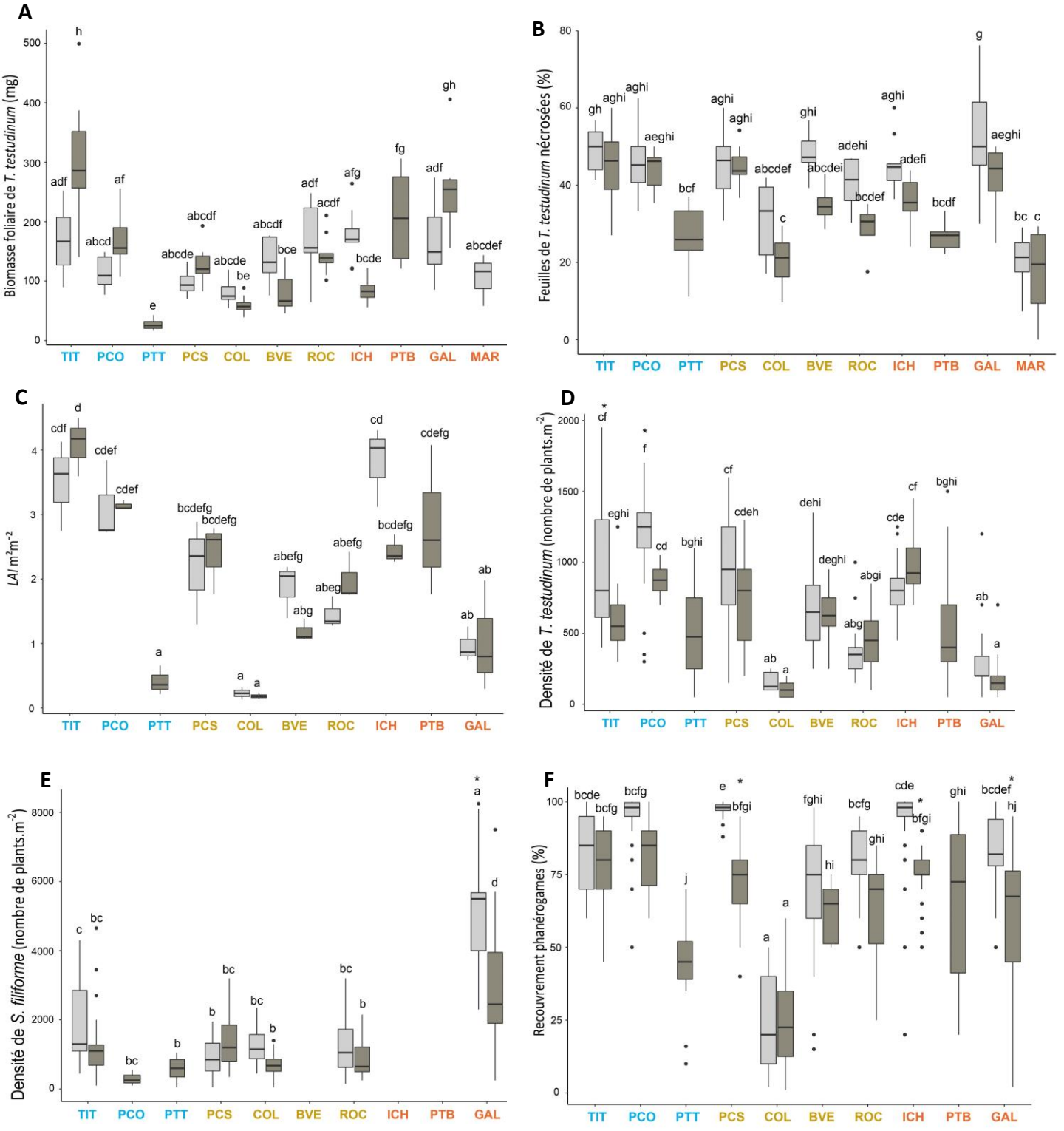


Figure 50. Caractéristiques morphologiques et structurelles des herbiers étudiés aux Antilles françaises en 2017 (boxplots en gris clair) et 2018 (boxplot en gris foncé). A : Biomasse foliaire de *Thalassia testudinum*, B : pourcentage de feuilles présentant des nécroses, C : *Leaf area index* (*LAI*) de *T. testudinum*, densité de pieds de *T. testudinum*, E : densité de pieds de *Syringodium filiforme*, E : recouvrement total en phanérogames marines. L'espèce *S. filiforme* n'est pas présente sur les stations ICH et PTB. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Tableau 17. Valeurs moyennes des caractéristiques morphologiques des feuilles de *T. testudinum* entre les deux années de prélèvement pour les stations concernées. Les lettres indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les paramètres et les années. * indique les différences significatives ($p < 0,05$) entre les années seulement. N/A : échantillons non disponibles. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Station	**Nombre de feuilles par plant**			**Longueur des feuilles (cm)**			**Largeur des feuilles (cm)**			**Surface foliaire (cm²)**			**Marques de broutage (%)**		
	2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017	2018	
Tintamarre	$3,12^{gi}$	$4,04^{k}$	*	$11,09^{cdh}$	$13,43^{e}$	*	$1,05^{b}$	$1,27^{n}$	*	$19,23^{ij}$	$27,52^{l}$	*	$19,73^{abef}$	$32,70^{bcdf}$	*
Passe à Colas	$2,88^{eh}$	$3,25^{cg}$	*	$10,67^{ch}$	$11,31^{cdh}$		$0,89^{deg}$	$0,99^{ci}$	*	$15,91^{fg}$	$17,98^{gi}$		$23,44^{abcef}$	$54,49^{d}$	*
Petite-Terre	N/A	$2,84^{e}$		N/A	$5,33^{g}$		N/A	$0,53^{m}$		N/A	$5,30^{e}$		N/A	$3,37^{a}$	
Petit Cul-de-sac	$2,6^{f}$	$2,93^{ehi}$	*	$9,97^{bh}$	$13,32^{e}$	*	$0,88^{dgh}$	$0,84^{ghk}$		$14,61^{fh}$	$18,51^{gi}$	*	$8,75^{ae}$	$29,20^{bcef}$	*
Colombier	$3,49^{abcd}$	$3,65^{dj}$		$8,27^{ab}$	$7,41^{a}$		$0,70^{a}$	$0,65^{a}$		$9,51^{abc}$	$8,61^{ab}$		$2,49^{a}$	$4,25^{a}$	
Bouée verte	$3,49^{abd}$	$3,26^{cg}$		$9,9^{bh}$	$7,1^{ag}$	*	$0,88^{dg}$	$0,83^{hjk}$	*	$13,67^{fh}$	$9,91^{bc}$	*	$9,22^{ae}$	$42,31^{cd}$	*
Rocher Créole	$3,37^{abc}$	$3,83^{jl}$	*	$12,87^{de}$	$12,09^{cde}$		$0,95^{fi}$	$0,94^{ef}$		$19,20^{ij}$	$17,39^{gi}$		$17,37^{abef}$	$34,01^{bcdf}$	*
Ilet Christophe	$3,37^{abc}$	$3,08^{ghi}$	*	$15,36^{f}$	$10,54^{ch}$	*	$0,92^{def}$	$0,78^{j}$	*	$22,21^{d}$	$13,55^{fh}$	*	$12,02^{aef}$	$28,86^{bcef}$	*
Petit-Bourg	N/A	$3,94^{kl}$		N/A	$13,61^{e}$		N/A	$1,03^{bc}$		N/A	$21,59^{dj}$		N/A	$42,08^{cd}$	
Galion	$2,69^{ef}$	$3,55^{ad}$	*	$12,48^{cde}$	$16,85^{f}$	*	$1,04^{bc}$	$1,14^{l}$	*	$23,47^{d}$	$31,34^{k}$	*	$34,94^{bcd}$	$34,40^{bcdf}$	*
Marigot	$3,27^{bcg}$	$4,09^{k}$	*	$6,78^{ag}$	$10,79^{cdh}$	*	$0,66^{a}$	$0,79^{jk}$	*	$6,81^{ae}$	$12,13^{ch}$	*	0^{a}	$3,81^{ae}$	*

Tableau 18. Fragmentation des herbiers. N/A : données non disponibles (pas d'échantillonnage). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Station	**Fragmentation (%)**	
	2017	2018
Tintamarre	0	7,87
Passe à Colas	0	0
Petite-Terre	N/A	6,53
Petit Cul-de-sac	0	2,2
Colombier	0	4,87
Bouée verte	0	10
Rocher Créole	0	0
Ilet Christophe	0	4,47
Petit-Bourg	N/A	0
Galion	N/A	N/A
Marigot	NA	N/A

Tableau 19. Recouvrement relatif des phanérogames marines (%) (moyenne des valeurs de 2017 et 2018 ± écart-type) par espèce. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Station	***T. testudinum* (%)**	***S. filiforme* (%)**	***H. stipulacea* (%)**	***H. wrightii* (%)**
Tintamarre	81,92 ± 20,03	18,08 ± 20,03	0	0
Passe à Colas	99,25 ± 3,63	0,75 ± 3,63	0	0
Petite-Terre	42,6 ± 28,16	20,66 ± 16,12	0	36,75 ± 31,78
Petit Cul-de-sac	62,04 ± 24,04	37,97 ± 24,04	0	0
Colombier	3,33 ± 9,87	96,52 ± 9,85	0,14 ± 0,72	0
Bouée verte	100,00 ± 0,00	0	0	0
Rocher Créole	49,83 ± 31,20	50,17 ± 31,20	0	0
Ilet Christophe	100,00 ± 0,00	0	0	0
Petit-Bourg	90,53 ± 24,96	0	9,47 ± 24,96	0
Galion	18,29 ± 22,72	77,97 ± 27,34	1,89 ±13,74	1,85 ± 13,46

Tableau 20. Résultats de l'ANOVA à trois facteurs évaluant l'effet simultané du gradient de pressions anthropiques présumé, de la station et de l'année sur les paramètres structuraux et morphologiques F. Les valeurs p sont représentées par des astérisques : *** p < 0,001, ** p < 0,01, * p < 0,05. F : feuilles, Tt : *Thalassia testudinum*, Sf : *Syringodium filiforme*, Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : test F.

		Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
Paramètres structuraux	**Recouvrement total phanérogames marines**					
	Pression	1	96	96	0,390	***
	Station	8	182118	22765	92,185	***
	Année	1	18295	18295	74,086	***
	Densité Tt					
	Pression	1	3558570	3558570	48,685	***
	Station	8	25572649	3196581	43,733	***
	Année	1	1169249	1169249	15,997	***
	Densité Sf					
	Pression	1	216015157	216015157	253,46	***
	Station	5	186202703	37240541	43,70	***
	Année	1	24836810	24836810	29,14	***
Paramètres morphologiques	**Taux de nécroses F Tt**					
	Pression	1	96	96	0,390	***
	Station	8	182118	22765	92,185	***
	Année	1	18295	18295	74,086	***
	Taux de broutage F Tt					
	Pression	1	325	325	2,669	ns
	Station	9	22864	2540	20,862	***
	Année	1	10256	10256	84,221	***
	LAI Tt					
	Pression	1	180367	20041	76,204	***
	Station	9	18380	18380	69,889	***
	Année	7	8710	1244	4,732	***
	Biomasse F Tt					
	Pression	1	8651	8651	4,776	*
	Station	9	427707	47523	26,240	***
	Année	1	2991	2991	1,652	ns
	Longueur F Tt					
	Pression	1	3848	3848	106,837	***
	Station	9	30439	3382	93,905	***
	Année	1	175	175	4,861	*
	Largeur F Tt					
	Pression	1	0,93	0,926	30,83	***
	Station	9	149,06	16,563	551,21	***
	Année	1	0,85	0,850	28,28	***
	Surface F Tt					
	Pression	1	4017	4017	56,09	***
	Station	9	196440	21827	304,77	***
	Année	1	1463	1463	20,43	***
	Nombre de feuilles par plant Tt					
	Pression	1	14,4	14,42	28,21	***
	Station	9	524,4	58,27	114,01	***
	Année	1	148,9	148,86	291,28	***

5.2.2. Paramètres physiologiques : ratio des isotopes stables, teneur en nutriments et en éléments traces dans les tissus des herbiers marins

Par objectif de synthèse, bien que les feuilles et les rhizomes aient été analysés, les résultats des feuilles sont principalement discutés.

Les valeurs obtenues en $\delta^{13}C$ pour les feuilles de *T. testudinum* varient entre -12,50 et -6,60 ‰ (Figure 51A). Les valeurs pour les feuilles et les rhizomes sont fortement corrélées ($R^2 = 0,61$, $p < 0,001$, Figure 52A). Les valeurs de $\delta^{15}N$ varient entre -2,73 et 9,41 ‰ dans les feuilles de *T. testudinum*. Il n'y a pas de différence significative entre les deux années pour le rapport isotopique (Figure 51AB). La corrélation entre les deux parties de la plante est également positive et significative pour $\delta^{15}N$ ($R^2 = 0,54$, $p < 0,001$, Figure 52A). Pour les stations situées dans des zones à faible impact, les signatures de $\delta^{15}N$ sont relativement stables (moyenne = 1,40 ± 0,71 ‰) alors qu'elles sont nettement plus hétérogènes pour les stations considérées comme fortement anthropisées (moyenne = 3,89 ± 2,27 ‰). L'amplitude des valeurs de $\delta^{15}N$ analysées dans les feuilles de *S. filiforme* est également étendue (de -1,62 à 6,56 ‰ ; Tableau 24) et fortement corrélée à la teneur de $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *T. testudinum* ($R^2 = 0,56$, $p < 0,001$; Figure 52B).

La teneur en azote des feuilles de *T. testudinum* varie de 1,20 à 2,80 % et est relativement stable au cours des deux années, excepté dans les échantillons de Colombier (COL) et de Marigot (MAR) ($p < 0,001$, Figure 51C). Les valeurs en azote dans les feuilles de *T. testudinum* (Figure 51C) et de *S. filiforme* (ANOVA, $p < 0,001$, Tableau 24) sont significativement plus élevées au niveau de l'île de Petite-Terre (PTT), par rapport à d'autres stations plus isolées de l'influence anthropique, telles que Tintamarre (TIT) et Passe à Colas (PCO). Pour *T. testudinum*, l'azote présente un taux en moyenne 41 % plus élevé dans les feuilles que dans les rhizomes. Les teneurs en phosphore dans les feuilles de *T. testudinum* se situent entre 0,11 et 0,34 % et sont également stables entre les deux années, excepté pour les échantillons de l'Ilet Christophe (ICH) et de Marigot (MAR) ($p < 0,001$, Figure 51E).

La plupart des éléments traces métalliques étudiés chez *T. testudinum* ont montré des variations spatiales. Les valeurs de manganèse dans les feuilles ont généralement augmenté le long du gradient de pressions anthropiques présumées (min : 6,08 $\mu g.g^{-1}$, max : 398,76 $\mu g.g^{-1}$; Figure 51F ; Tableau 23) et sont cohérentes entre les deux périodes d'échantillonnage, excepté dans les échantillons de Petit-cul-de Sac (PCS), Ilet Christophe (ICH), Galion (GAL) et Marigot (MAR) ($p < 0,001$). Les teneurs en fer (Figure 51G) et zinc (Figure 51H) des feuilles sont stables au cours du temps mais montrent des différences significatives entre les stations les moins et les plus exposées aux pressions (p. ex. Tintamarre *vs* Marigot) (Figure 51G, Figure 5H). Les valeurs en cuivre révèlent des variations

interannuelles pour la plupart des stations et aucune tendance significative n'a été observée le long du gradient (Tableau 23 et Tableau 25) ce qui nous amène à les exclure pour la suite des analyses. De même, le mercure n'est pas détectable (concentration inférieure à 0,01 µg.g^{-1}) et il n'y a pas de différence significative dans la teneur en chrome et nickel (ANOVA, $p > 0,05$; Tableau 23 ; Tableau 25) pour tous les échantillons, ce qui nous a conduit à les exclure également. Nos résultats ont également mis en évidence que le manganèse, le nickel et le cadmium sont plus abondants dans les feuilles que dans les rhizomes (Figure 51I ; Figure 51F ; Tableau 23 ; Tableau 25).

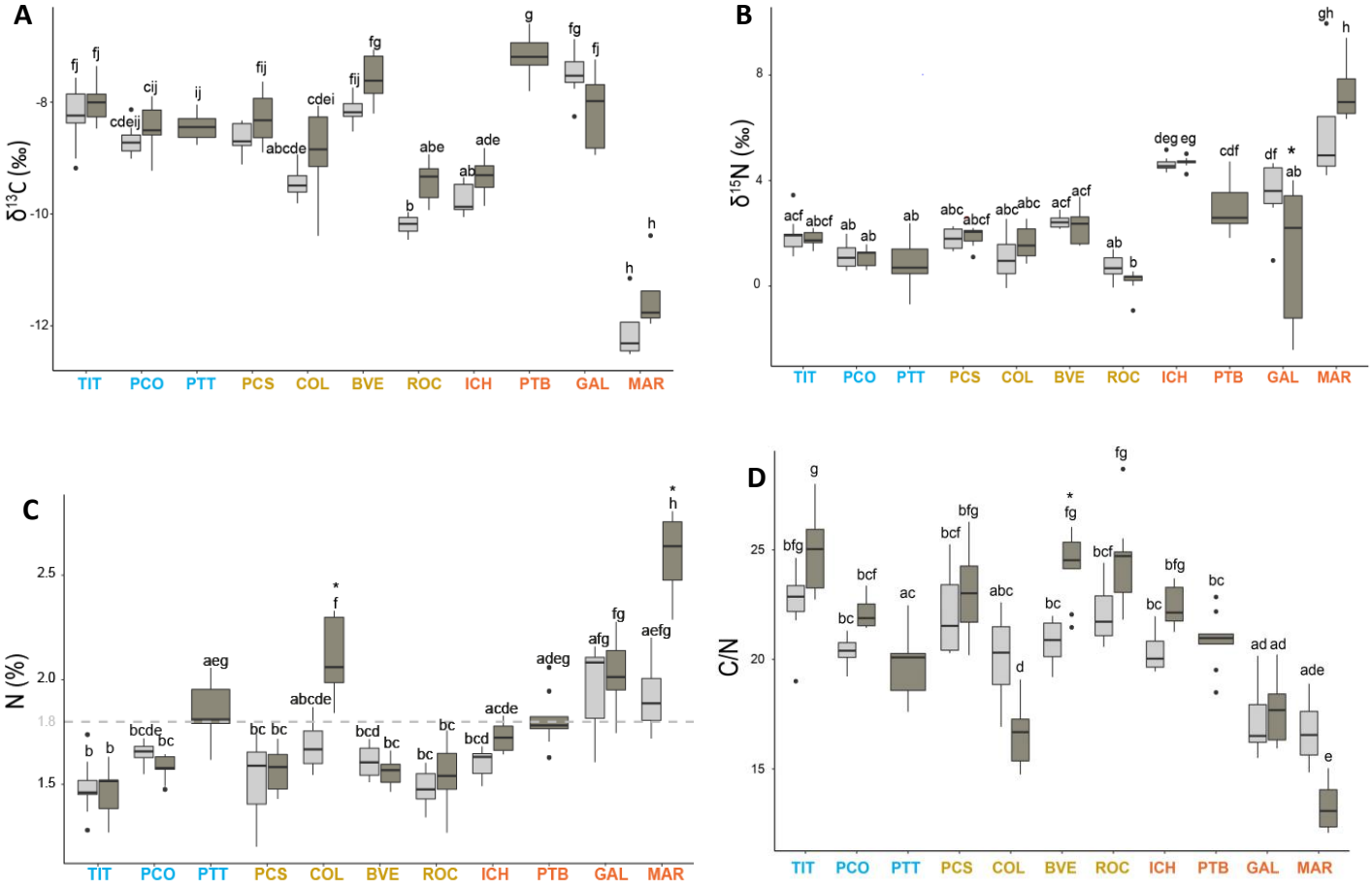


Figure 51. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cadmium (I) et du plomb (J), dans les feuilles de *Thalassia testudinum* en 2017 (en gris clair) et en 2018 (gris foncé). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les boxplots. * indique des différences significatives ($P < 0,05$) entre les deux années d'échantillonnage. La ligne pointillée sur les figures C et E indique le seuil global de limitation des nutriments (N < 1,8 % et P < 0,2 %) selon Duarte (1990). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

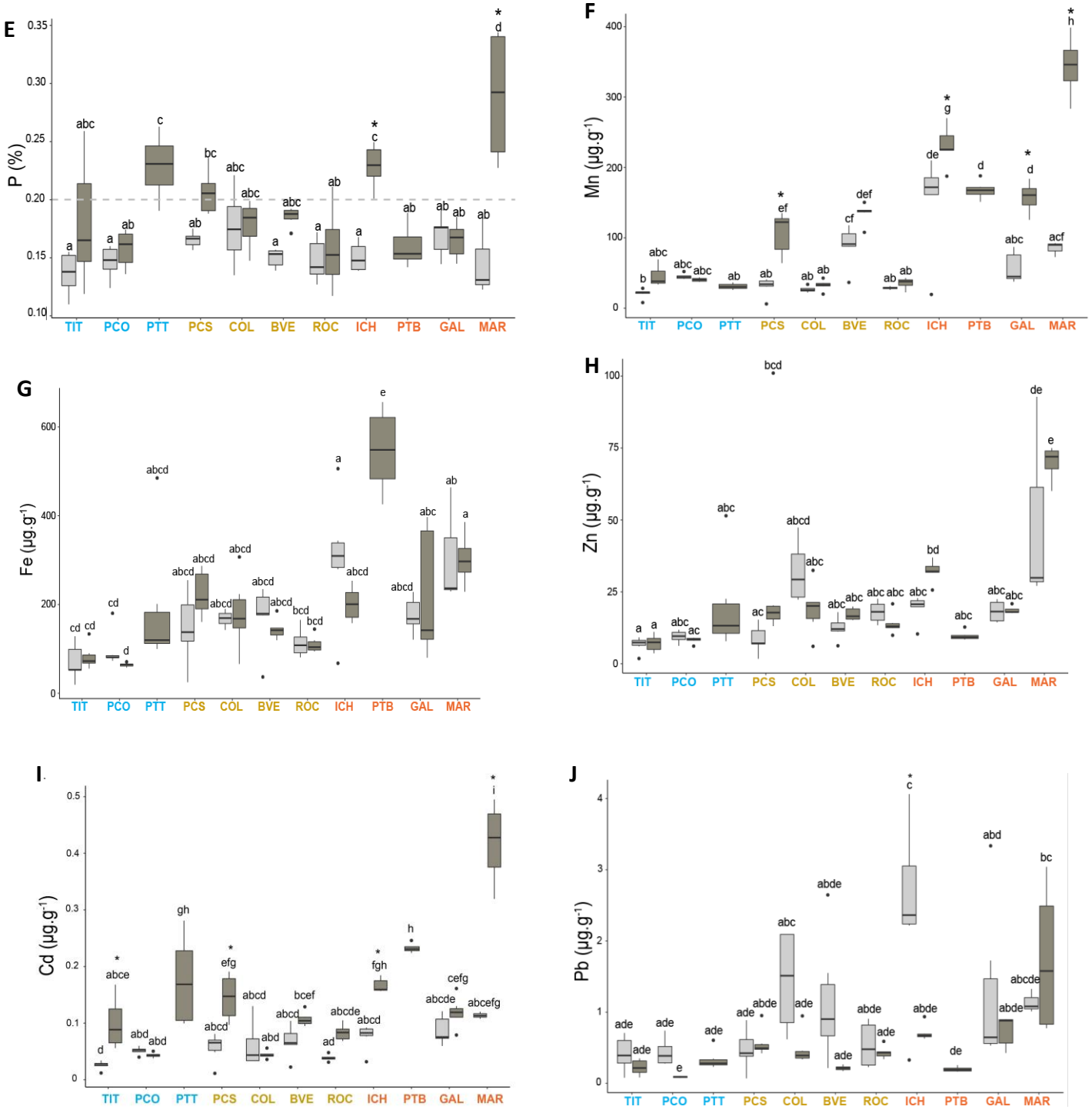


Figure 51 (fin). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cadmium (I) et du plomb (J), dans les feuilles de *T. testudinum* en 2017 (en gris clair) et en 2018 (gris foncé). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les boxplots. * indique des différences significatives ($p < 0,05$) entre les deux années d'échantillonnage. La ligne pointillée sur les figures C et E indique le seuil global de limitation des nutriments (N < 1,8 % et P < 0,2 %) selon Duarte (1990). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Tableau 21. Résultats de l'ANOVA à trois facteurs évaluant l'effet simultané du gradient de pressions anthropiques présumées, de la station et de l'année sur les paramètres physiologiques (feuilles de *Thalassia testudinum*). Les valeurs p sont représentées par des astérisques : *** p < 0,001, ** p < 0,01, * p < 0,05.

Paramètre	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	Paramètre	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
δ^{13}C F Tt						**Fe F Tt**					
Pression	1	7,22	7,219	70,189	***	Pression	1	20,767	20,767	232,198	***
Station	9	151,54	16,838	33,522	***	Station	9	8,323	0,925	10,340	***
Année	1	3,30	3,302	16,395	***	Année	1	0,140	0,140	1,565	
δ^{15}N F Tt						**Ni F Tt**					
Pression	1	160,21	160,21	428,042	***	Pression	1	0,3907	0,3907	17,511	***
Station	9	131,82	14,65	39,133	***	Station	9	1,8249	0,2028	9,088	***
Année	1	0,09	0,09	0,244		Année	1	0,7047	0,7047	31,587	***
C/N F Tt						**Cu F Tt**					
Pression	1	224,8	224,76	60,432	***	Pression	1	1,81	1,813	30,04	***
Station	9	745,0	82,77	37,040	***	Station	9	38,99	4,332	71,77	***
Année	1	48,5	48,50	20,865	***	Année	7	17,94	17,936	297,12	***
N F Tt						**Zn F Tt**					
Pression	1	2,102	2,1024	116,784	***	Pression	1	13,599	13,599	194,612	***
Station	9	5,253	0,5836	32,419	***	Station	9	14,852	1,650	23,617	***
Année	1	0,295	0,2952	16,395	***	Année	7	0,198	2,833	2,833	
P F Tt						**Cd F Tt**					
Pression	1	0,0907	0,0907	4,860	*	Pression	1	13,546	13,546	126,545	***
Station	9	1,4121	0,1569	8,412	***	Station	9	17,327	1,925	17,985	***
Année	1	0,8814	0,8814	47,253	***	Année	7	10,203	10,203	95,314	***
Cr F Tt						**Pb F Tt**					
Pression	1	1,031	1,0313	9,901	**	Pression	1	22,606	22,606	114,167	***
Station	9	3,470	0,3855	3,701	***	Station	9	19,477	2,164	10,930	***
Année	1	0,291	0,2907	2,791		Année	7	12,841	12,841	64,853	***
Mn F Tt											
Pression	1	34,73	34,73	1540,52	***						
Station	9	20,35	2,26	100,31	***						
Année	1	6,94	6,94	308,01	***						

Tableau 22. Valeurs des isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), des nutriments (N et P) (%), et des teneurs en C dans les rhizomes de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans toutes les stations (moyennes des données de 2017 et 2018, sauf pour P où les analyses n'ont été effectuées que sur les échantillons de 2018). Les lettres indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. N/A : échantillons non disponibles. Il n'y a pas de différences significatives entre les deux années de l'étude pour $\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$, C, N et C/N.

Station	**$\delta^{15}N$**	**$\delta^{13}C$**	**C**	**N**	**C/N**	**P**
Tintamarre	$1,47 \pm 1,15^{bc}$	$-6,32 \pm 0,32^{d}$	$32,26 \pm 1,40^{cd}$	$0,64 \pm 0,22^{ab}$	$55,13 \pm 16,05^{ab}$	$0,11 \pm 0,09^{ab}$
Passe à Colas	$0,05 \pm 0,68^{ab}$	$-6,96 \pm 0,46^{ab}$	$29,20 \pm 2,58^{ab}$	$0,53 \pm 0,12^{a}$	$57,16 \pm 12,76^{ab}$	N/A
Petite-Terre	$-0,47 \pm 1,09^{a}$	$-7,36 \pm 0,27^{ac}$	$30,34 \pm 1,10^{abc}$	$0,55 \pm 0,05^{a}$	$55,36 \pm 6,05^{ab}$	$0,08 \pm 0,01^{b}$
Petit Cul-de-sac	$2,17 \pm 1,06^{cde}$	$-6,97 \pm 0,45^{ab}$	$32,12 \pm 1,10^{cd}$	$0,64 \pm 0,26^{ab}$	$56,73 \pm 19,32^{ab}$	$0,14 \pm 0,06^{ab}$
Colombier	$1,90 \pm 1,04^{cd}$	$-7,55 \pm 0,43^{c}$	$32,53 \pm 1,13^{d}$	$1,02 \pm 0,31^{c}$	$34,28 \pm 10,02^{c}$	$0,14 \pm 0,05^{ab}$
Bouée verte	$2,07 \pm 0,99^{cde}$	$-6,72 \pm 0,30^{bd}$	$31,81 \pm 1,08^{acd}$	$0,70 \pm 0,11^{ab}$	$46,46 \pm 8,13^{ac}$	$0,16 \pm 0,03^{ab}$
Rocher Créole	$0,35 \pm 0,81^{ab}$	$-7,65 \pm 0,38^{ce}$	$33,27 \pm 1,31^{d}$	$0,48 \pm 0,11^{a}$	$71,98 \pm 14,99^{b}$	$0,11 \pm 0,05^{ab}$
Ilet Christophe	$3,63 \pm 1,09^{ef}$	$-8,12 \pm 0,33^{e}$	$31,85 \pm 1,77^{abcd}$	$0,63 \pm 0,14^{ab}$	$52,83 \pm 10,79^{a}$	$0,17 \pm 0,06^{ab}$
Petit-Bourg	$2,24 \pm 0,86^{cde}$	$-6,51 \pm 0,30^{bd}$	$31,87 \pm 1,18^{abcd}$	$0,89 \pm 0,25^{bc}$	$38,22 \pm 9,60^{ac}$	$0,11 \pm 0,04^{ab}$
Galion	$3,29 \pm 2,05^{def}$	$-6,64 \pm 0,33^{bd}$	$29,77 \pm 2,49^{b}$	$1,19 \pm 0,35^{c}$	$27,46 \pm 11,99^{c}$	$0,23 \pm 0,17^{a}$
Marigot	$4,87 \pm 2,16^{f}$	$-9,03 \pm 0,24^{f}$	$31,12 \pm 1,51^{abcd}$	$0,77 \pm 0,26^{abc}$	$44,38 \pm 17,70^{ac}$	$0,14^{ab}$

Tableau 23. Teneur en éléments traces métalliques (Mn, Fe, Zn, Pb, Cd, Cr, Cu, Ni et Hg) (µg.g-1) des rhizomes de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans les stations pour les échantillons de 2018. Les lettres indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. N/A : échantillons non disponibles. ND : non détectable, concentrations inférieures à la limite de détection (< 0,01 µg.g^{-1}).

Station	Mn	Fe	Zn	Pb	Cd	Cr	Cu	Ni	Hg
Tintamarre	0,92 ± 0,37^{c}	90,04 ± 68,55^{a}	5,86 ± 2,34^{ac}	0,06 ± 0,03^{b}	0,01 ± 0,00^{a}	0,35 ± 0,22^{a}	1,40 ± 0,56^{a}	0,42 ± 0,22^{bc}	ND
Passe à Colas	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A
Petite-Terre	6,83 ± 0,59^{bc}	134,48 ± 26,57^{a}	2,01 ± 0,42^{a}	0,23 ± 0,05^{ab}	0,02 ± 0,01^{a}	0,91 ± 0,16^{b}	1,85 ± 0,43^{ab}	1,11 ± 0,22^{abc}	ND
Petit cul-de-sac	2,84 ± 0,72^{bc}	206,92 ± 58,89^{a}	11,15 ± 3,26^{bc}	0,72 ± 1,17^{ab}	0,05 ± 0,01^{ab}	0,45 ± 0,19^{a}	2,18 ± 0,81^{abc}	0,27 ± 0,14^{c}	ND
Colombier	14,33 ± 6,34^{abc}	486,61 ± 215,52^{a}	20,11± 3,58^{d}	0,32 ± 0,20^{a}	0,02 ± 0,01^{a}	0,52 ± 0,25^{a}	4,02 ± 1,80^{cd}	1,59 ± 0,66^{a}	ND
Bouée verte	11,92 ± 3,93^{abc}	517,79 ± 192,73^{a}	20,41 ± 1,89^{de}	0,28 ± 0,05^{ab}	0,03 ± 0,01^{a}	0,45 ± 0,08^{a}	1,48 ± 0,34^{ab}	1,3 ± 0,41^{ab}	ND
Rocher créole	2,78 ± 0,83^{bc}	207,74 ± 41,53^{a}	16,07 ± 3,22^{bd}	0,27 ± 0,11^{ab}	0,05 ± 0,02^{ab}	0,49 ± 0,20^{a}	2,41 ± 0,73^{abcd}	0,64 ± 0,36^{bc}	ND
Ilet Christophe	27,40 ± 19,41^{ad}	363,83 ± 166,64^{a}	27,37 ± 3,40^{e}	0,29 ± 0,08^{ab}	0,04 ± 0,02^{ab}	0,31 ± 0,09^{a}	1,35 ± 0,19^{a}	0,18 ± 0,03^{c}	ND
Petit-Bourg	45,07 ± 13,05^{d}	2613,51 ± 1194,44^{b}	12,25 ± 2,37^{bc}	0,22 ± 0,10^{ab}	0,09 ± 0,05^{b}	0,41 ± 0,17^{a}	4,5 ± 1,64^{d}	0,69 ± 0,32^{bc}	ND
Galion	19,91 ± 12,64^{abc}	930,45 ± 1653,99^{a}	17,09 ± 8,15^{bd}	0,08 ± 0,07b	0,06 ± 0,02^{ab}	0,26 ± 0,13^{a}	4,00 ± 1,52^{bcd}	1,36 ± 0,90^{ab}	ND
Marigot	34,79^{abd}	351,70^{ab}	20,67^{bde}	0,22^{ab}	0,03^{ab}	0,61^{ab}	2,71^{abcd}	1,7^{abc}	ND

Tableau 24. Valeurs des isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), des teneurs en N et C (%) dans les feuilles de *Syringodium filiforme* (moyenne ± écart-type) (moyenne de 2017 et 2018). Les lettres indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. Les * indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les années.

Station	**$\delta^{13}C$**	**$\delta^{15}N$**	**C**		**N**	**C/N**
Tintamarre	-8,50 ± 0,75^{b}	0,51 ± 0,79^{ab}	33,19 ± 3,56^{b}		1,19 ± 0,15^{b}	28,04 ± 2,26^{c}
Petite-Terre	-5,66 ± 0,65^{a}	1,45 ± 0,63^{a}	40,10 ± 0,62^{a}		2,08 ± 0,21^{a}	19,47 ± 1,88^{a}
Colombier	-6,00 ± 1,24^{a}	1,33 ± 0,76^{a}	32,69 ± 1,79^{b}		1,41 ± 0,21^{bcd}	23,52 ± 2,81^{b}
Petit-cul-de sac	-7,78 ± 0,69^{b}	1,29 ± 0,98^{a}	32,88 ± 3,85^{b}		1,34 ± 0,31^{b}	25,09 ± 3,22^{bc}
Rocher créole	-8,05 ± 0,88^{b}	0,07 ± 1,00^{b}	35,70 ± 4,61^{b}	*	1,37 ± 0,31^{bc}	26,78 ± 3,63^{bc}
Galion	-8,22 ± 1,36^{b}	3,61 ± 1,39^{c}	32,05 ± 2,79^{b}		1,67 ± 0,40^{cd}	19,97 ± 4,03^{a}
Marigot	-9,53 ± 2,39^{b}	5,75 ± 1,08^{d}	31,96 ± 2,55^{b}		1,94 ± 0,31^{ad}	16,63 ± 1,49^{a}

Tableau 25. Teneur en éléments traces (Cd, Cr, Cu, Ni et Hg) (µg.g^{-1}) des feuilles de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type) dans les stations pour les échantillons de 2018. Les lettres indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumée : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. N/A : échantillons non disponibles. ND : non détectable, concentrations inférieures à la limite de détection (< 0,01 µg.g^{-1}).

Station	**Cr**		**Cd**			**Ni**			**Cu**			**Hg**
	2017	2018	2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017-2018
Tintamarre	0,35 ± 0,30^{a}	0,46 ± 0,40^{a}	0,03 ± 0,01^{d}	0,10 ± 0,04^{abce}	*	3,14 ± 1,01^{ab}	5.57 ± 1,48^{c}	*	0,44 ± 0,12^{e}	0,96 ± 0,24^{def}		ND
Passe à Colas	0,36 ± 0,12^{a}	0,23 ± 0,05^{a}	0,05 ± 0,01^{abd}	0,04 ± 0,00^{abd}		4,56 ± 1,17^{abc}	4.28 ± 0,33^{abc}		0,78 ± 0,23^{def}	2,02 ± 0,39^{abcf}	*	N/A
Petite-Terre	N/A	0,58 ± 0,10^{a}	N/A	0,17 ± 0,08^{gh}		N/A	5.06 ± 0,64^{ac}		N/A	7,46 ± 1,78^{h}		ND
Petit cul-de-sac	0,24 ± 0,10^{a}	0,39 ± 0,11^{a}	0,06 ± 0,02^{abcd}	0,15 ± 0,04^{efg}	*	2,82 ± 1,18^{b}	3.77 ± 0,35^{abc}		0,58 ± 0,22^{de}	2,87 ± 0,71^{bc}	*	ND
Colombier	0,40 ± 0,07^{a}	0,37 ± 0,09^{a}	0,06 ± 0,05^{abcd}	0,04 ± 0,01^{abd}		4,66 ± 2,84^{abc}	3.53 ± 1,37^{abc}		2,39 ± 0,45^{abc}	1,80 ± 0,46^{abcdf}		ND
Bouée verte	0,39 ± 0,22^{a}	0,24 ± 0,03^{a}	0,07 ± 0,03^{abcd}	0,11 ± 0,01^{bcef}		3,05 ± 1,03^{ab}	4.09 ± 0,82^{abc}		0,57 ± 0,19^{de}	3,01 ± 0,83^{c}	*	ND
Rocher Créole	0,37 ± 0,21^{a}	0,35 ± 0,06^{a}	0,04 ± 0,01^{ad}	0,08 ± 0,01^{abcde}		2,99 ± 0,22^{ab}	3.77 ± 0,89^{abc}		0,83 ± 0,10^{def}	1,30 ± 0,16^{adef}		ND
Ilet Christophe	0,49 ± 0,16^{a}	0,42 ± 0,14^{a}	0,08 ± 0,02^{abcd}	0,17 ± 0,01^{fgh}	*	2,80 ± 0,72^{b}	7.22 ± 9,14^{abc}		0,85 ± 0,22^{def}	4,52 ± 0,25^{g}	*	ND
Petit-Bourg	N/A	0,37 ± 0,04^{a}	N/A	0,23 ± 0,01^{h}		N/A	3.76 ± 0,58^{abc}		N/A	5,55 ± 1,01^{g}		ND
Galion	0,40 ± 0,18^{a}	0,38 ± 0,15^{a}	0,09 ± 0,03^{abcde}	0,12 ± 0,02^{cefg}		3,97 ± 0,65^{abc}	4.03 ± 0,46a^{bc}		0,95 ± 0,31^{def}	1,16 ± 0,45^{adef}		ND
Marigot	0,63 ± 0,41^{a}	0,43 ± 0,25^{a}	0,11 ± 0,01^{abcefg}	0,42 ± 0,08^{i}	*	3,49 ± 0,64^{abc}	5,66 ± 0,91^{c}		1,44 ± 0,09^{abdef}	2,75 ± 0,45^{bc}	*	ND

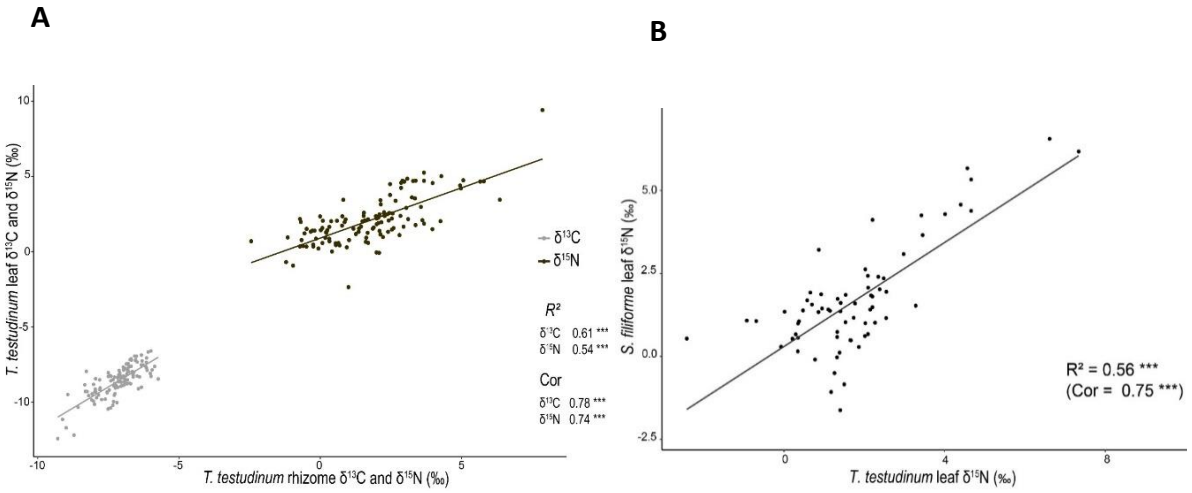


Figure 52. Corrélation entre (A) les valeurs de $\delta^{15}N$ et de $\delta^{13}C$ dans feuilles et les rhizomes de *Thalassia testudinum* et (B) entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *Syringodium filiforme* et de *T. testudinum*. *** : p < 0,001.

5.2.3. Communautés associées : faune, flore et communautés épiphytes

La composition et l'abondance de la macrofaune benthique varient en fonction des stations (Figure 53). Certaines stations présentent une plus forte abondance de brouteurs comme à Bouée verte (BVE), à la Passe à Colas (PCO) et à l'Ilet Christophe (ICH). Par exemple, à l'échelle de ces trois stations, les densités d'oursins sont respectivement de 6,35 ± 0,77, 5,00 ± 0,17 et 1,28 ± 0,20 individus m^{-2}. Ces stations sont également caractérisées par des abondances en mollusques, échinodermes, éponges et polychètes particulièrement élevées (Figure 53, Figure 54). Tintamarre (TIT) se distingue par la présence d'ascidies et d'anémones, tandis que les stations de Petite-Terre (PTT), Galion (GAL) et Petit-cul-de Sac (PCS) n'hébergent que peu d'espèces de faune benthique (Figure 53, Figure 54).

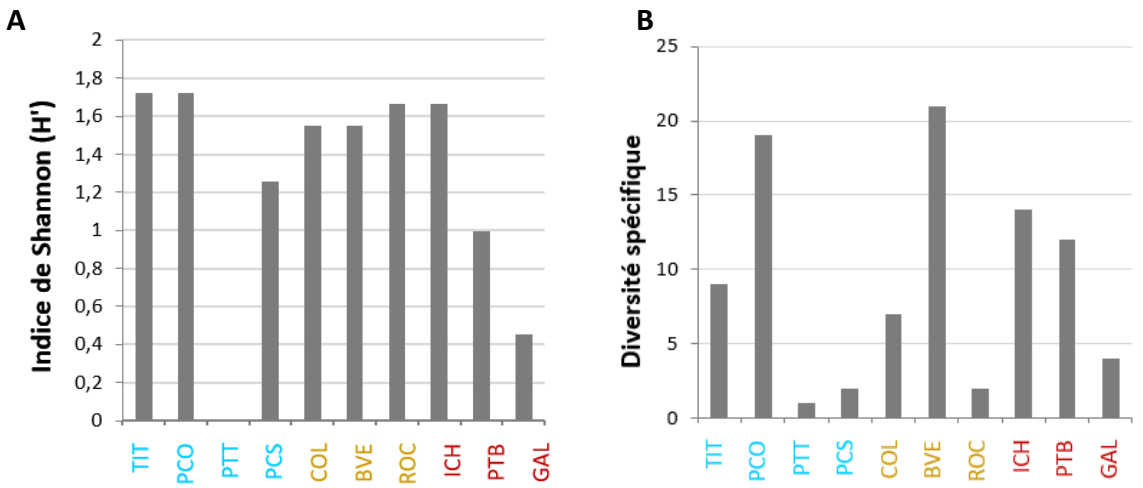


Figure 53. Indice de Shannon (H') (A) et diversité spécifique (B) par station classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

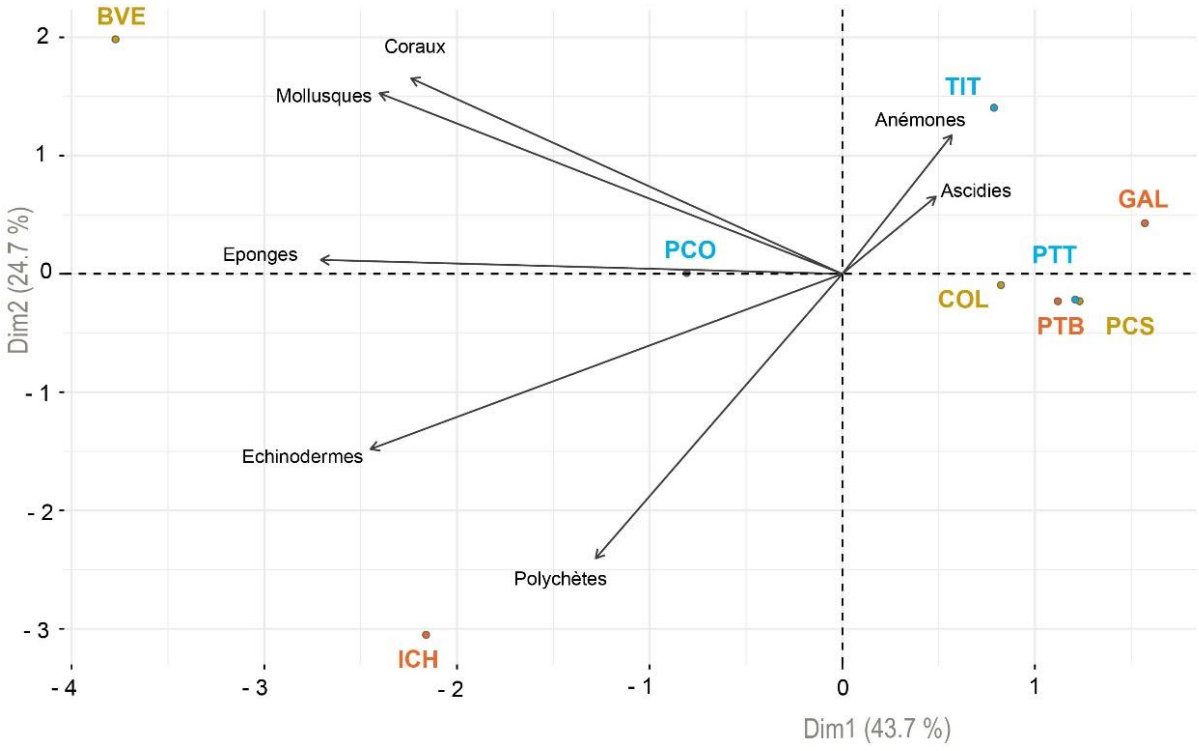


Figure 54. ACP *biplot* représentant les corrélations entre l'abondance des taxons de la faune benthique et les stations. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Le recouvrement et les catégories de macroalgues varient d'un site d'échantillonnage à l'autre, tel que le résume le Tableau 26. Les taux de recouvrement en macroalgues les plus faibles sont relevés sur les stations de Bouée verte (BVE) (1,15 ± 3,82 %) et de Passe à Colas (PCO) (1,82 ± 2,02 %), tandis que les taux les plus élevés sont observés sur les stations de l'Ilet Christophe (ICH) (17,48 ± 8,35 %) et de Petit-cul-de Sac (PCS) (14,90 ± 10,07 %).

Tableau 26. Catégorie et couverture respective en macroalgues et cyanobactéries (moyenne de 2018 valeurs ± écart-type) par station. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12. Pour le recouvrement total en macroalgues, les différences significatives sont représentées par des lettres.

Station	Recouvrement total en macroalgues (%)	Algues calcaires rhizophytiques (%)	Algues rhizophytiques non calcaires (%)	Algues filamenteuses (%)	Cyanobactéries % (herbiers et substrat)
Tintamarre	5,30 ± 11,34[a]	2,80 ± 7,23	0,13 ± 0,51	2,37 ± 6,35	0,17 ± 0,91
Passe à Colas	1,82 ± 2,02[a]	0,77 ± 1,18	0,10 ± 0,40	0,95 ± 1,68	0
Petite-Terre	6,03 ± 7,52[a]	0,95 ± 1,78	0,10 ± 0,37	4,33 ± 7,88	4,00 ± 2,77
Petit cul-de-sac	14,90 ± 10,07[b]	3,77 ± 3,74	0,07 ± 0,37	11,07 ± 9,65	0,4 ± 1,85
Colombier	7,70 ± 6,83[a]	3,03 ± 2,99	4,60 ± 6,39	0,07 ± 0,25	1,00 ± 3,71
Bouée verte	1,15 ± 3,82[a]	0,67 ± 3,65	0,33 ± 1,27	0,15 ± 0,39	0,03 ± 0,18
Rocher Créole	5,68 ± 4,27[a]	3,38 ± 2,47	1,90 ± 2,22	0,40 ± 1,04	0
Ilet Christophe	17,48 ± 8,35[b]	7,27 ± 5,92	8,80 ± 5,99	1,42 ± 2,15	0,10 + 0,55
Petit-Bourg	7,90 ± 10,42[a]	0	0	7,90 ± 10,42	2,33 ± 8,98
Galion	7,23 ± 12,85[a]	0	0,10 ± 0,55	7,13 ± 12,89	0
Marigot	N/A	N/A	N/A	N/A	N/A

Les communautés d'épibiontes des feuilles de *T. testudinum* sont principalement dominées par des algues rouges calcaires encroûtantes, représentant en moyenne 80 % du recouvrement total des épibioses. Le recouvrement relatif des cyanobactéries sur les feuilles de *T. testudinum* est significativement plus élevé sur les échantillons de feuilles collectés à Petite-Terre (PTT) (30,29 %), Petit-cul-de sac (PCS) (9,02 %) et Colombier (COL) (3,14 %) par rapport aux autres stations (ANOVA, $p < 0,05$, Tableau 27).

Tableau 27. Recouvrement relatif des macrophytes épiphytes sur les feuilles de *Thalassia testudinum* (moyenne ± écart-type). N/A : échantillons non disponibles. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Station	**Recouvrement relatif des algues corallines (%)**		**Recouvrement relatif des autres macrophytes (%)**	
	2017	2018	2017	2018
Tintamarre	89,37 ± 27,03	92,27 ± 23,87	0	0,06 ± 0,99
Passe à Colas	97,58 ± 13,49	89,81 ± 19,59	0,95 ± 8,33	0
Petite-Terre	N/A	64,78 ± 29,29	N/A	2,20 ± 10,69
Petit cul-de-sac	83,09 ± 29,3	86,84 ± 19,82	0,36 ± 3,49	0,00 ± 0,05
Colombier	85,66 ± 27,17	81,74 ± 23,43	5,99 ± 16,58	9,70 ± 15,82
Bouée verte	70,33 ± 45,1	90,6 ± 22,41	0	0,06 ± 0,87
Rocher Créole	82,66 ± 21,84	42,29 ± 47,33	0	4,80 ± 11,05
Ilet Christophe	30,46 ± 42,94	74,03 ± 24,72	12,38 ± 27,42	0,20 ± 2,22
Petit-Bourg	N/A	77,88 ± 26,35	N/A	1,89 ± 10,84
Galion	70,89 ± 37,38	63,86 ± 41,74	10,87 ± 23,07	7,43 ± 15,71
Marigot	99,24 ± 8,7	100 ± 0,00	0	0

5.2.4. Paramètres abiotiques

5.2.4.1. Données du sédiment

Les résultats des analyses sédimentaires sont présentés sur les Figure 55, Figure 56 et Figure 57. Les taux de matière organique mesurés dans les sédiments sont variables selon les stations, mais très peu entre les deux années d'échantillonnage (Figure 55). Par exemple, à Tintamarre (TIT) et à l'Ilet Christophe (ICH), les données moyennées de matière organique sont respectivement de 2,44 ± 0,07 % et de 12,45 ± 1,27 %. Les sédiments sont majoritairement carbonatés avec des taux en carbonates de calcium supérieurs à 70 %, à l'exception de ceux collectés à Petit-Bourg (PTB), (Figure 56). Enfin, les sédiments de la baie du Galion (GAL) ne contiennent pas de pélites (Figure 57).

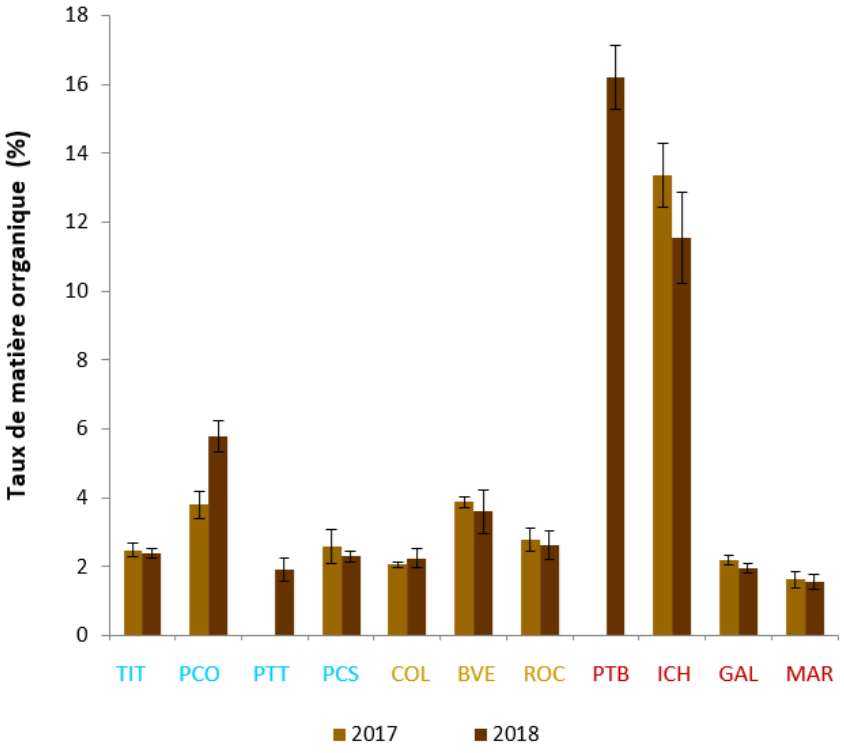


Figure 55. Taux de matière organique dans le sédiment des stations échantillonnées aux Antilles en 2017 et 2018. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

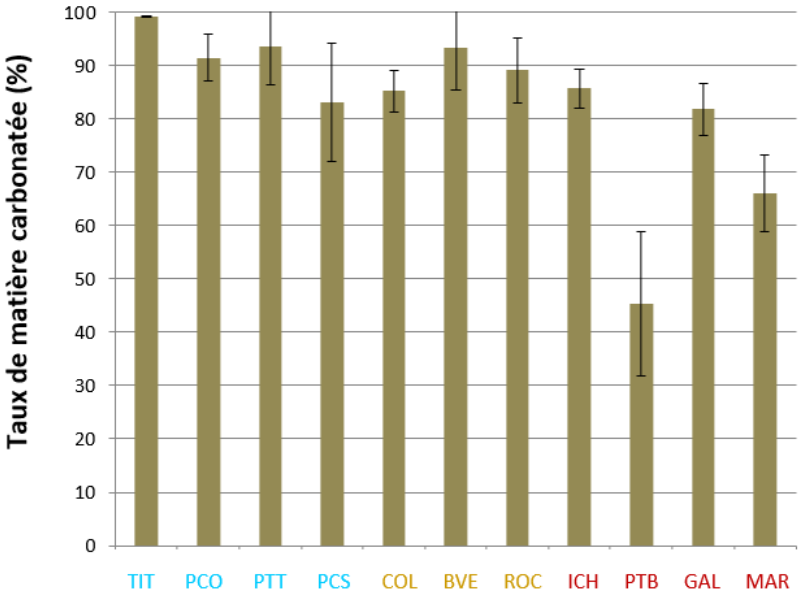


Figure 56. Taux de carbonates de calcium dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

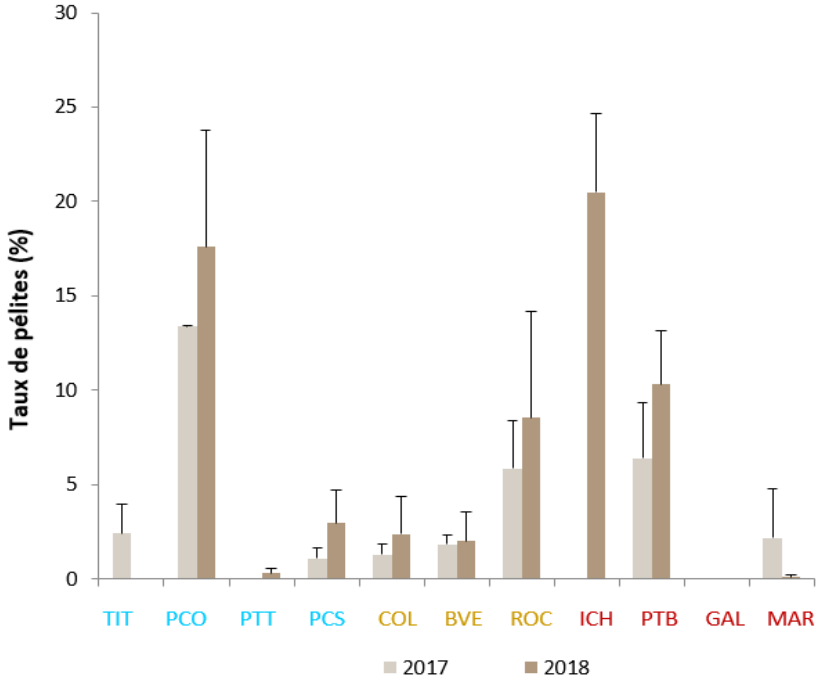


Figure 57. Taux de pélites dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

5.2.4.1. Caractéristiques de l'eau environnante

Les données permettant de caractériser la colonne d'eau le jour de l'échantillonnage sont présentées sur la Figure 58 et le Tableau 28. Les valeurs de MES fluctuent selon les stations (p. ex. TIT *vs* MAR) et les années (p. ex. ICH, MAR) (Figure 58). Pour l'ensemble des stations considérées comme anthropisées, la turbidité de l'eau est élevée (Tableau 28).

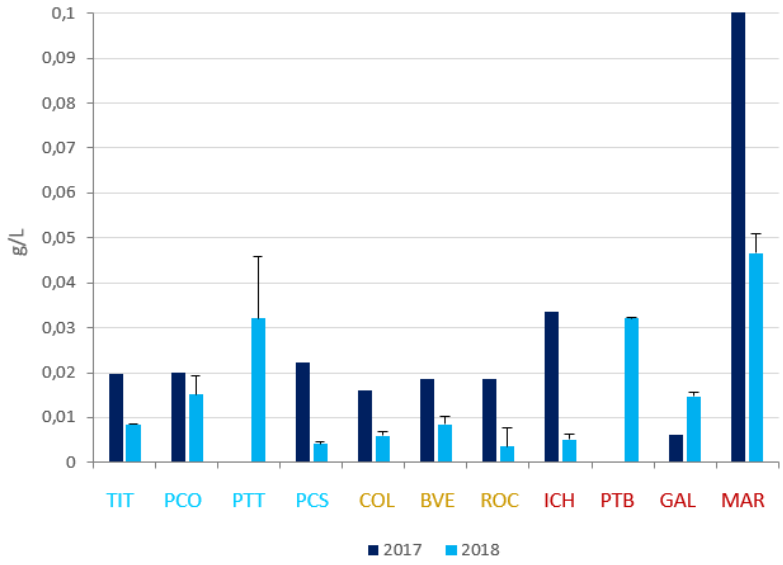


Figure 58. Valeurs moyennes et écarts-types (2018) des taux de matières en suspension dans l'eau sur les sites étudiés aux Antilles en 2017 et en 2018. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Tableau 28. Synthèse des résultats de l'estimation visuelle de la turbidité. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 12.

Station	Turbidité	
TIT	Faible	2
PCO	Faible	2
PTT	Faible	2
PCS	Moyenne	3
COL	Très faible	1
BVE	Faible	2
ROC	Faible	2
ICH	Importante	4
PTB	Importante	4
GAL	Importante	4
MAR	Importante	4

5.3. Discussion

Un grand nombre de paramètres descriptifs des herbiers a été mesuré dans cette étude, incluant des descripteurs à l'échelle de la physiologie, des individus, des populations et des communautés associées. Grâce à un échantillonnage stratifié et à la collecte de données à un an d'intervalle, différents paramètres répondant aux perturbations anthropiques à l'échelle régionale dans les Antilles françaises ont pu être identifiés.

Au niveau physiologique, une large gamme de valeurs de nutriments, d'éléments traces métalliques et de valeurs de rapports isotopiques stables a été enregistrée dans les feuilles des plants (Tableau 22 ; Tableau 24 ; Tableau 25 ; Figure 51) par rapport aux données de référence des Caraïbes (Christiaen et al., 2014 ; Govers et al., 2014 ; Vaslet, 2015 ; Vonk et al., 2018). Le $\delta^{13}C$ est connu pour répondre spécifiquement aux conditions de lumière : la disponibilité de la lumière augmente l'activité photosynthétique, conduisant à un enrichissement en $\delta^{13}C$ dans les feuilles (Farquhar et al., 1989 ; Serrano et al., 2011). Nos données révèlent un schéma similaire, excepté pour Petit-Bourg (PTB) et Galion (Figure 51A), ce qui suggère que d'autres facteurs influencent les teneurs en $\delta^{13}C$ dans les tissus, tels que l'équilibre entre le HCO_3^- et le CO_2 utilisés comme source de carbone inorganique par les herbiers marins (Durako, 1993 ; Beer et al., 2002). Dans d'autres études, les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *T. testudinum* s'échelonnent de 0,3 à 7 ‰ (avec une moyenne autour de 3 ‰, Christiaen et al., 2014 pour une revue). Avec des valeurs de $\delta^{15}N$ jusqu'à 9,41 ‰ (Figure 51B), nos données représentent les signatures les plus élevées pour *T. testudinum* à l'échelle de la région. La large amplitude de valeurs observées dans les échantillons de la baie du Galion pourrait être liée à la dynamique environnementale instable de cette zone d'embouchure influencée par les rejets « pulsés » du bassin versant. Des études antérieures ont montré que les données de $\delta^{15}N$ peuvent être utilisées pour retracer l'origine de l'azote, ce qui est possible à de petites échelles spatiales si les sources d'azote sont limitées (Fourqurean et al., 1997 ; Udy et al., 1999 ; Mutchler et al., 2007 ; Christiaen et al., 2014). Les eaux usées urbaines ou agricoles conduisent généralement à des valeurs de $\delta^{15}N$ élevées dans les tissus des phanérogames marines environnantes (p. ex. Schubert et al., 2013 ; Jones et al., 2018). En revanche, les valeurs faibles ont été associées à des environnements peu anthropisés (Castro et al., 2007). Il existe plusieurs hypothèses documentées, parfois contradictoires, concernant les tendances intermédiaires et les valeurs négatives de $\delta^{15}N$ dans les tissus de ces plantes marines (Yamamuro et al., 2003 ; Christiaen et al., 2014 ; Walton et al., 2016). Comme cela a déjà été observé ailleurs (Grice et al., 1996 ; Yamamuro et al., 2003), le $\delta^{15}N$ mesuré dans les feuilles des herbiers marins pourrait être lié à une source locale d'azote inorganique dissous (eau et sédiments). Ceci semble être corroboré par la corrélation spatiale que nous avons observé entre les valeurs de $\delta^{15}N$ chez *T. testudinum* et *S.*

filiforme. De même, la corrélation entre les rapports isotopiques stables de l'azote mesurés dans les feuilles et les rhizomes reflète la capacité des herbiers marins à assimiler ces éléments en tant que nutriments à travers les feuilles et les rhizomes. Le $\delta^{15}N$ étant utilisé dans la détermination des niveaux trophiques des consommateurs herbivores (Post, 2002), la large amplitude des valeurs obtenues du $\delta^{15}N$ dans les feuilles des phanérogames marines (12,14 ‰) doit être prise en compte dans les calculs des niveaux trophiques.

Les valeurs d'azote dans les feuilles de *T. testudinum* ont montré des variations importantes au regard des données publiées (voir Govers et al., 2014c pour une revue). Elles révèlent une tendance à l'augmentation le long de notre gradient de pressions anthropiques (Figure 51C, Tableau 24). Cependant, les stations de Petite-Terre et de Colombier font figure d'exception (Figure 51C). Sur l'île isolée de Petite-Terre, les valeurs élevées d'azote mesurées dans les feuilles des herbiers marins pourraient s'expliquer par la présence d'une importante population d'iguanes des Petites Antilles (*Iguana delicatissima*). En effet, environ 10 000 individus pour 1,5 km² y sont recensés. Les matières fécales générées contribuent peut-être à l'enrichissement en azote des herbiers marins, comme cela a pu être démontré pour le guano d'oiseaux nidifiant à proximité de récifs coralliens (Lorrain et al., 2017 ; Graham et al., 2018) et de mangroves (McFadden et al., 2016). L'hypothèse de l'effet du broutage par les tortues vertes présentes sur le secteur (revue sur les abondances *in* Vaslet et al. 2013) pourrait également être émise, ainsi que le caractère naissant de cet herbier nouvellement installé dans la zone pourraient expliquer cet enrichissement (dynamique différente, p. ex. feuilles plus jeunes, potentiellement plus riches, **Chapitre 6**). De même, il convient de noter que bien qu'isolée de Grande-Terre, l'île de Petite-Terre est une zone plutôt fréquentée par les touristes (Vaslet et al., 2013), les rejets induits pouvant expliquer les teneurs en azote élevées.

Enfin, l'hypothèse d'une remobilisation des nutriments des sédiments dans la colonne d'eau par les courants n'est pas à exclure. Les tissus de *T. testudinum* collectés dans la baie de Colombier, un autre secteur isolé des apports des bassins versants (pas d'habitation, zone protégée), présentent une concentration en azote relativement élevée et significativement croissante entre les deux années de l'étude (Figure 51C). Une zone de la baie, qui est proche de notre station d'échantillonnage, est accessible au mouillage des bateaux avec un possible rejet épisodique d'eaux usées, ce qui pourrait expliquer ces valeurs. De manière générale, la gamme des valeurs d'azote et leur évolution croissante des stations les moins anthropisées vers les stations les plus soumises à l'influence anthropique (Figure 51C, Tableau 24) suggèrent que l'azote dans les feuilles de *T. testudinum* et de *S. filiforme* peut être considéré comme un bioindicateur utile de l'enrichissement azoté du milieu (eau et sédiments). A l'exception des échantillons de phanérogames marines de Petite-Terre, la teneur en azote des feuilles de l'espèce pérenne *T. testudinum* est environ 17 % plus élevée que chez *S. filiforme*, une espèce de type colonisatrice et opportuniste (Figure 51C, Tableau 24). Ceci confirme la plus grande sensibilité des

espèces à croissance lente (Fourqurean et al., 1997). La teneur en phosphore dans les feuilles de *T. testudinum* est conforme aux valeurs de la littérature, variant entre 0,10 et 0,51 % (Govers et al., 2014 ; Vonk et al., 2018), mais fluctue selon les stations (Figure 51E).

Ces résultats montrent que les nutriments présents dans les feuilles des herbiers marins pourraient être de bons bioindicateurs pour détecter l'eutrophisation, en particulier dans un environnement limité en azote, en phosphore et lorsque que les sédiments sont de nature carbonatés (Duarte, 1990). Il s'agit là d'un élément essentiel, car la plupart des herbiers étudiés se trouvent dans cette configuration (Figure 51C, Figure 51D, Figure 86).

Il convient toutefois de noter que des facteurs non anthropiques tels que la décomposition des sargasses pélagiques en zone côtière (van Tussenbroek et al., 2017) et la présence d'*upwelling* (Hill et McQuaid, 2008), sont des sources potentielles d'enrichissement en nutriments, qui n'ont pas été évaluées dans cette étude.

Nous avons également démontré que les éléments traces dans les feuilles de *T. testudinum* constituent des outils de diagnostic de la pollution métallique prometteurs, comme le montrent les tendances croissantes des concentrations en manganèse, zinc, fer, cadmium et en plomb le long du gradient de pressions anthropiques présumées, qui sont par ailleurs conformes à la gamme de valeurs disponibles dans la littérature pour cette espèce (manganèse : de 11 à 780 $\mu g.g^{-1}$, zinc : de 3 à 1144 $\mu g.g^{-1}$, fer : de 2,6 à 19670 $\mu g.g^{-1}$, plomb : de 0,3 à 18,6 $\mu g.g^{-1}$) (Govers et al., 2014b ; Bouchon et al., 2016 ; Vonk et al., 2018). Si certains de ces éléments (cuivre, fer, zinc, nickel) sont naturellement présents dans les tissus des herbiers marins, l'accumulation dans les tissus est souvent associée à la pollution côtière se révélant toxique pour les phanérogames marines (Prange et Dennison, 2000). L'augmentation significative en manganèse, cadmium, nutriments et $\delta^{15}N$ entre les deux années d'échantillonnage au niveau de la station considérée comme la plus anthropisée (Marigot) pourrait s'expliquer par la proximité d'un émissaire d'eaux usées et l'important ruissellement vers la baie, ainsi que par la remobilisation des sédiments engendrés par l'ouragan Irma (septembre 2017). Un phénomène post-ouragan similaire a été démontré dans la région mexicaine (Whelan III et al., 2011). Les valeurs et les tendances élevées observées à Marigot (augmentation des nutriments et des éléments traces métalliques coïncidant avec le déclin des herbiers marins) pourraient traduire un état à ne pas atteindre.

En effet, la large gamme de valeurs observées pour les paramètres physiologiques des feuilles de *T. testudinum* permet de pré-identifier des seuils pour ces paramètres en réponse aux pressions anthropiques (Figure 59). Ceci représente une première étape vers le développement de bioindicateurs et d'outils de diagnostics ciblés aux différentes influences anthropiques adaptés aux herbiers des Antilles françaises (**Chapitre 8**).

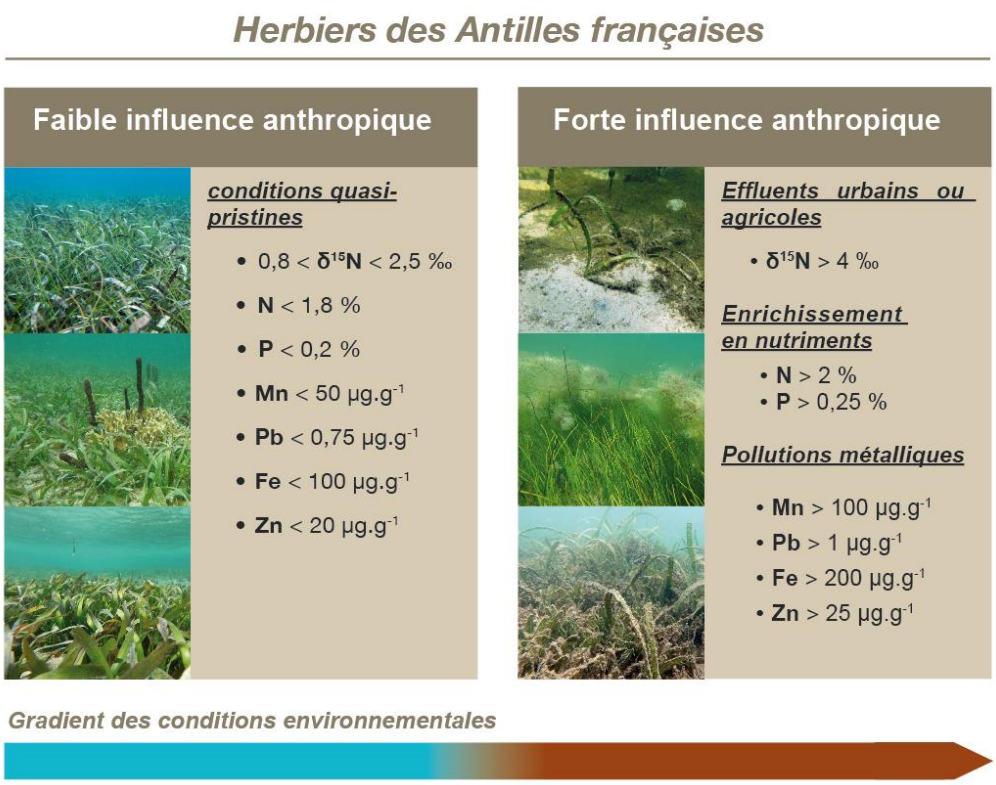


Figure 59. Schéma conceptuel des seuils estimés pour les paramètres physiologiques dans les feuilles *de T. testudinum* en fonction du gradient de pressions anthropiques. Les couleurs de la flèche reflètent le gradient de pressions anthropiques présumées selon la classification initiale des stations présentées dans le Tableau 12.

Au niveau individuel, les nécroses foliaires relevées pour *T. testudinum* ne se révèlent pas positivement corrélées au gradient de perturbation anthropique (Figure 50B). A noter que ce paramètre est corrélé à un mauvais état écologique de *P. oceanica* en Méditerranée (Romero et al., 2007 ; Martínez-Crego et al., 2008). Cette différence pourrait s'expliquer par les natures différentes des espèces considérées et des critères de stress : le stress hypersalin, qui est une pression très spécifique non représentée dans notre gradient. De plus les nécroses foliaires peuvent également constituer des témoins de la maturité foliaire.

Les densités de *T. testudinum* et de *S. filiforme* obtenues sont conformes aux autres valeurs observées dans la région Caraïbe (Cortés et al., 2010 ; van Tussenbroek et al., 2014 ; Chalifour 2017 ; Créocéan 2017). **Les paramètres liés à la morphologie, à la structure et au paysage** des herbiers marins semblent dépendre fortement des types d'écosystèmes adjacents (mangrove ou récif corallien), de la proximité des rivières, de l'hydrodynamisme (Carruthers et al., 2003) et de la pression d'herbivorie (p. ex. Valentine et Heck, 1991 ; Alcoverro et Mariani, 2002 ; Valentine et Duffy, 2006 ; Vonk et al., 2008 pour une revue). Ces paramètres sont donc davantage liés aux spécificités du site, notamment aux facteurs de productivité (p. ex. luminosité (van Tussenbroek et al., 2014 ; Cortés et al., 2019)), ce qui

explique probablement l'absence de relation entre le gradient de perturbation anthropique sélectionné pour cette étude et les valeurs obtenues pour ces paramètres (Figure 50, Tableau 17, Tableau 18, Tableau 19). En conséquence, il n'est pas pertinent d'essayer de relier ces paramètres de paysage, de structure et de morphologie à une perturbation environnementale spécifique, sauf en cas d'événement climatique exceptionnel, comme le suggèrent les changements observés pour la plupart de ces paramètres après l'ouragan Irma au Galion, au Petit-cul-de-sac et à Tintamarre.

L'étude des **communautés associées** aux herbiers permet de décrire leur diversité au sein des stations étudiées. Cette étude met en évidence de grandes variations dans la composition et l'abondance de la macrofaune benthique associée. Les trois stations d'échantillonnage (Ilet Christophe, Bouée verte et Passe à Colas) sont situées dans l'herbier à *T. testudinum* du Grand-cul-de Sac Marin, le plus étendu des Antilles françaises (Chauvaud et al., 2005 ; Vaslet et al., 2013 ; **Chapitre 2**). Elles présentent une diversité et une densité de faune benthique particulièrement élevées, illustrant l'importance du rôle fonctionnel des herbiers de la zone (Mège et Delloue, 2007 ; Gauthier, 2015 ; Vaslet, 2015 ; Dromard et al., 2017 ; Astrou et al., 2018). Cette zone étendue d'herbiers, située dans des conditions optimales (faible apport de nutriments, faible hydrodynamisme tout en permettant le renouvellement des eaux (Assor, 1988)), pourrait constituer un site de référence de biodiversité, témoin de la stabilité historique de cet habitat structurellement complexe (Hyman et al., 2019). Cette dimension historique, associée aux conditions environnentales favorables pour le maintien des herbiers, pourrait être à l'origine des différences de diversité et d'abondance relevés entre les différentes stations étudiées des Antilles françaises. Par ailleurs, il serait intéressant d'analyser plus finement l'abondance de certains taxons (p. ex. filtreurs) avec les données des nutriments obtenues dans les tissus des phanérogames marines. En effet, il a été montré que certaines éponges (p. ex. *Halichondria melanadocia*) se développant sur la base des plants de *Thalassia testudinum,* association observée p. ex. à l'Ilet Christophe et à Petit-Bourg), peuvent augmenter la biodisponibilité des nutriments pour la plante (Archer et al., 2015).

La présence en abondance de macroalgues peut être considérée comme un indicateur des conditions d'eutrophisation et le signe d'une transition écologique (Duarte, 1995 ; Burkholder et al., 2007). Pour les stations de Petit-Bourg et Galion, la présence de macroalgues vertes non fixées nitrophiles (environ 7 %, par exemple *Ulva* sp.) pourrait être liée à la proximité d'un effluent du bassin versant drainant des nutriments vers les eaux côtières. Pour la station de Petit-cul-de-sac, le développement de ces macroalgues pourrait être lié aux rejets domestiques non traités présumés des villas voisines, associés à la configuration semi-fermée de la baie.

Les communautés épiphytes présentes sur les feuilles de *T. testudinum* sont dominées par des algues rouges calcaires encroûtantes, un résultat attestant ceux des études antérieures (Carruthers et al., 2005 ; Corlett et Jones, 2007). Du fait de leur recouvrement dominant, il n'a pas été possible de

détecter des variations dans les recouvrements des algues filamenteuses, ces dernières pouvant indiquer un possible enrichissement en nutriments (Cornelisen et Thomas, 2002 ; Zhang et al., 2014 ; Prado, 2018).

Les données sur les **sédiments** apportent des éléments sur la composition et la structure du substrat, information complémentaire utile pour caractériser l'écosystème. Les substrats sont majoritairement carbonatés, excepté pour la station de Petit-Bourg sous influence davantage terrigène. Les stations de l'Ilet Christophe et de Petit-Bourg, présentent les plus forts taux de matière organique, probablement en raison de leur proximité avec la mangrove. Leur situation pourrait également expliquer les taux de pélites plus élevés dans ces deux stations. Il est par ailleurs intéressant de noter que l'herbier dense de la Passe à Colas présente des taux de matière organique et de pélites relativement élevés au regard de sa situation éloignée de la côte. Ceux-ci pourraient être liés au recyclage de la matière piégée par les feuilles et accumulée dans le sédiment par la rhizosphère. Enfin, le fait que les sédiments prélevés dans la baie du Galion ne présentent pas de pélites, pourrait s'expliquer par l'important hydrodynamisme dans la zone exposée à des mouvements de sables carbonatés recouvrant les apports terrigènes (J. Chalifour com. pers.).

Enfin, les données descriptives de la turbidité de **l'eau** collectées dans le cadre de cette étude (MES, évaluation visuelle de la turbidité) atteste de la difficulté à caractériser la colonne d'eau à l'échelle du temps d'échantillonnage restreint de cette étude. En effet, sans un échantillonnage à haute fréquence, techniquement difficile à mettre en œuvre, ce genre d'analyse apporte peu d'éléments pour caractériser la turbidité de l'eau.

5.4. Conclusion

Avec la dégradation continue des conditions environnementales des zones côtières (Vitousek et al., 1997 ; Dachs et Méjanelle, 2010 ; Hooper et Marx, 2018 ; He et Silliman, 2019), les modifications et le déclin des habitats, il est maintenant essentiel d'évaluer l'état des herbiers et la qualité de leur milieu afin de mettre en œuvre des actions de gestion appropriées et de renforcer leur préservation.

Cette étude menée sur les herbiers peu profonds des Antilles françaises, situés dans des environnements contrastés, a permis de caractériser l'écosystème par la collecte de paramètres des différents compartiments biologiques et du sédiment. Ainsi, un panel d'indicateurs a été testé, permettant de dresser une description intégrée des différentes configurations rencontrées dans cet écosystème.

Les analyses temporelle et spatiale des stations selon leur degré d'anthropisation ont permis d'évaluer l'influence de ces conditions sur les paramètres étudiés, ainsi qu'au cours du temps. Cependant, en raison de l'absence de données précises et homogènes sur les sources et l'intensité des pressions anthropiques et naturelles s'exerçant à l'échelle des stations étudiées, il est difficile d'établir très clairement les relations entre ces pressions. Néanmoins, issues de ces caractéristiques variées, des informations clés permettent de sélectionner les paramètres les plus pertinents ainsi que les seuils de changements d'état et de les proposer pour le suivi et l'évaluation des herbiers (**Chapitre 8**). Ceci permettra d'améliorer la gestion et la préservation de cet écosystème d'intérêt.

Chapitre 6

Etude des relations pressions-état : cas des herbiers marins de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples

Les résultats de ce chapitre font l'objet d'une publication en préparation : « Seagrass meadows under multiples disturbances in Mayotte Island: implication for conservation and management ».

6.1. Introduction

Le sud-ouest de l'océan Indien constitue une importante zone de plus grand *hot spot* de biodiversité marine (Obura et al., 2012), notamment en termes de phanérogames marines (Short et al., 2007, 2011 ; **Chapitres 1** et **2**). Les herbiers marins sont affectés par le développement croissant des activités humaines dans les zones côtières de la région (Bigot et al., 2019).

L'identification des relations entre les sources et l'intensité des perturbations avec l'état écologique des habitats côtiers est essentielle dans le processus du développement d'outils méthodologiques pour le suivi et notamment le diagnostic des écosystèmes marins (Hering et al., 2006 ; Borja et al., 2008 ; Marbà et al., 2013).

Les caractéristiques de la zone d'étude sont présentées dans le **Chapitre 4**. Les objectifs de cette étude sont multiples et s'incluent dans une perspective de développement d'outils pour le suivi de l'état des herbiers de Mayotte : (1) caractériser les herbiers et leur rôle fonctionnel à l'échelle de plusieurs compartiments biologiques dans des situations contrastées ; (2) étudier la réponse des herbiers le long d'un gradient de perturbations anthropiques présumées en termes de dégradation de la qualité de l'eau (c'est-à-dire les apports de nutriments, la matière organique, la pollution métallique et la sédimentation) ; (3) évaluer la capacité de bioindication de ces herbiers dans un contexte de perturbations multiples. Ainsi, la compréhension des mécanismes de réponse des herbiers à l'échelle de l'écosystème selon les conditions environnementales diverses permet également de fournir les données nécessaires au processus de sélection des paramètres à retenir pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers de Mayotte selon les contextes de mise en œuvre (**Chapitre 8**). Enfin, des questionnements en termes de gestion et de conservation des herbiers intertidaux de Mayotte sont soulevés et discutés.

La méthode d'échantillonnage appliquée est celle présentée au **Chapitre 4**, présentant également la zone et les stations d'études. Ainsi les résultats, la discussion, les conclusions et les perspectives de cette étude sont ici directement présentés.

6.2. Résultats

6.2.1. Paramètres physiologiques

La présentation des résultats des analyses physiologiques de l'étude menée à Mayotte (§ 6.2.1.1.) est complémentée par une analyse brève des données obtenues sur les Glorieuses (§ 6.2.1.2.), site pristine du sud-ouest de l'océan Indien.

6.2.1.1. Données obtenues à Mayotte

Les résultats obtenus à Mayotte pour les éléments traces métalliques sont présentés sur les Figure 60 àFigure 72. Les gammes des valeurs obtenues pour les micronutriments sont, dans les feuilles et dans les rhizomes, les suivantes : fer (de 91,18 à 3025,60 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 483,32 à 25973,53 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), manganèse (de 14,37 à 203,22 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 2,20 à 1726,09 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), zinc (de 13,34 à 75,55 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 6,84 à 119,91 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), cuivre (de 2,26 à 32,37 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 1,11 à 112,72 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), nickel (de 1,74 à 4,83 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 0,83 à 13,15 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes). Les gammes de valeurs pour les éléments toxiques (reliées aux activités humaines et classés comme tels par Baldantoni et al., 2018 p.ex.) se déclinent comme suit : chrome (de 0,41 à 31,05 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 0,39 à 40,37 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), cadmium (de 0,10 à 452,71 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 0,01 à 0,24 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes), plomb (de 0,09 à 1,39 $\mu g.g^{-1}$ dans les feuilles et de 0,02 à 3,59 $\mu g.g^{-1}$ dans les rhizomes). Pour l'ensemble des échantillons de *Thalassia hemprichii*, les valeurs en mercure sont inférieures à la limite de détection de l'instrument fixé à 0,01 $\mu g.g^{-1}$. Excepté pour le chrome et le cadmium dans les rhizomes, les valeurs des éléments traces métalliques obtenues sont significativement différentes selon les stations et selon le gradient anthropique théorique considéré (Tableau 30).

Les résultats des valeurs des isotopes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) et pour les nutriments (N, P) sont présentés sur les Figure 67 àFigure 72. Afin de résumer les résultats présentés, seuls les analyses réalisées pour l'espèce climacique et intégratrice *T. hemprichii* sont présentées et discutées dans le détail ; les valeurs en azote, carbone et isotopes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) également analysés dans les feuilles de *Halodule uninervis* sont présentées dans le Tableau 29.

Les signatures du $\delta^{13}C$ sont comprises entre -6,39 et -8,93 ‰ dans les feuilles et entre -8,59 et -5,67 ‰ dans les rhizomes. Les signatures du $\delta^{15}N$ s'échelonnent entre -1,41 et 6,84 ‰ dans les feuilles de

T. hemprichii. Pour cet élément, la corrélation entre les feuilles et les rhizomes est significative (R^2 = 0,80 ‰, $p < 0,001$, Figure 69A), tout comme entre les feuilles de *T. hemprichii* et d'*H. uninervis* (R^2 = 0,79, $p < 0,001$, Figure 69B).

Les valeurs d'azote mesurées dans les feuilles de *T. hemprichii* sont comprises entre 2,09 à 3,40 % et sont en moyenne 60 % plus élevées que dans les rhizomes (Figure 70). Il n'y a pas d'effet significatif du gradient pour cet élément nutritif mesuré dans les feuilles (ANOVA, $p > 0,05$, Tableau 30). Les ratios C/N moyens dans les feuilles et les rhizomes de *T. hemprichii* sont respectivement de 12,90 et 34,69 et ne révèlent pas non plus de différence selon le gradient d'anthropisation (Figure 71, Tableau 30, $p > 0,05$). Les valeurs en phosphore dans les feuilles de *T. hemprichii* varient entre 0,10 et 0,49 % (moyenne = 0,28 ± 0,08 %) et entre 0,11 et 0,27 % (moyenne = 0,19 ± 0,03 %) dans les rhizomes. Il n'y a pas de différences significatives des teneurs en phosphore dans les tissus de *T. hemprichii* entre les stations, à l'exception des échantillons de feuilles de Moya et de Karoni (ANOVA, $p > 0,05$, Figure 72, Tableau 30).

6.2.1.2. Données obtenues aux Glorieuses

Les analyses des données physiologiques présentées ci-dessous étant réalisées sur un seul échantillon de 17 plants de *T. hemprichii*, elles doivent être interprétées avec précaution. Les concentrations en fer, manganèse et chrome dans les tissus de cet échantillon des Glorieuses se situent dans les limites basses des valeurs relevées à Mayotte. L'échantillon se distingue par une concentration en cuivre dans les rhizomes plus de deux fois supérieure aux moyennes des valeurs enregistrées sur Mayotte (Figure 63). Les concentrations en arsenic (élément supplémentaire mesuré pour cet échantillon) dans les feuilles et rhizomes de *T. hemprichii* des Glorieuses sont respectivement de 0,34 et 0,31 $\mu g.g^{-1}$. De manière surprenante, les résultats obtenus pour le $\delta^{15}N$ (4,88 ‰ dans les feuilles et 4,72 ‰ dans les rhizomes) sont plus élevées que les valeurs moyennes obtenues à Mayotte (2,16 ‰ dans les feuilles et 1,77 ‰ dans les rhizomes) et sont proches des valeurs obtenues à Kaweni (KAW) et Pamandzi (PAM), stations classées comme les fortement anthropisées de Mayotte (Figure 68). L'échantillon analysé contient 2,58 % d'azote dans les feuilles et 1,05 % dans les rhizomes, ce qui est dans la gamme de valeurs obtenues à Mayotte (Figure 70). Il est moins riche en phosphore (0,12 % dans les feuilles et 0,13 % dans les rhizomes) par rapport aux résultats moyens obtenus à Mayotte (0,28 % dans les feuilles et 0,19 % dans les rhizomes) (Figure 72).

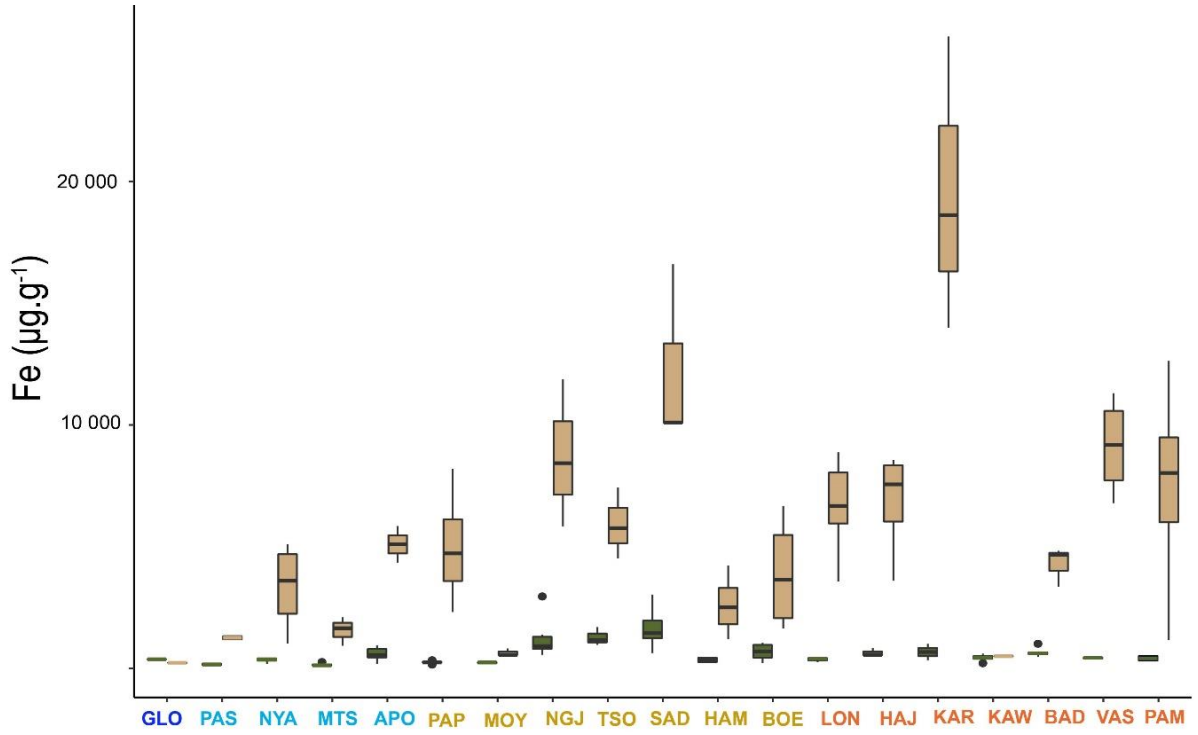


Figure 60. Concentrations en fer (Fe) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

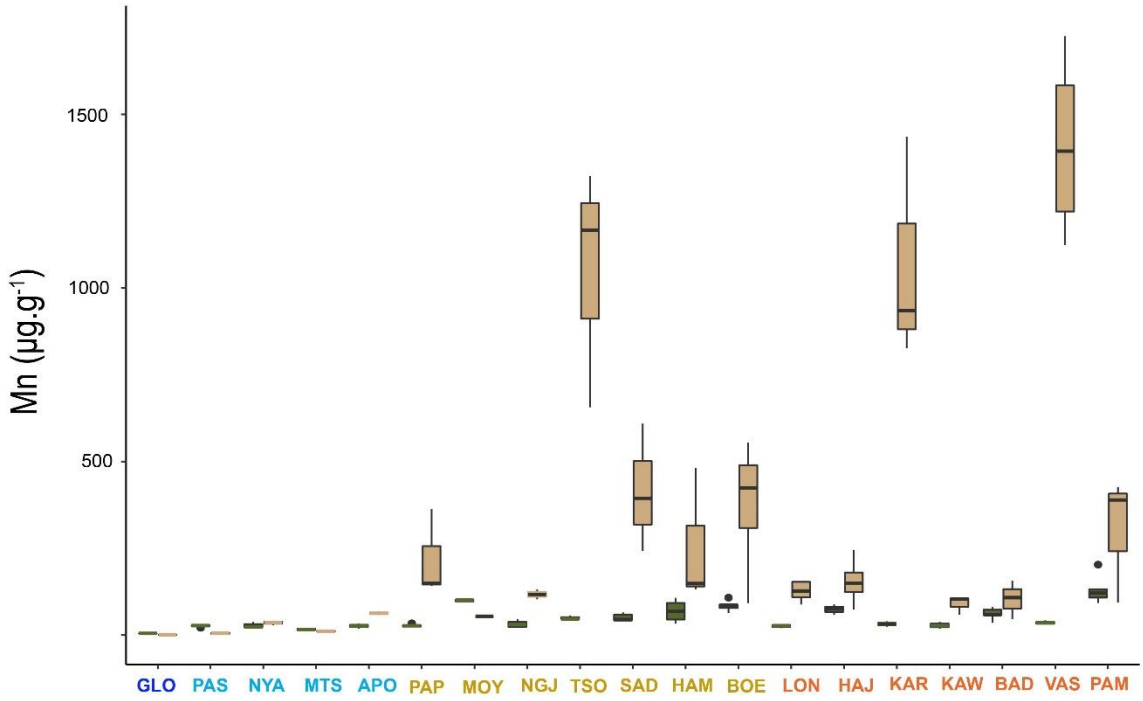


Figure 61. Concentrations en manganèse (Mn) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

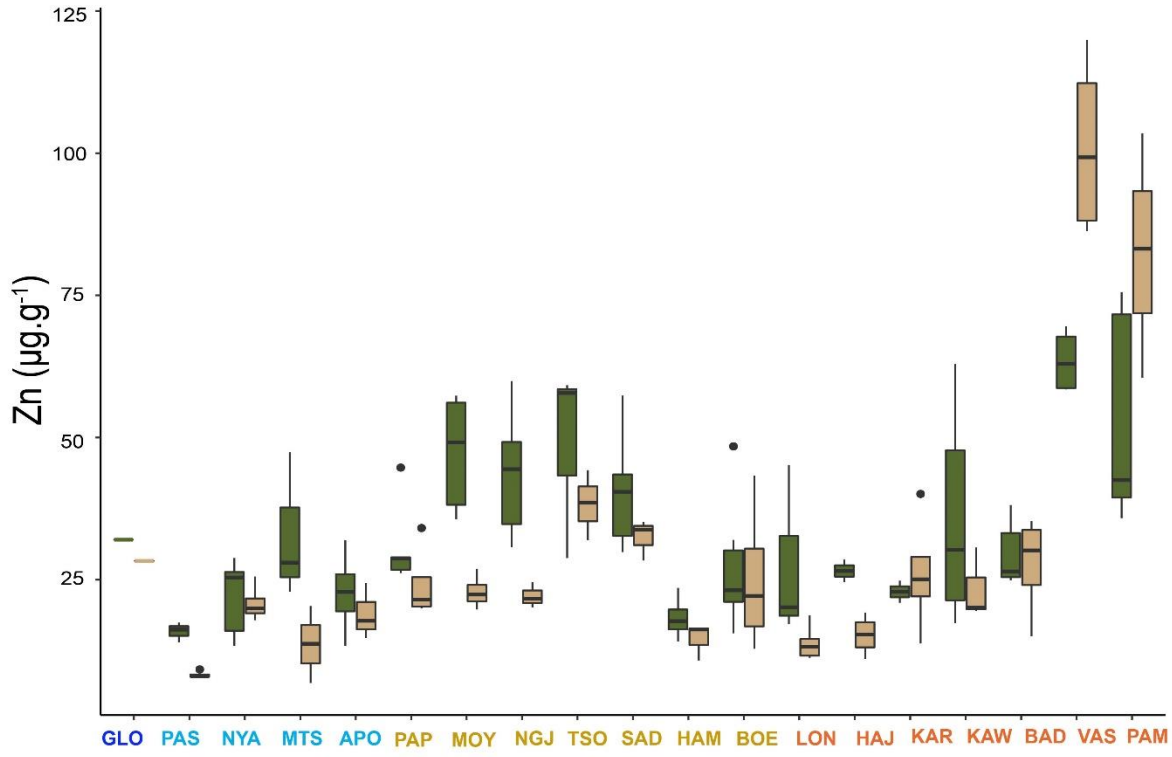


Figure 62. Concentrations en zinc (Zn) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

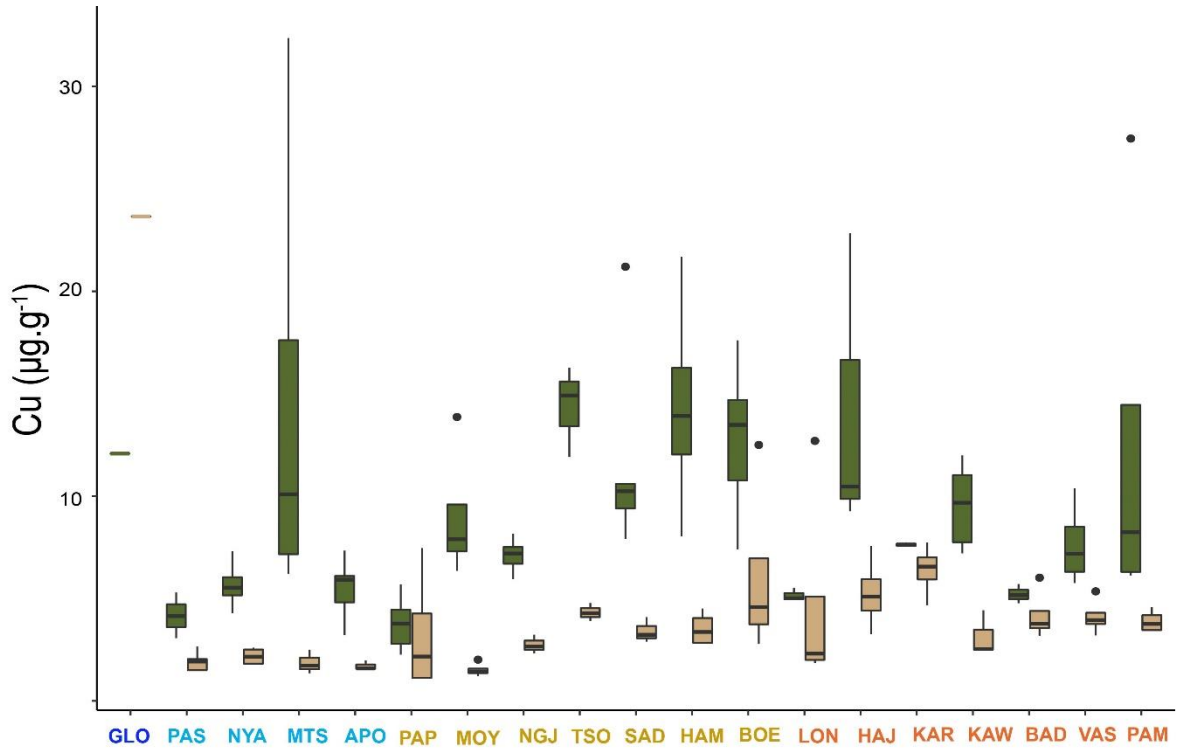


Figure 63. Concentrations en cuivre (Cu) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

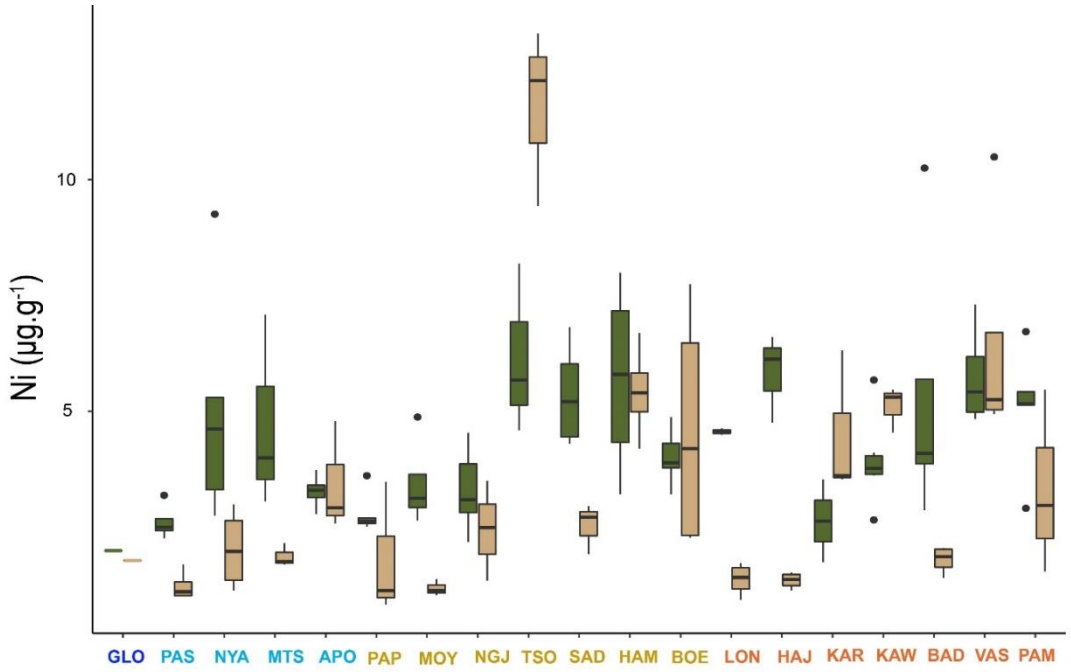


Figure 64. Concentrations en nickel (Ni) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

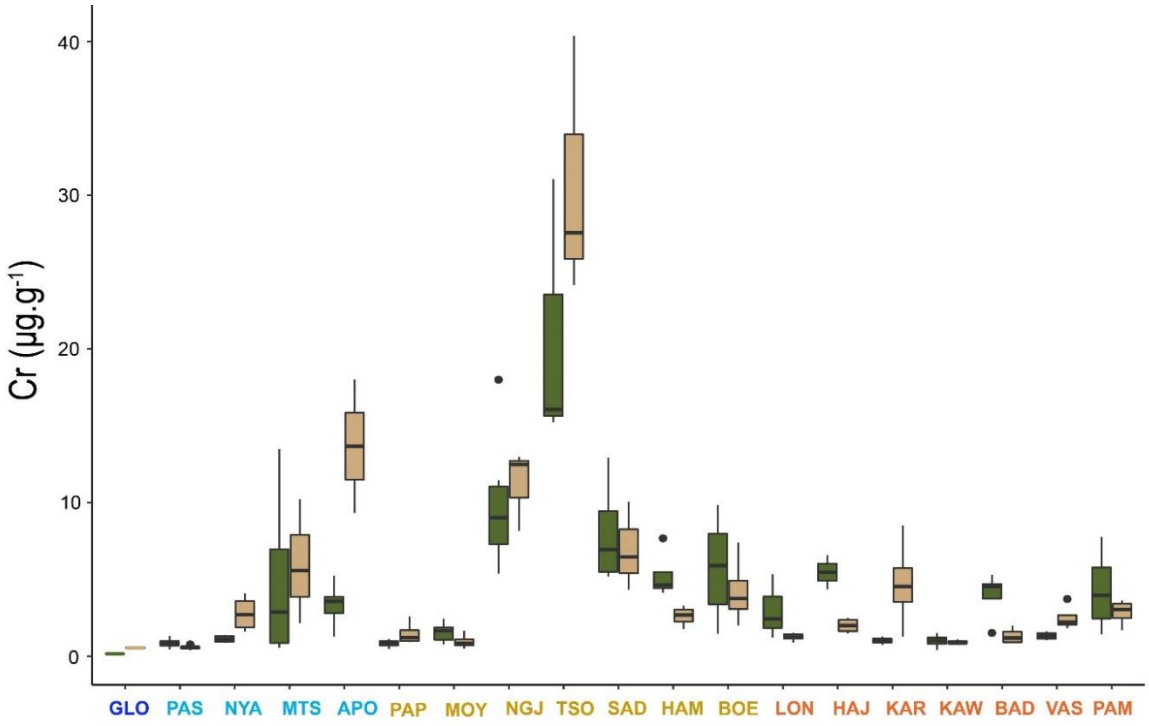


Figure 65. Concentrations en chrome (Cr) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

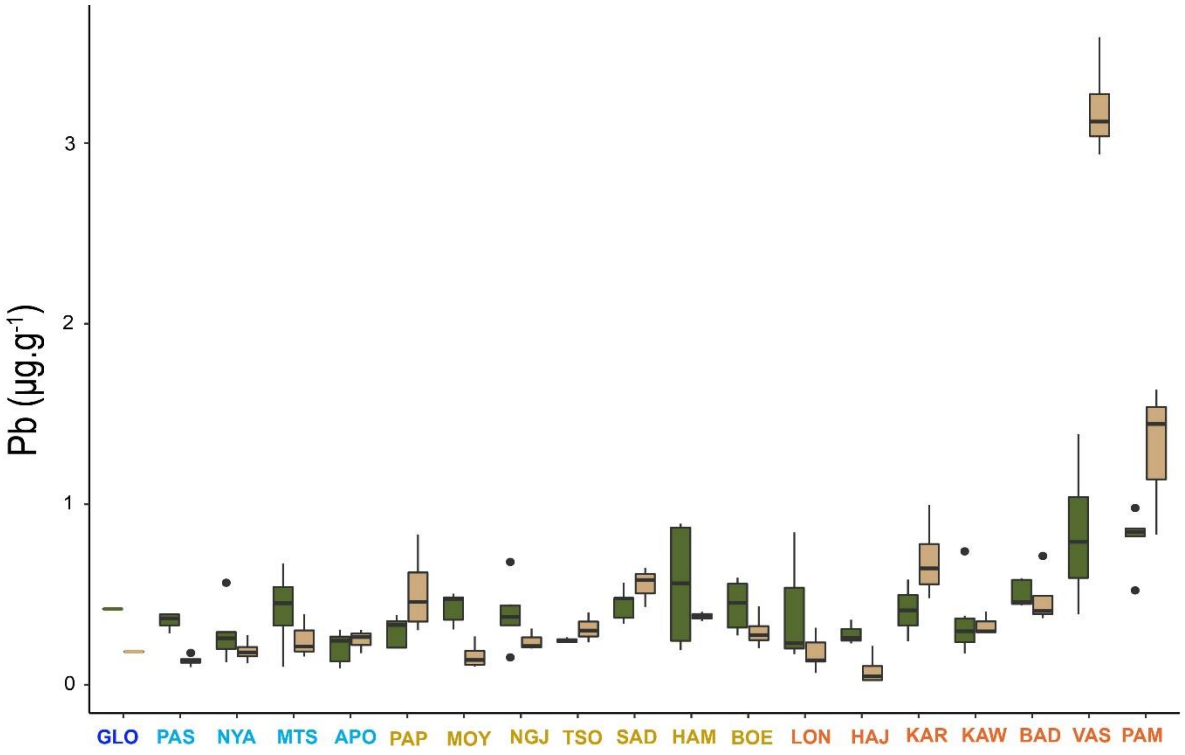


Figure 66. Concentrations en plomb (Pb) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en µg.g^{-1}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

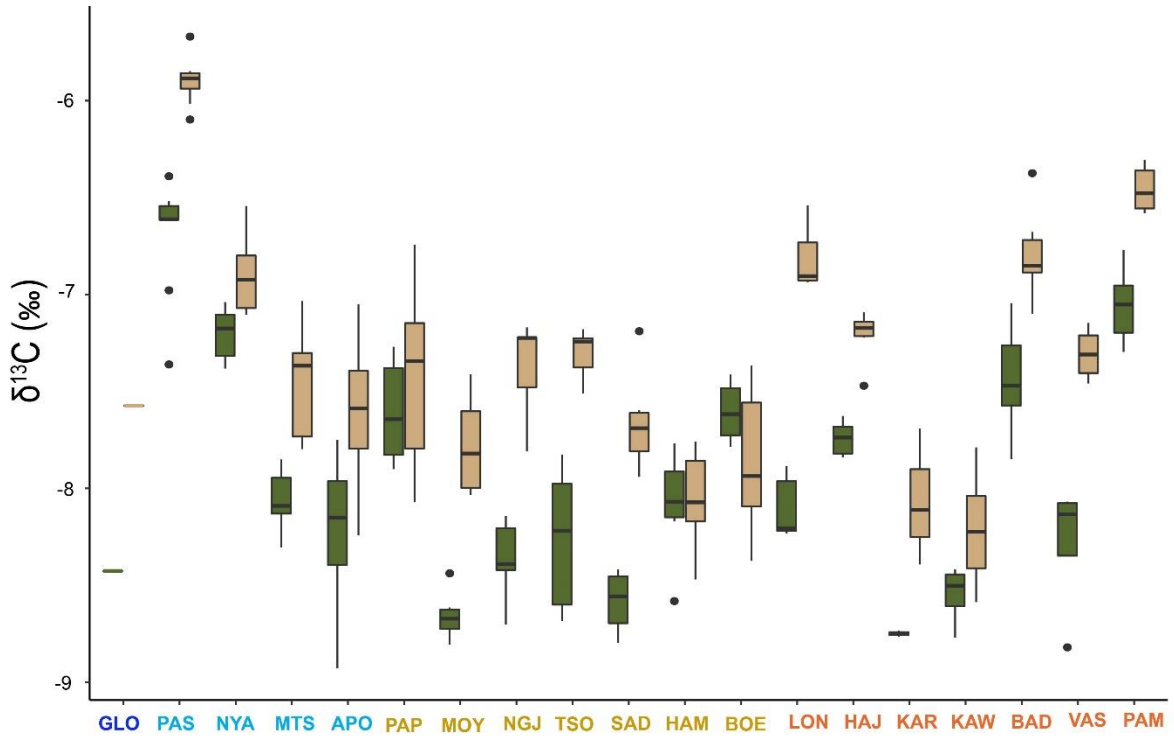


Figure 67. Signatures isotopiques du carbone (δ13C) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en ‰). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées: très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

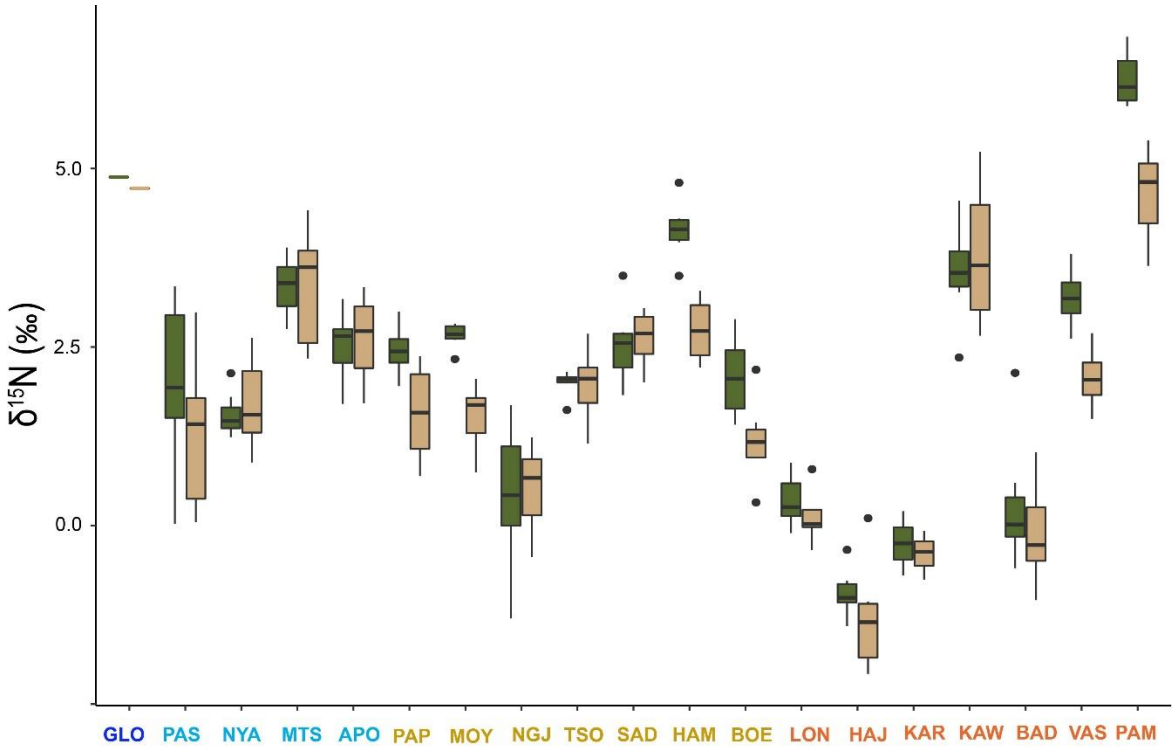


Figure 68. Signatures isotopiques de l'azote ($\delta^{15}N$) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en ‰). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

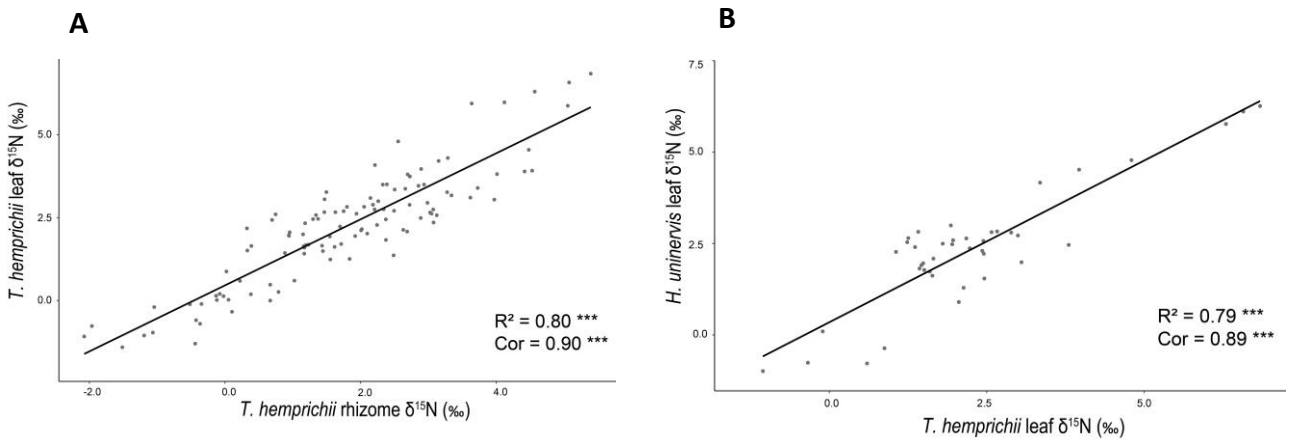


Figure 69. Corrélation entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles d'*Halodule uninervis* et de *Thalassia hemprichii* (A) et entre les feuilles et les rhizomes de *T. hemprichii* collectés à Mayotte (B) (‰). *** : $p < 0.001$.

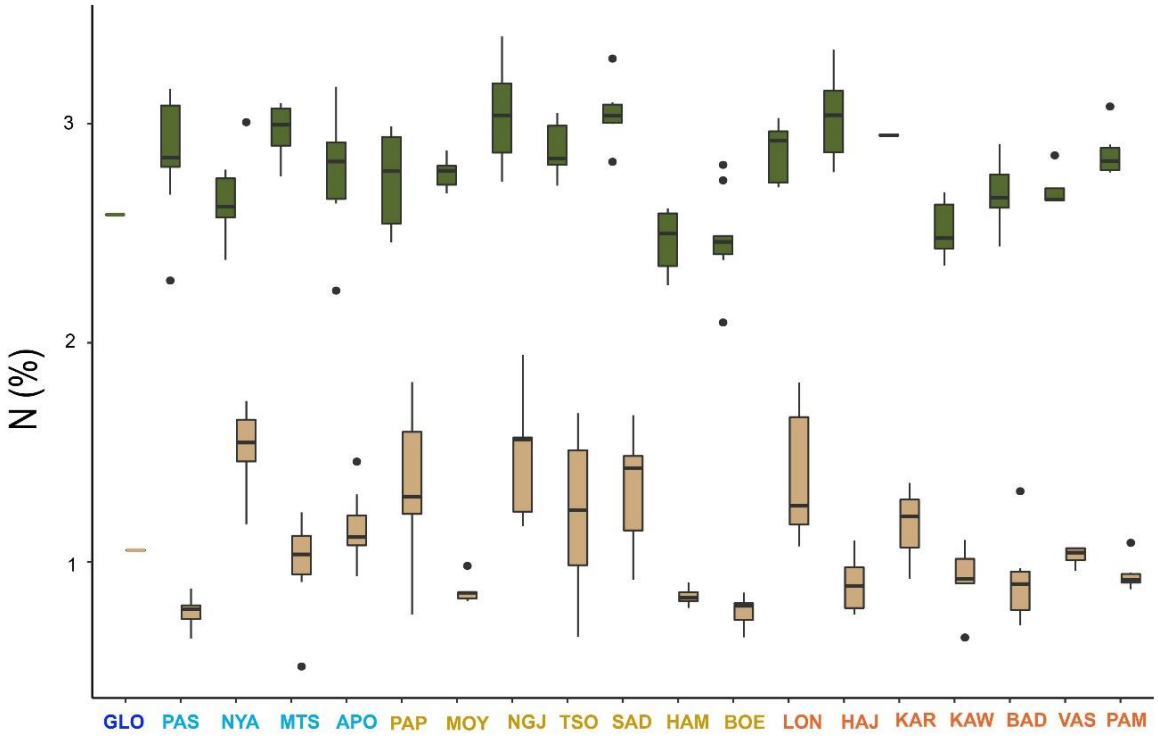


Figure 70. Taux d'azote (N) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

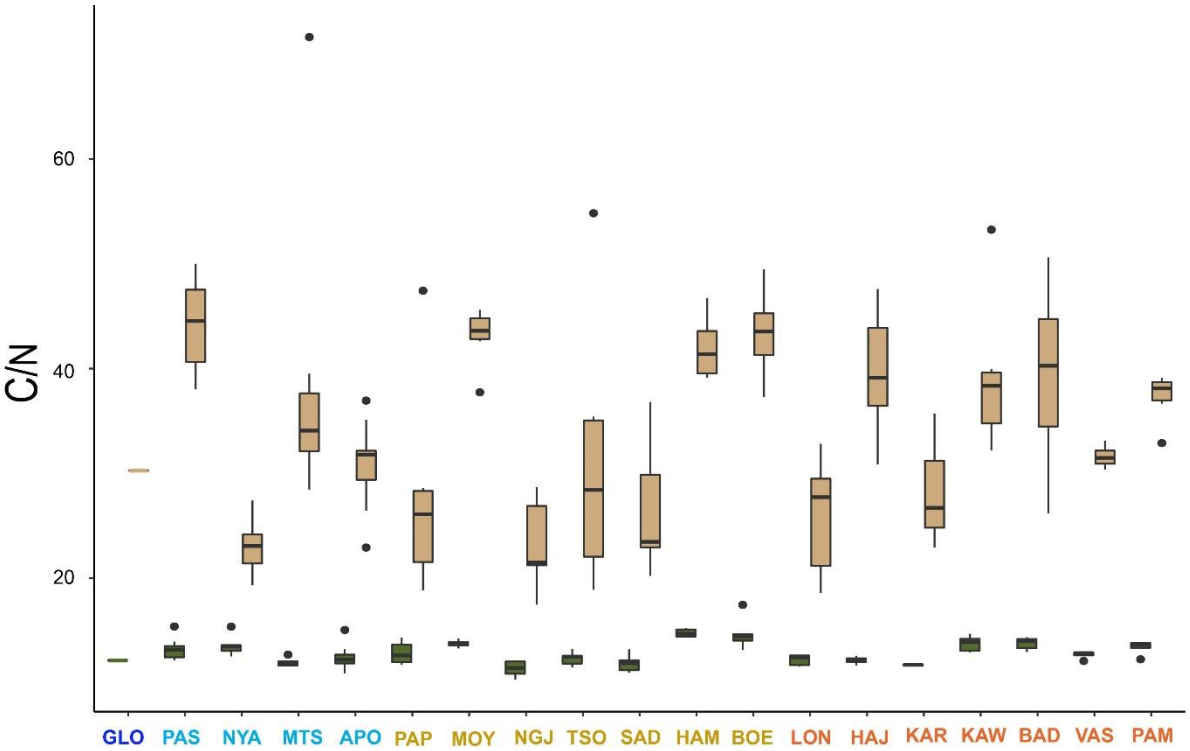


Figure 71. Ratio carbone / azote (C/N) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

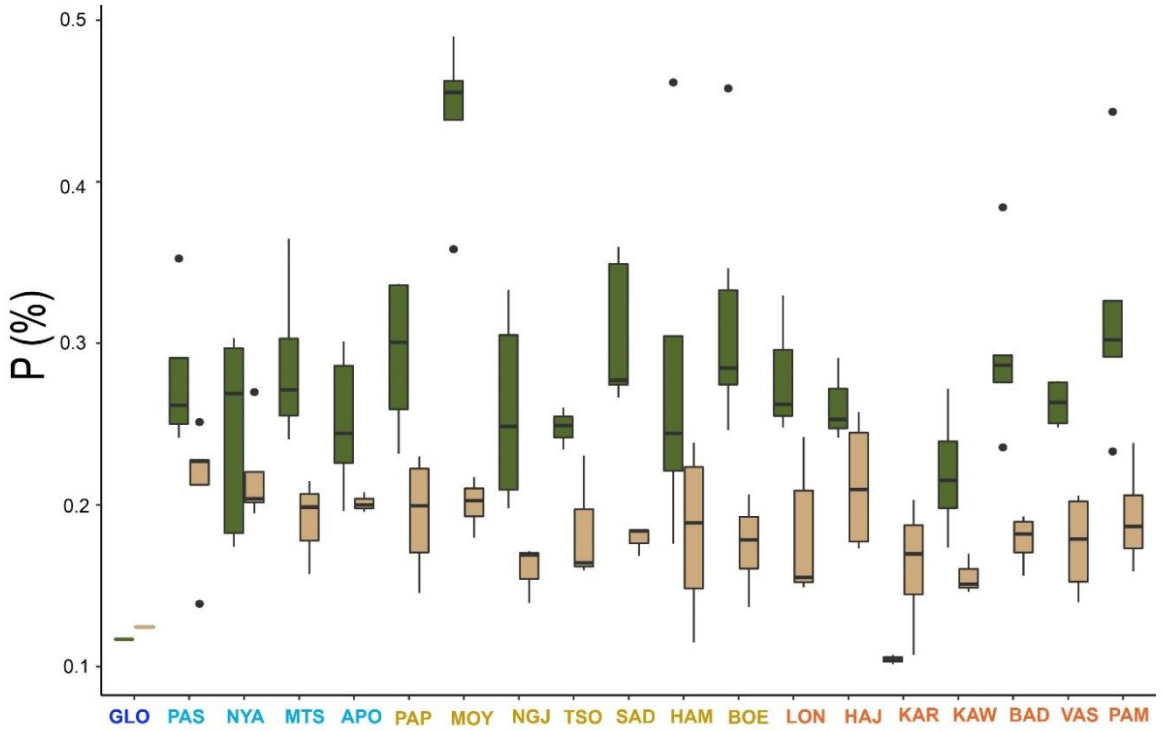


Figure 72. Taux de phosphore (P) dans les feuilles (vert) et rhizomes (marron) de *Thalassia hemprichii* (valeurs en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : très faibles à faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

Tableau 29. Résultats des valeurs en isotopes stables ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$) (‰), azote (%) et carbone (C) (%) et C/N dans les feuilles d'*Halodule uninervis* (moyenne ± écart-type) pour chaque station échantillonnée en 2018 à Mayotte. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

Station	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	N	C	C/N
PAS	1,32 ± 0,38	-8,01 ± 0,10	2,95 ± 0,10	40,81 ± 0,38	13,87 ± 0,35
NYA	2,10 ± 0,10	-10,06 ± 0,05	1,89 ± 0,05	36,45 ± 0,55	19,42 ± 0,28
PAP	2,51 ± 0,16	-9,94 ± 0,12	2,19 ± 0,10	36,79 ± 0,12	16,88 ± 0,48
HAM	4,65 ± 0,19	-10,19 ± 0,13	2 ± 0,07	36,26 ± 0,82	18,15 ± 0,18
BOE	2,17 ± 0,18	-9,81 ± 0,05	2,51 ± 0,07	40,93 ± 0,42	16,4 ± 0,44
LON	-0,13 ± 0,19	-10,30 ± 0,08	2,8 ± 0,07	37,01 ± 0,62	13,24 ± 0,26
HAJ	-0,87 ± 0,38	-8,51 ± 0,04	3,18 ± 0,09	40,38 ± 0,96	12,81 ± 0,15
BAD	-0,78 ± 0,36	-9,05 ± 0,11	3,23 ± 0,06	41,23 ± 0,66	12,76 ± 0,23
VAS	2,46 ± 0,28	-8,64 ± 0,21	3,16 ± 0,06	41,14 ± 0,15	13,03 ± 0,23
PAM	5,25 ± 0,18	-8,89 ± 0,09	2,42 ± 0,05	39,73 ± 0,20	16,43 ± 0,27

Tableau 30. Résultats des ANOVA à deux facteurs évaluant l'effet « station » et l'effet « pression » sur les paramètres physiologiques des feuilles (F Th) et des rhizomes (R Th) de *Thalassia hemprichii*. Les résultats en italique correspondent aux données ne respectant pas les conditions nécessaires pour faire une ANOVA, mais dont les résultats sont tout de même présentés. Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : Test F.

Paramètres feuilles	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	Paramètres rhizomes	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
δ^{13}C F Th						**δ^{13}C R Th**					
Pression	1	1,25	1,254	31,33	***	Pression	1	0,35	0,3548	4,939	*
Station	16	38,68	2,417	60,39	***	Station	16	41,16	2,5723	35,807	***
δ^{15}N F Th						**δ^{15}N R Th**					
Pression	1	3,48	3,483	13,77	***	Pression	1	5,79	5,792	12,84	***
Station	16	290,48	18,155	71,79	***	Station	16	226,74	14,359	31,84	***
C/N F Th						**C/N R Th**					
Pression	1	0,58	0,584	1,435	ns	Pression	1	40	39,7	1,757	ns
Station	16	103,01	6,438	15,813	***	Station	16	6142	383,9	16,979	***
N F Th						**N R Th**					
Pression	1	0,044	0,04353	1,721	ns	Pression	1	0,213	0,2131	7,813	**
Station	16	3,975	0,24841	9,819	***	Station	16	5,645	0,3528	12,933	***
P F Th						**P R Th**					
Pression	1	0,02958	0,02958	14,452	***	Pression	1	612560	612560	5,13	*
Station	16	0,21652	0,013532	6,612	***	Station	16	1431429	89464	0,749	ns
Cr F Th						**Cr R Th**					
Pression	1	14,3	14,32	4,953	*	Pression	1	0	0,001	0,008	ns
Station	16	656,6	41,04	14,192	***	Station	16	60,91	3,807	21,331	***
Mn F Th						**Mn R Th**					
Pression	1	2593	2593	28,66	***	Pression	1	30,96	30,961	129,92	***
Station	16	55309	3457	38,21	***	Station	16	74,9	4,681	19,64	***
Fe F Th						**Fe R Th**					
Pression	1	532185	532185	15,912	***	Pression	1	296472838	296472838	44,793	***
Station	16	4175481	260968	7,803	***	Station	16	846475663	52904729	7,993	***
Ni F Th						**Ni R Th**					
Pression	1	24,4	24,401	21,905	***	Pression	1	10,6	10,597	9,759	**
Station	16	63,18	3,949	3,545	***	Station	16	331,3	20,705	19,068	***
Cu F Th						**Cu R Th**					
Pression	1	40	39,96	9,028	**	Pression	1	6,427	6,427	117,86	***
Station	16	555,7	34,73	7,846	***	Station	16	4,162	0,26	4,77	****
Zn F Th						**Zn R Th**					
Pression	1	1424	1424	11,17	**	Pression	1	3,491	3,491	43,02	***
Station	16	10522	657,6	5,15	***	Station	16	19,431	1,214	14,96	***
Pb F Th						**Pb R Th**					
Pression	1	0,3899	0,3899	15,025	***	Pression	1	2,93	2,9296	21,19	***
Station	16	1,4642	0,0915	3,527	***	Station	16	43,75	2,7345	19,78	***
Cd F Th						**Cd R Th**					
Pression	*1*	*135815*	*135815*	*103,72*	***	Pression	1	0,174	0,1736	2,075	ns
Station	*16*	*523420*	*523420*	*24,98*	***	Station	16	16,564	1,0353	12,374	***

6.2.2. Paramètres morphologiques

6.2.2.1. Caractéristiques morphologiques de Thalassia hemprichii à Mayotte

Les caractéristiques morphologiques des plants de *T. hemprichii* sont présentées sur les Figure 73 à Figure 81. Les plants sont caractérisés par des feuilles courtes et courbées (Figure 14), dont les longueurs et les largeurs moyennes sont respectivement de 2,88 ± 1,61 cm et 0,37 ± 0,07 cm. Chaque plant est constitué en moyenne de 3,36 ± 0,80 feuilles.

La biomasse foliaire par plant est variable selon les stations (Figure 76). A Passe en S (PAS) par exemple, elle est significativement plus faible qu'à Kawéni (KAW) (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 76).

Le taux de feuilles présentant des nécroses et des marques de broutage varient selon les stations, mais pas en fonction du gradient de pressions anthropiques présumées (Tableau 31).

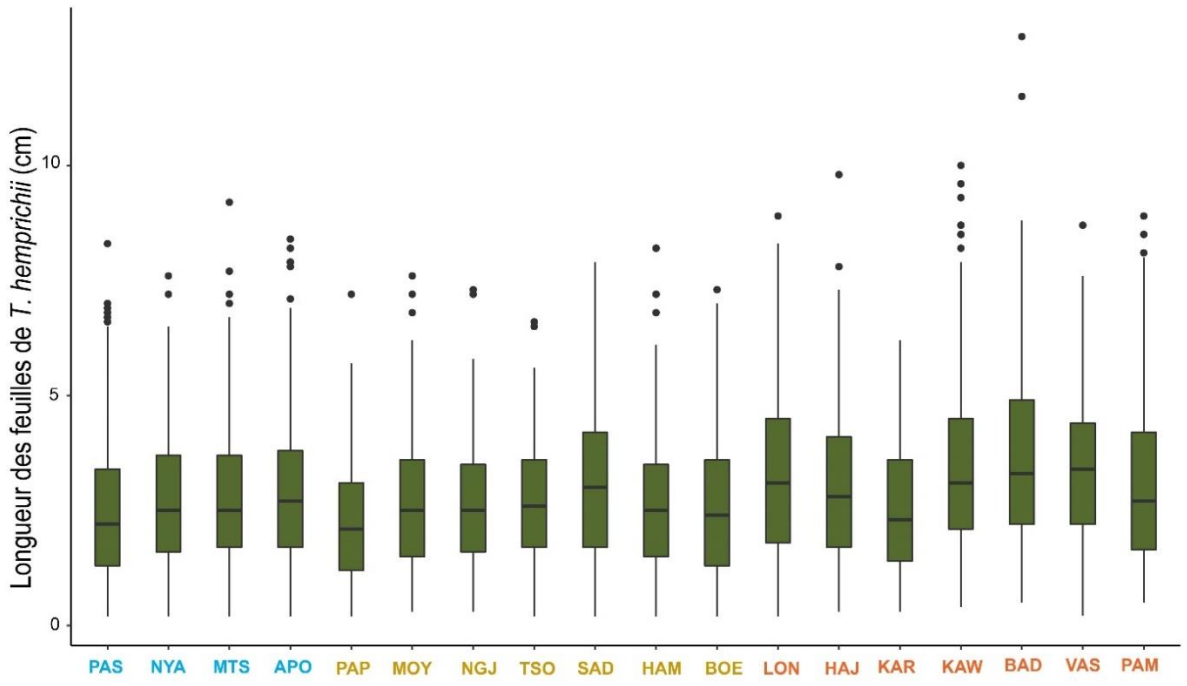


Figure 73. Longueur des feuilles de *Thalassia hemprichii* (valeurs en cm). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

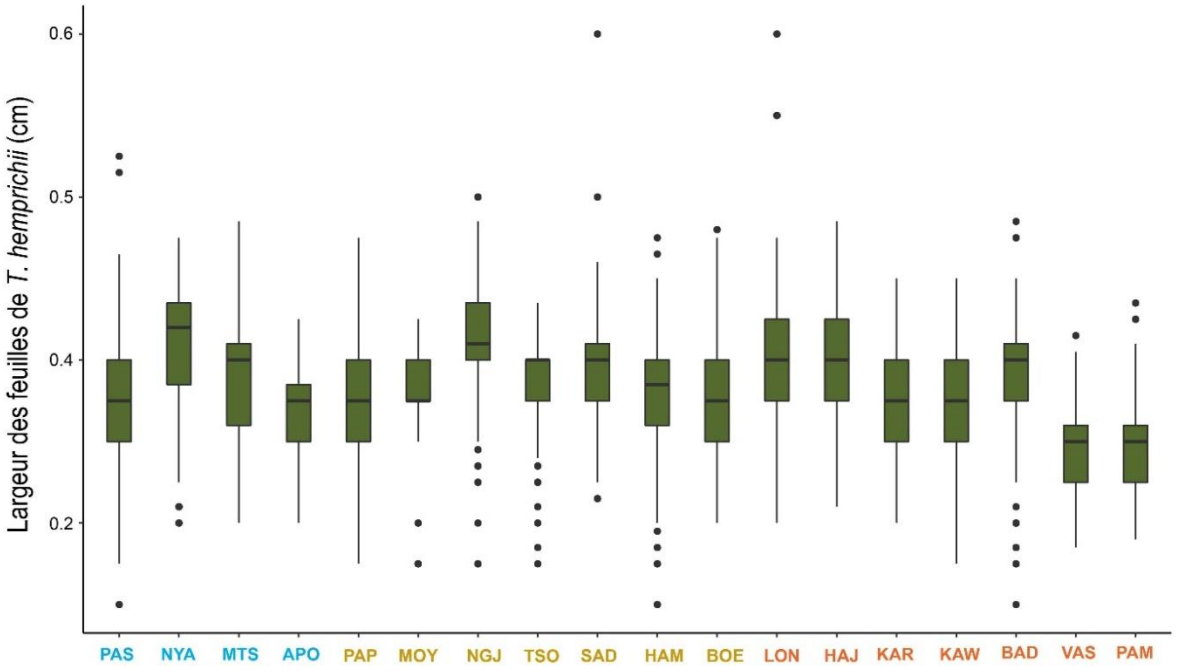


Figure 74. Largeur des feuilles de *Thalassia hemprichii* (valeurs en cm). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

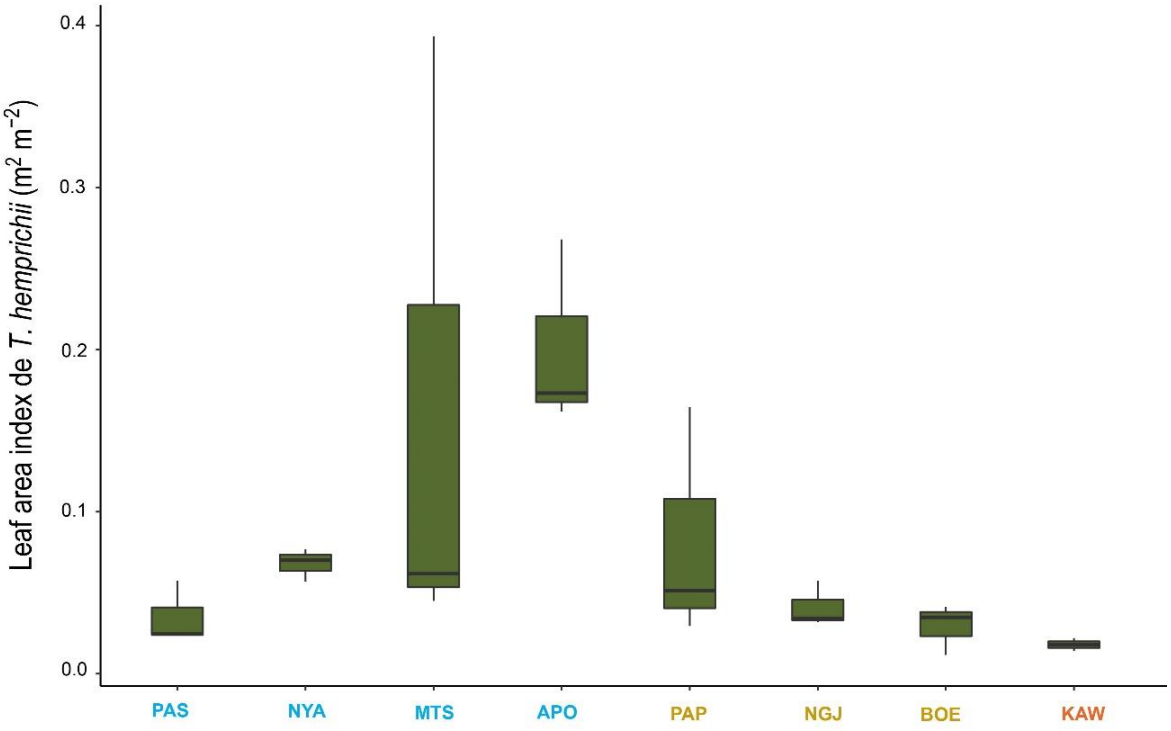


Figure 75. *LAI* (*Leaf area index*) calculé pour *Thalasssia hemprichii* (valeurs en m^2m^{-2}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

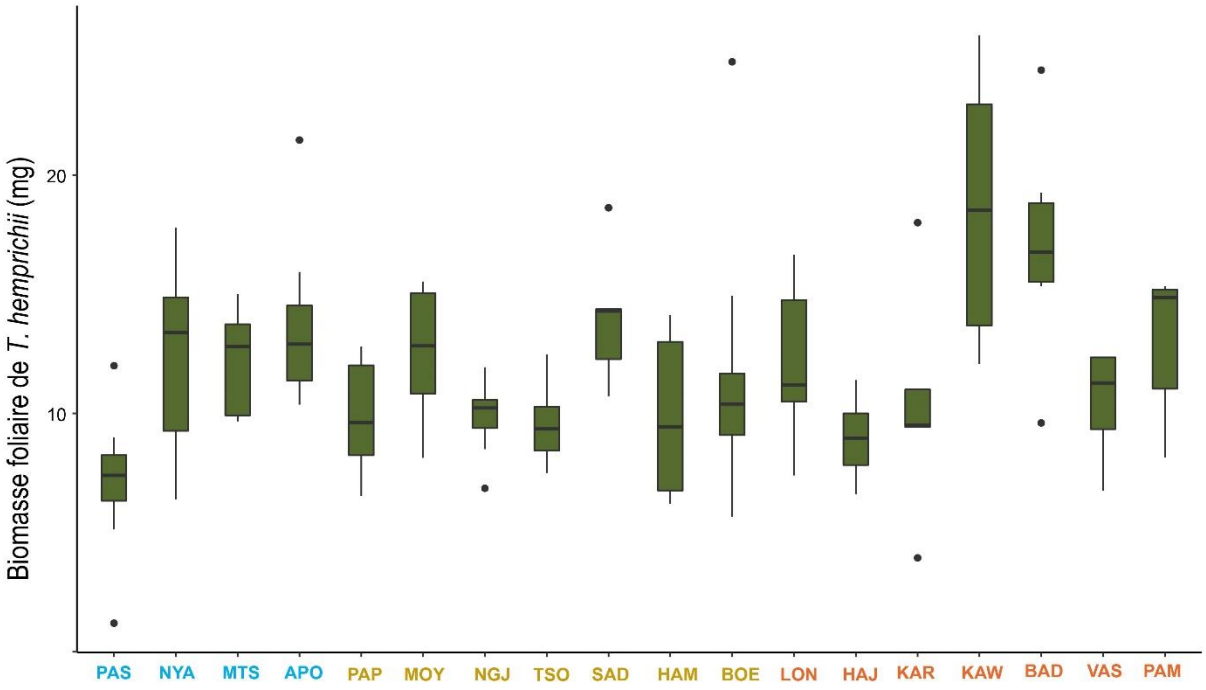


Figure 76. Biomasse foliaire de *Thalassia hemprichii* (valeurs en mg de matière sèche). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

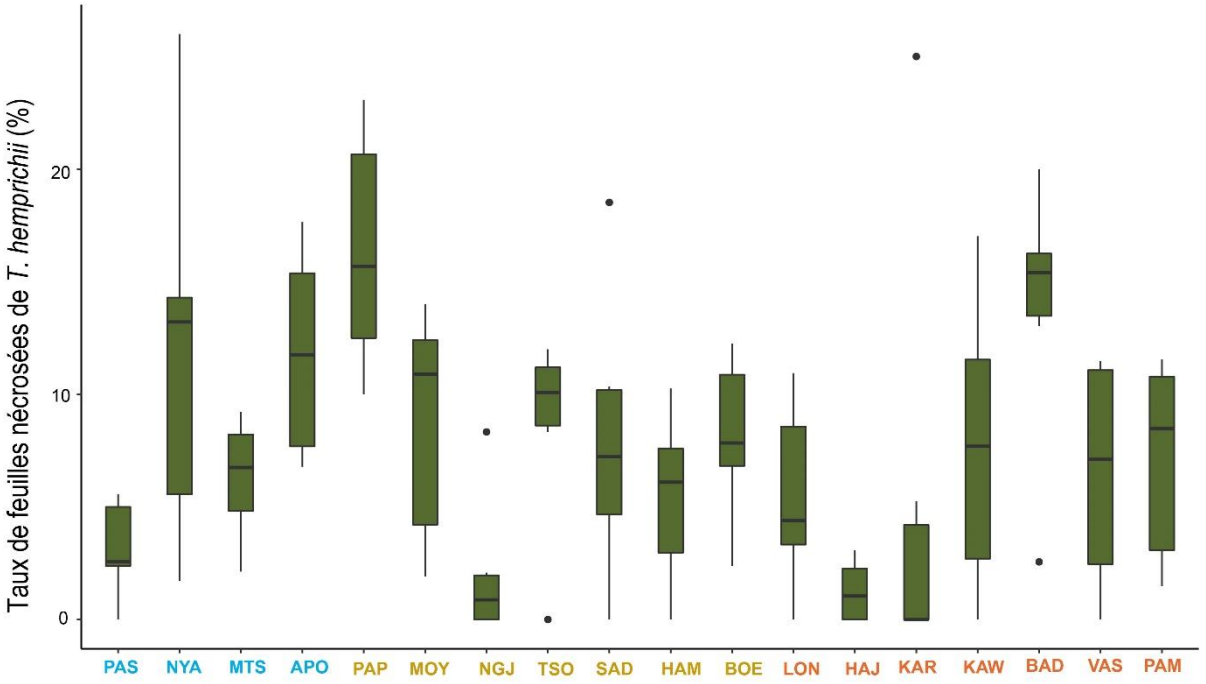


Figure 77. Taux de feuilles de *Thalassia hemprichii* présentant des nécroses (valeur en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

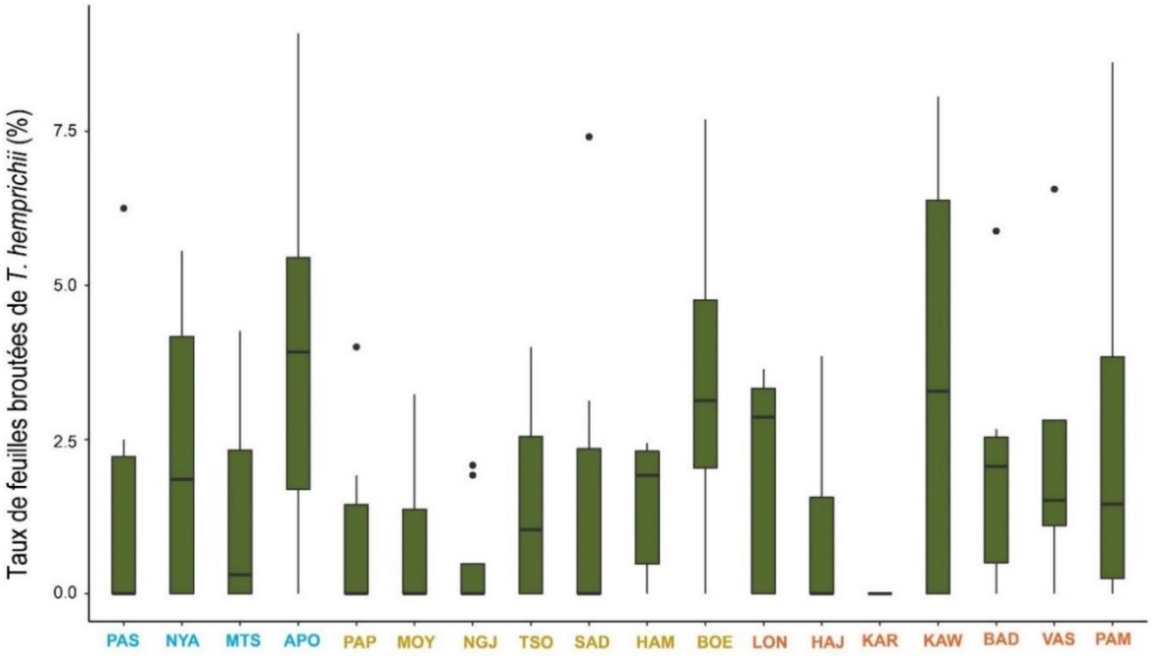


Figure 78. Taux de feuilles de *Thalassia hemprichii* présentant des marques de broutage (valeur en %). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

Tableau 31. Résultats des ANOVA à deux facteurs réalisées sur les données morphologiques des plants de *Thalassia hemprichii*. Df : degré de liberté, Sum Sq : somme des carrrés, Mean Sq : carrés moyens, F : test F, ns : non significatif.

Paramètres feuilles	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
Nombre feuilles par plant					
Pression	1	18	17,931	30,43	***
Station	16	272	16,985	28,82	***
Longueur des feuilles					
Pression	1	316	316,21	130,7	***
Station	16	422	26,37	10,9	***
Largeur des feuilles					
Pression	1	0,247	0,2472	52,85	***
Station	16	6,759	0,4224	90,32	***
Biomasse foliaire					
Pression	1	79,2	79,17	5,974	*
Station	16	880,4	55,02	4,152	***
Taux de feuilles nécrosées					
Pression	1	40,9	40,92	2,201	ns
Station	16	1958,6	122,41	6,584	***
Taux de feuilles broutées					
Pression	1	0,1	0,067	0,018	ns
Station	16	116,8	7,303	1,924	*
Leaf area Index (LAI)					
Pression	1	5,369	5,369	12,89	**
Station	6	6,409	1,068	2,565	ns

6.2.2.2. *Caractéristiques morphologiques de Thalassia hemprichii à Grande Glorieuse*

Les principales caractéristiques morphologiques des plants de *T. hemprichii* de Grande Glorieuse sont présentées sur la Figure 79. Les longueurs et les largeurs moyennes sont respectivement de 3,55 ± 1,96 cm et 0,41 ± 0,08 cm ; ces valeurs étant significativement plus élevées que celles mesurées sur les plants de Mayotte (T test, $p < 0,05$). Les plants des Glorieuses sont constitués en moyenne de 3,39 ± 0,65 feuilles, valeur similaire à celles mesurée à Mayotte (3,36 ± 0,80).

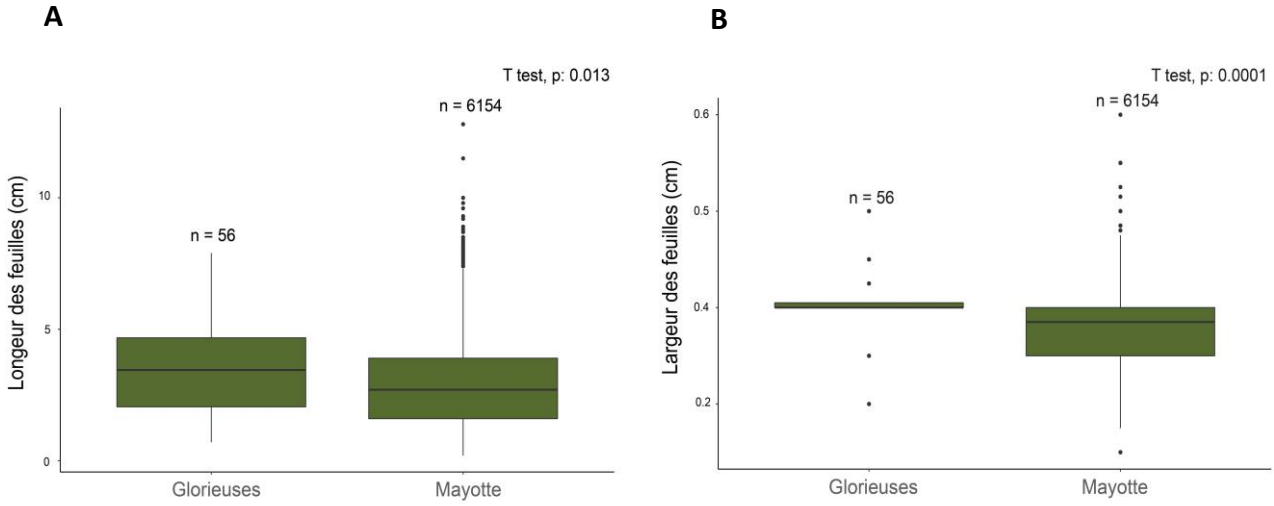


Figure 79. Longueur (A) et largeur (B) des feuilles de *Thalassia hemprichii* des Glorieuses et de Mayotte.

6.2.3. Paramètres structuraux

Les principaux résultats des paramètres structuraux obtenus à Mayotte sont présentés sur la Figure 80. Sept espèces de phanérogames marines ont été observées au sein des herbiers intertidaux et peu profonds étudiés (Figure 80). *Halodule uninervis* est présente dans toute les stations et est souvent abondante.

Le recouvrement des phanérogames est compris entre 3,81 ± 3,03 % et 36,73 ± 21,67 %. La densité de *T. hemprichii* varie selon les sites entre 0 et 181,8 ± 132,4 plants.m^{-2} et est pour la majorité des stations inférieure à 100 plants.m^{-2}, excepté à Apondra (APO) et Papani (PAP).

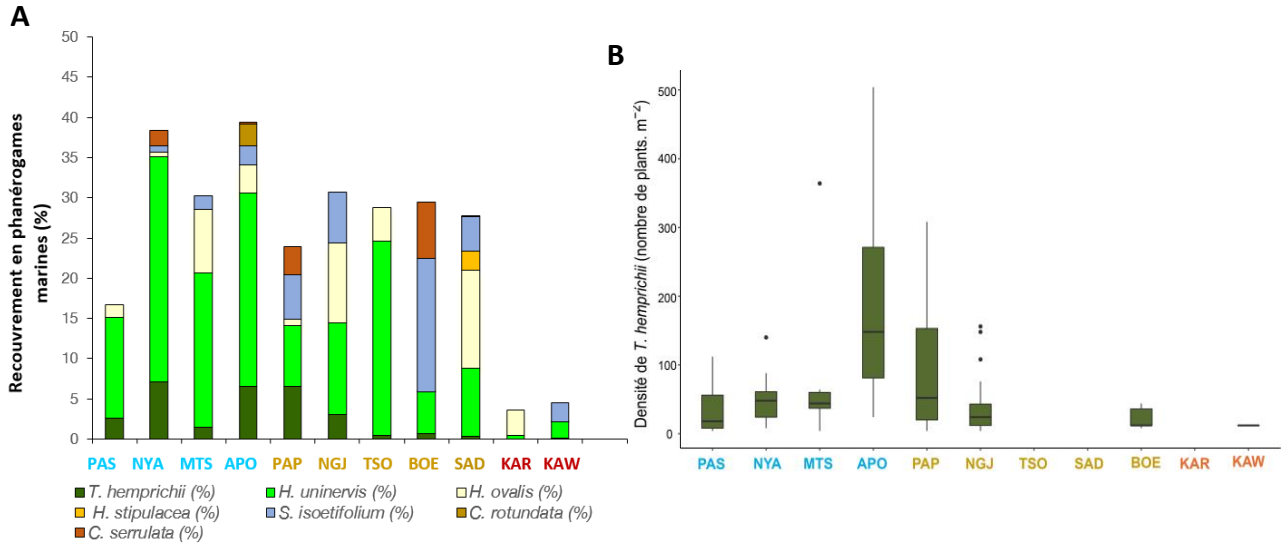


Figure 80. A : Recouvrement selon les espèces de phanérogames marines (valeur en %). B : densité de *Thalassia hemprichii* (nombre de plant.m^{-2}). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques potentielles : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevée (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

6.2.4. Communautés associées

6.2.4.1. Epibioses foliaires

Les résultats des données de la biomasse des épibioses foliaires de *T. hemprichii* sont présentés en Figure 81. Ils ne révèlent pas de différences significatives entre les stations (ANOVA, $p > 0,05$), mais traduisent un effet significatif du gradient (ANOVA, $p < 0,001$). Les données des stations de Passe en S (PAS), Longoni (LON), Hajungua (HAJ), Karoni (KAR) et Kawéni (KAW) sont hétérogènes (gamme de valeurs plus élevée) au sein d'une même station (Figure 81).

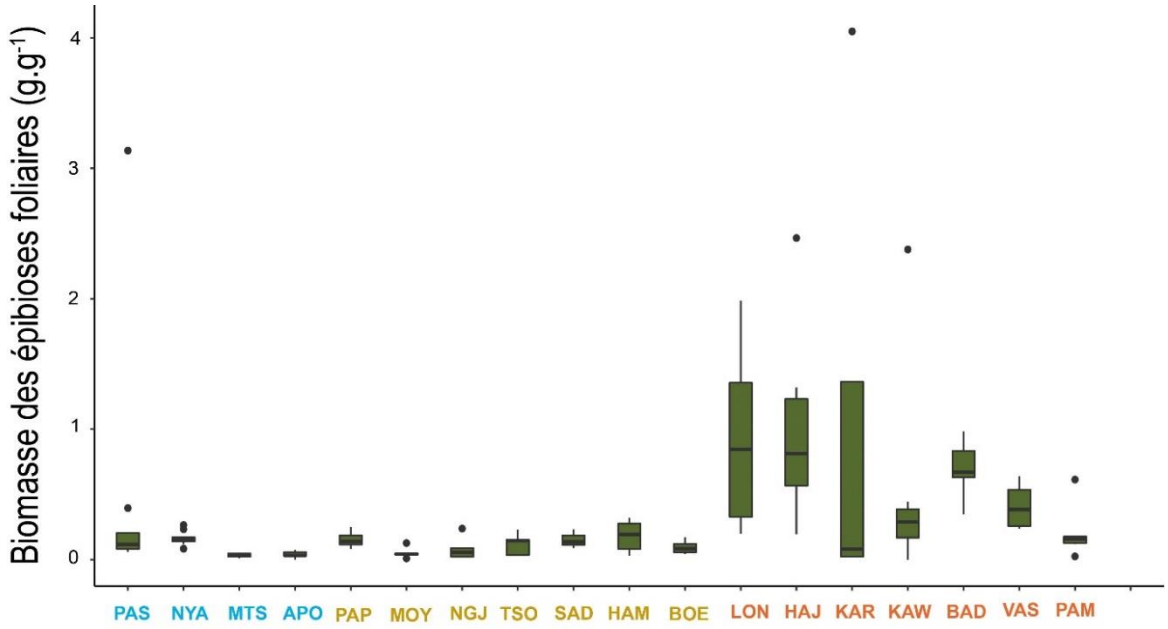


Figure 81. Biomasse sèche des épibioses foliaires de *Thalassia hemprichii* rapportée à la biomasse sèche des feuilles ($g.g^{-1}$). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

6.2.3.2. Flore macroalgale

Les relevés des macroalgues associées aux herbiers intertidaux étudiés révèlent des recouvrements moyens inférieurs à 20 % et variables selon les stations et le gradient de pressions anthropiques considéré (Figure 82). Aucune macroalgue n'a été relevée à Passe en S (PAS). A l'inverse, Apondra (APO) est la station présentant la couverture en macroalgues la plus importante. De manière générale, les Phaeophyceae sont largement représentées avec une dominance des genres *Padina* sp., puis *Dictyota* sp.

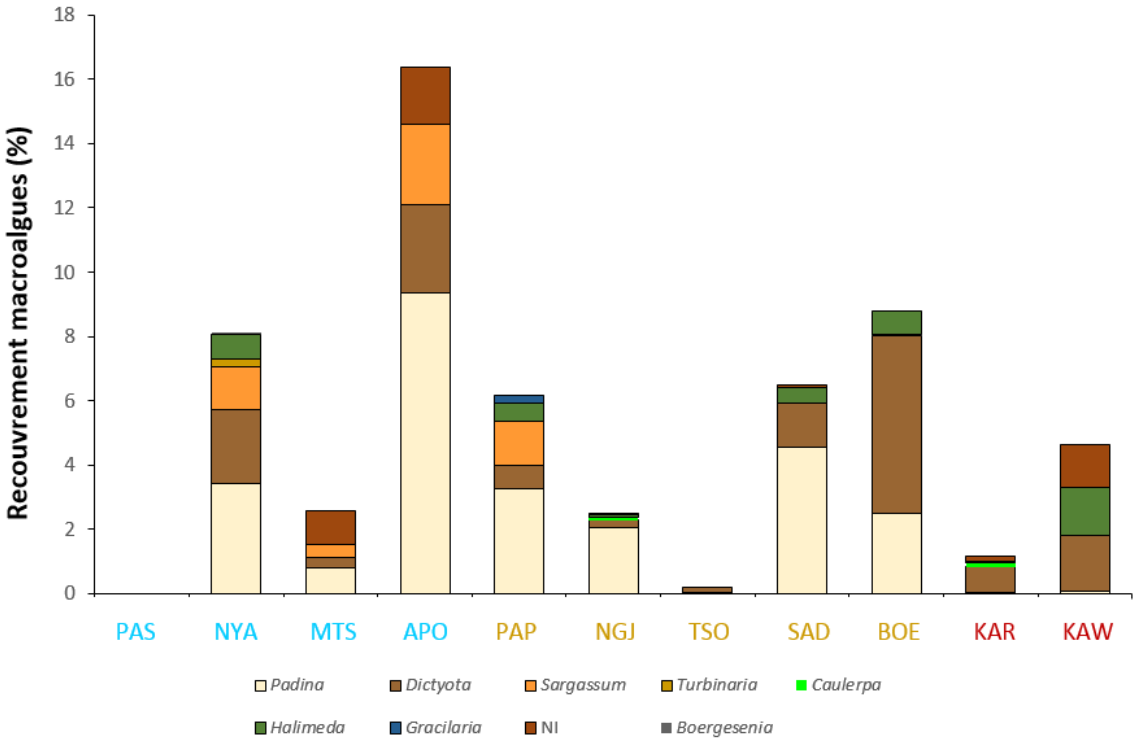


Figure 82. Pourcentage de recouvrement en macroalgues (par genre) à l'échelle des 10 stations échantillonnées. NI : non identifié. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

6.2.4.3. Faune benthique

Les données de faune benthique sont présentées dans le Tableau 32 et sur les Figure 83 et Figure 84. M'tsamboro (MTS) et Apondra (APO) figurent parmi les stations d'herbiers étudiées les plus riches. Bien que non présentées dans ces résultats, les Gobiidés en association avec les crevettes taupes (*Neaxius acanthus*, Figure 83D) en terriers sont également présentes en forte abondance dans certains herbiers).

Tableau 32. Abondance de la faune benthique par taxon pour les 10 stations d'herbiers échantillonnées (données moyennées à l'échelle des trois transects par station). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

Stations	Cnidaires		Echinodermes				Mollusques		Crustacés
	Coraux	Eponges	Etoiles de mer	Ophiures	Oursins	Holothuries	Gastéropodes	Céphalopodes	
PAS	0	0	0	0	3	0	35	0	0
NYA	0	0	0	32	1	0	5	0	2
MTS	1	0	0	0	27	2	22	0	0
APO	3	9	0	0	17	0	17	0	0
PAP	0	0	0	36	6	0	1	0	0
NGJ	7	0	0	0	0	4	0	0	0
TSO	0	0	0	0	0	0	0	0	0
SAD	17	1	0	4	3	0	0	0	0
BOE	0	0	0	0	75	0	0	2	0
KAR	6	0	0	0	0	0	0	0	0
KAW	0	75	1	0	0	2	0	0	0

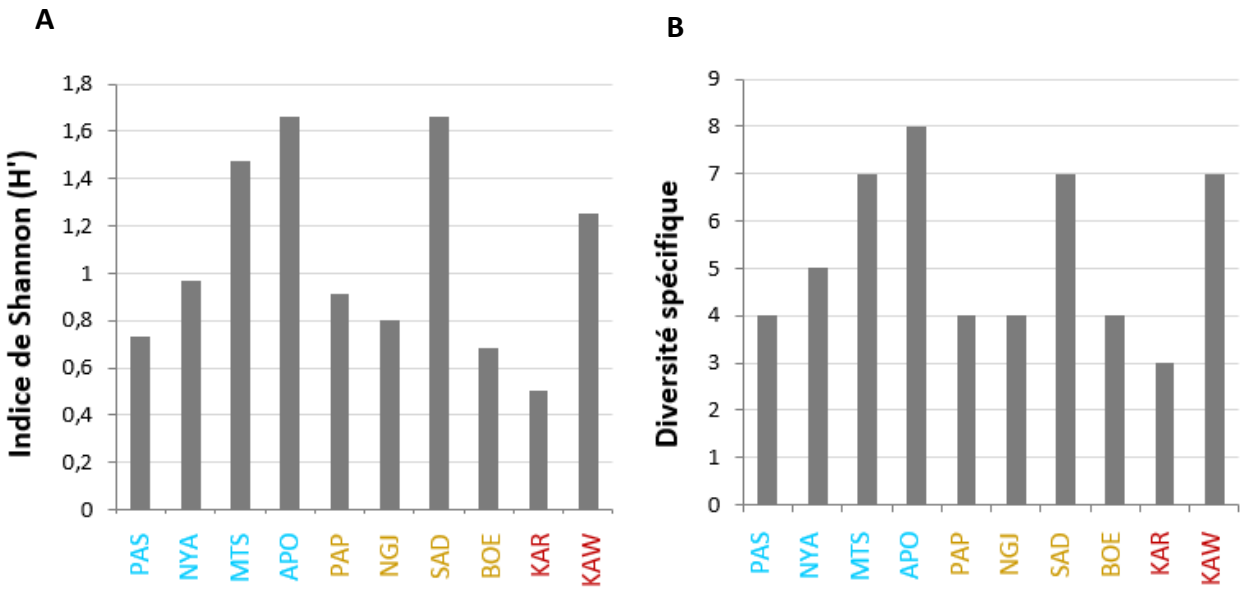


Figure 83. Présentation de l'indice de Shannon (H')(A) et de la diversité spécifique (B). Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

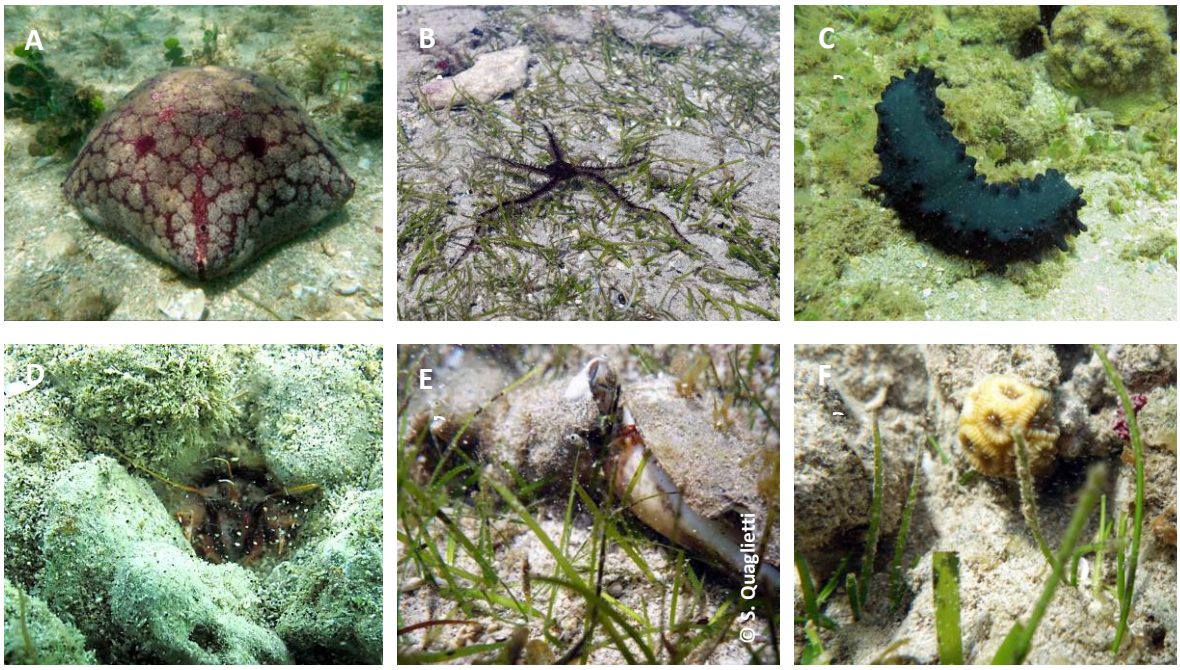


Figure 84. Illustration de la faune benthique épigée dominante associée aux herbiers intertidaux de Mayotte : A : *Halityle regularis*, B : *Breviturma pica*, C : *Holothuria atra*, D : *Neaxius acanthus*, E : *Conus geographus*, F : *Montastrea* sp.

6.2.5. Paramètres des sédiments

Les résultats des analyses sédimentaires menées à l'échelle des 18 stations étudiées sont présentées sur les Figure 85 àFigure 87. Les taux de matière organique dans les sédiments sont variables selon les stations, la vasière des Badamiers (VAS) présentant les valeurs moyennes les plus élevées (5,2 %), et la station de M'tsambroro (MTS) les plus faibles (1,96 %).

Les sédiments sont majoritairement carbonatés avec des taux supérieurs à 70 %, à l'exception de ceux collectés à Apondra (APO) pour lesquels les valeurs obtenues sont variables Figure 86.

Les taux de pélites sont également variables selon les stations échantillonnées, et au sein d'une même station comme pour Sada (SAD) (Figure 87). Les sédiments de Hamjago (HAM), Papani (PAP), Moya (MOY), Tsoha (TSO), Kaweni (KAW) et Passe en S (PAS) ne contiennent pas de pélites.

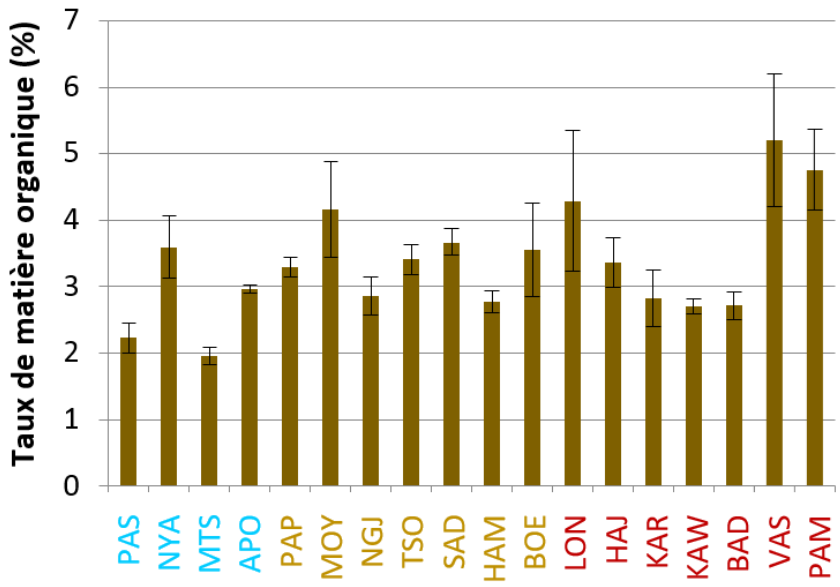


Figure 85. Taux de matière organique dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

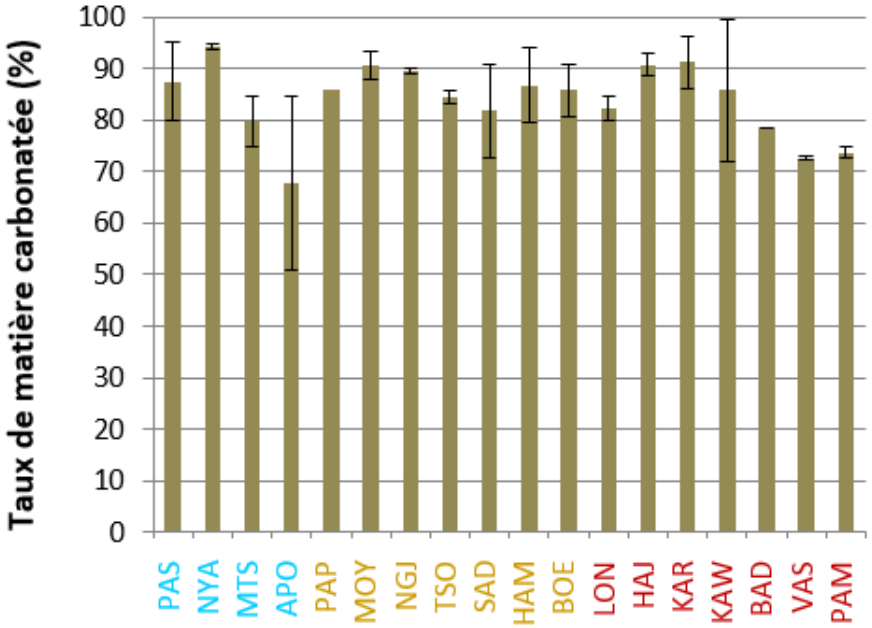


Figure 86. Taux de carbonates dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

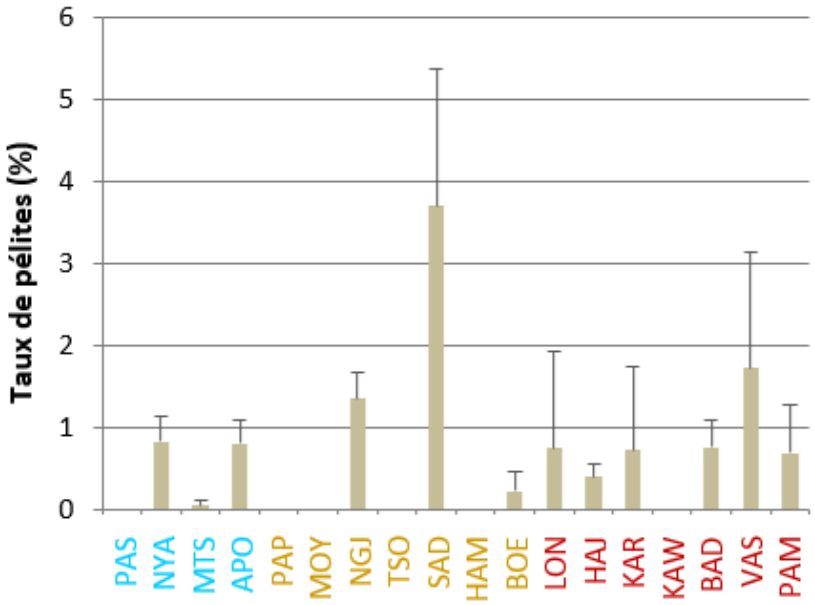


Figure 87. Taux de pélites dans les sédiments prélevés dans les 18 stations étudiées. Les stations sont classées selon les pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge), telles que définies dans le Tableau 13.

6.6. Discussion

6.6.1. Caractérisation des herbiers intertidaux de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples

Afin d'étudier les effets potentiels des pressions anthropiques locales sur les herbiers marins, la réponse de 61 paramètres représentant les différents compartiments biologiques de l'écosystème formé par les herbiers, de la physiologie à l'écosystème, incluant les communautés associées, a été évaluée le long d'un gradient de pressions anthropiques présumé. L'objectif de cette approche intégrative est de mieux comprendre la physiologie, la structure et le fonctionnement des herbiers intertidaux, peu profonds et pâturés de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples.

Les analyses physiologiques révèlent la diversité des sources anthropiques potentielles à l'échelle des 18 stations étudiées.

Excepté pour le chrome et le cadmium, les éléments traces étudiés révèlent des différences significatives selon les stations et leur positionnement le long du gradient de pressions anthropiques (Tableau 30). Si les valeurs en fer dans les feuilles sont en cohérence avec les valeurs de la littérature (de 20 à 1760 $\mu g.g^{-1}$), les valeurs en manganèse présentent un ordre de grandeur plus étendu que les valeurs publiées (de 10 à 145 $\mu g.g^{-1}$; Vonk et al., 2018), fournissant de nouvelles données de référence pour cet élément dans les feuilles de *T. hemprichii*. A noter que des valeurs en manganèse supérieures à la norme ont été relevées (Pareto et Asconit, 2013).

De manière générale, peu de données ont été publiées concernant les teneurs de ces éléments dans les rhizomes de ces phanérogames marines tropicales qui semblent davantage accumulateurs que les feuilles. Cette capacité intégratrice des rhizomes est également démontrée par les résultats obtenus sur la même espèce en Nouvelle-Calédonie (**Chapitre 9**).

Le zinc, élément présent dans certaines peintures (antisalissure et antirouille) et comme base de certaines toitures, peut être lessivé jusque dans les eaux côtières et s'accumuler dans les tissus des phanérogames marines. Comme pour l'ensemble des éléments toxiques, l'accumulation du plomb dans les tissus des phanérogames marines est le reflet d'une pollution métallique d'origine anthropique (Singh et Turner, 2009 ; Berto et al., 2012 ; Baldantoni et al., 2018). La présence de cet élément dans les tissus de *T. hemprichii* pourrait résulter du trafic routier et maritime, voire aérien, le plomb figurant parmi les composés de certains carburants. Il est intéressant de noter que les deux stations les plus enrichies en plomb sont situées sur Petite-Terre, partie la plus densément peuplée de

Mayotte ; celle de la Vasière des Badamiers située à proximité de la zone portuaire et de plaisance de Dzaoudzi et celle de Pamandzi à proximité de l'aéroport. De manière générale, si les données disponibles dans la littérature ne permettent pas de définir des seuils de toxicité pour les espèces ici étudiées, l'accumulation des éléments métalliques dans ces végétaux marins peut s'avérer nocive pour les organismes herbivores supérieurs de la chaîne trophique (Prange et Dennison, 2000 ; Lin et al., 2016), tels que les tortues marines (Agostinho et al., 2020) et les dugongs principaux méga-herbivores à Mayotte.

Il conviendrait cependant d'approfondir ces analyses des métaux traces en tenant compte de la géologie de l'île, alternant sols alluviaux (généralement enrichis en manganèse, zinc, cobalt et cuivre selon Sorokina et Zarubina, 2013), mafiques (riches en fer et en magnésium) notamment dans le sud de l'île, et roches volcaniques (composé de silice, aluminium, fer et magnésium) (p. ex. Petite-Terre) (Lacquement et al., 2013 ; Puyraveau, 2016). L'analyse de ces éléments dans les sédiments pourrait apporter des éléments utiles pour l'interprétation des résultats obtenus dans les tissus des phanérogames marines.

Les herbiers étudiés étant sous la contrainte du marnage, ils sont soumis, entre autres, à des variations des conditions de lumière. Ceci peut expliquer les résultats hétérogènes obtenus pour le $\delta^{13}C$ (Figure 67). En effet, l'analyse du $\delta^{13}C$, reconnue comme un bon indicateur des conditions de lumière auxquelles sont soumises les herbiers (Farquhar et al., 1989 ; Serrano et al., 2011), semble peu pertinent en milieu intertidal. Les signatures du $\delta^{15}N$ présentent une gamme importante de valeurs (amplitude de 8,25 ‰) et fluctuent d'une station à l'autre (Figure 68). Les valeurs les plus élevées sont observées à Pamandzi (6,84 ‰). Elles peuvent traduire une influence de la matière organique drainée par les eaux usées urbaines ou les effluents agricoles (p. ex. Schubert et al., 2013 ; Jones et al., 2018). Les valeurs de $\delta^{15}N$ les plus faibles enregistrées à Hajungua (-2,08 ‰) pourraient traduire la présence d'engrais et fertilisants inorganiques ou révéler le recyclage des nutriments par les communautés microbiennes (Cole et al., 2006 ; Erisman et al., 2008 ; Walton et al., 2016). De manière générale, compte tenu de cette variabilité inter-stations (Figure 68, Tableau 29), on peut émettre l'hypothèse que les sources d'azote inorganique dans le milieu sont diverses. Il est ainsi difficile d'aller plus loin dans la recherche des sources liées aux signatures isotopiques, intérêt principal de l'utilisation du $\delta^{15}N$ comme bioindicateur (p. ex. Fourqurean et al., 1997). Enfin, malgré cette variation observée entre les stations dans cette étude, il est intéressant de noter que la corrélation spatiale entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *T. hemprichii* et d'*H. uninervis* soutient l'hypothèse selon laquelle le $\delta^{15}N$ mesuré dans les feuilles des phanérogames marines est lié à la source locale d'azote inorganique dissous (eau et sédiments), comme observé aux Antilles (**Chapitre 5**), en Australie, au Japon et aux Fidji (Grice et al., 1996 ; Yamamuro et al., 2003).

De la même manière, la corrélation entre le rapport isotopique stable de l'azote mesuré dans les feuilles et les rhizomes de *T. hemprichii* illustre la capacité d'assimilation de ces éléments par les feuilles et les rhizomes (**Chapitres 5** et **9**).

Les teneurs en azote obtenues dans les tissus révèlent que les herbiers sont enrichis. Dans la littérature les valeurs référencées pour cet élément sont comprises entre 0,91 et 2,28 %, pour *T. hemprichii* (Duarte, 1990 ; Govers et al., 2014 ; Yang et al., 2018 ; **Chapitre 9**) et entre 1,5 à 3,11 % pour *H. uninervis* (Duarte, 1990 ; Vonk et al., 2018). Les valeurs en phosphore mesurées dans les échantillons de *T. hemprichii* (moyenne : 0,28 ± 0,8 %) sont conformes aux données de la littérature (moyenne : 0,26 %, Vonk et al., 2018 pour une revue). De manière inattendue, les valeurs les plus faibles en phosphore sont enregistrées au niveau de la station anthropisée de Kaweni et les valeurs les plus élevées dans celle de Moya, considérée comme relativement éloignée des influences anthropiques (Tableau 13, Figure 72). Il est intéressant de noter que la baie de Moya (ici Moya 2), est reconnue comme une zone de ponte et d'alimentation des tortues vertes. Les herbiers ne semblent pas limités d'après les seuils proposés par Duarte (1990) à 1,8 % pour l'azote et à 0,4 % pour le phosphore dans les feuilles des phanérogames marines. Considérant ces conditions potentiellement euthrophes, on peut émettre l'hypothèse que la faculté des plantes à intégrer ces nutriments présents dans la colonne d'eau et dans le sédiment sera moindre. Contrairement aux résultats obtenus pour les autres régions d'étude (**Chapitres 5** et **9**), à Mayotte de manière générale (excepté Moya) il n'y a pas d'effet du gradient de pression anthropique (Tableau 30) pour ces nutriments chez *T. hemprichii* à l'échelle des 18 stations étudiées, ce qui est contraire aux données de la littérature (p. ex. Govers et al., 2014b ; Roca et al., 2016 ; Yang et al., 2018 ; Tableau 11 ; **Chapitre 3**).

Ainsi, l'hypothèse peut être posée que les effets cumulés des pressions anthropiques (rejets de nutriments) et naturelles (herbivorie) sur les taux de nutriments dans les tissus de ces plantes générateurs soient générateurs d'une réponse complexe interactive (p. ex. antagoniste, synergique), comme cela a pu être démontré pour d'autres écosystèmes (Soria et al., 2020). S'il est globalement avéré que les tissus des herbiers intègrent les nutriments de la colonne d'eau et du sédiment, notamment issus des rejets anthropiques (Burkholder et al., 2007 ; **Chapitres 3**, **5**, **7** et **9**), des études attestent par ailleurs une augmentation de la teneur en nutriments des feuilles des phanérogames marines sous l'effet de l'herbivorie (Bjorndal, 1980 ; Aragones et al., 2006 ; Moran et Bjorndal, 2007 ; Hernández et van Tussenbroek, 2014). De cette activité de broutage par les méga-herbivores résulte une proportion plus élevée de jeunes plantes plus riches en nutriments, conséquence d'une productivité foliaire plus importante (Alcoverro et al., 2001 ; Alcoverro et Mariani, 2002 ; Bjorndal, 1980). L'augmentation des nutriments dans les tissus peut conduire à améliorer l'appétence des méga-herbivores ainsi que la qualité nutritionnelle des plantes, et de ce fait l'intensité de l'herbivorie (Prado

et al., 2010 ; Valentine et Heck, 1991). De plus, Christianen et al. (2012) ont démontré que le broutage par *Chelonia mydas* induisait une augmentation de la tolérance des phanérogames marines à l'eutrophisation, un mécanisme adaptatif pouvant expliquer les tendances ici obtenues. On peut également émettre l'hypothèse que ces niveaux importants de nutriments dans les tissus résulteraient d'une adaptation de ces plantes pour résister à la pression d'herbivorie. Enfin, l'hypothèse d'un enrichissement des herbiers par le relargage des déjections des tortues marines dans le milieu semble peu probable, l'abondance des tortues à l'échelle du lagon étant variable (Roos et al., 2005) (contrairement aux teneurs en azote ici relevées dans les feuilles de *T. hemprichii*) et considérant l'effet de dilution et le transport des fèces par hydrodynamisme (Balazs et al., 1993).

Les résultats révèlent par ailleurs des ratios C/N moyens chez *T. hemprichii* et *H. uninervis* inférieurs à 17, traduisant une faible résistance mécanique à l'herbivorie pour ces deux espèces (de los Santos et al., 2012) ainsi que leur adéquation aux besoins nutritifs des herbivores (Russell-Hunter, 1970). Ce faible ratio peut également être le signe d'un épuisement du stock de carbone des plantes. Ceci corroborerait les théories proposées par Dawes et al. (1979) et Fourqurean et al. (2010) selon lesquelles une diminution du stockage des glucides dans les rhizomes des plantes, associée à une réduction de la taille des feuilles, peuvent révéler les prémices d'un déclin brutal des herbiers dans un contexte d'herbivorie.

Si certaines études ont déjà montré une préférence des tortues marines pour les espèces pionnières et opportunistes plus digestes (Zieman et al., 1984 ; Aragones et al., 2006), des travaux portant sur la compréhension du comportement alimentaire attestent de la préférence des tortues vertes pour l'espèce climacique *Thalassia* sp. (Kelkar et al., 2013a ; Christianen et al., 2019 ; Martínez López et al., 2019), ce qui a également été observé à Mayotte (p. ex. à N'Gouja, Ballorain, 2010). Cette préférence alimentaire peut être une cause de déclin des espèces climaciques (Kelkar et al., 2013a ; Kuiper-Linley et al., 2007 ; Lal et al., 2010 ; Martínez López et al., 2019) ; *T. hemprichii* étant particulièrement sensible à la pression d'herbivorie exercée par ces méga-herbivores en raison de sa croissance et de sa capacité de récupération particulièrement lentes (environ une décennie, Zieman et al., 1984 ; Marbà et Duarte, 1998, **Chapitre 3**, voir plus loin). De plus, cette espèce est faiblement dotée en composés chimiques de défense contre l'herbivorie (Vergés et al., 2007).

Au **niveau morphologique**, les mesures des caractéristiques foliaires de *T. hemprichii* révèlent des plants de petite taille (2,88 ± 1,61 cm), qu'il serait intéressant de comparer à des données morphologiques de spécimens situés sur des zones non accessibles aux tortues marines (p. ex. cages d'exclusion, protection naturelle dans des zones de substrat dur, etc.) ainsi que sur d'autres secteurs de la région. Cependant, il conviendrait de sélectionner uniquement les feuilles les plus longues, ou d'exclure au moins les feuilles naissantes du jeu de données analysé, afin de lisser ces mesures. Par

ailleurs, le *LAI* est possiblement moins robuste sur les herbiers mixtes et clairsemés, comme l'atteste les valeurs obtenues sur la station d'Apondra : *T. hemprichii* espèce ici ciblée, étant présente de manière hétérogène. Contrairement à d'autres études (p. ex. Romero et al., 2007), les données de nécroses foliaires obtenues pour *T. hemprichii* ne sont pas corrélées au gradient de pressions anthropiques présumées (Tableau 31). Ceci pourrait s'expliquer d'une part, par la spécificité de réponse de ce paramètre à l'hypersalinité (Roca et al., 2016 ; **Chapitre 5**), pression peu représentée dans notre gradient, et d'autre part, par l'âge des plants, supposés jeunes et potentiellement broutés avant de développer des nécroses foliaires et/ou des signes de sénescence caractérisant fréquemment les feuilles matures.

A l'échelle des plants, les données de biomasse foliaires révèlent des différences significatives entre les stations (Tableau 31). Sur la période 2004-2005, la biomasse foliaire de *T. hemprichii* avait été évaluée à 19,9 ± 32,5 $g.m^{-2}$ (Ballorain et., 2010). Par extrapolation de nos données de biomasse foliaire par plant et de densité pour cette espèce (39,66 ± 42,78 $pieds.m^{-2}$), la biomasse foliaire de *T. hemprichii* est évaluée à 0,39 ± 0,42 pieds m^{-2} en 2017. Bien que le mode d'évaluation et les zones de prélèvement à l'échelle du site diffèrent, cet écart, près de 50 fois inférieur aux données de Ballorain (2010), interpelle et l'hypothèse d'un déclin de la biomasse de *T. hemprichii* sous l'effet de la pression d'herbivorie est à envisager (voir ci-dessous). Sur la station de la Passe en S, la faible biomasse de l'herbier par rapport aux autres stations étudiées (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 76) pourrait s'expliquer par la localisation de la station (Figure 41). Située en bordure de passe, l'hydrodynamisme y est important, contrainte environnementale influençant la morphologie des plants (p.ex. Carruthers et al., 2003). Ainsi, comme discuté dans les **Chapitres 5** et **9**, la biomasse foliaire est un paramètre sensible à des pressions d'origines diverses. En effet sa réponse à la charge en nutriments se traduit de manière non linéaire et sur de longues périodes (Burkholder et al., 2007). Son interprétation doit être réalisée avec précaution ; une biomasse importante n'étant pas nécessairement signe de l'absence de perturbation (p. ex. les valeurs les plus élevées étant observés à Kaweni et à la plage des Badamiers, sites considérés comme fortement anthropisés).

Au niveau structurel, les herbiers étudiés sont majoritairement clairsemés ; le taux de recouvrement en phanérogames ne dépassant pas 40 %. Ils abritent néanmoins une diversité spécifique importante : sept des neuf espèces recensées récemment à Mayotte (Dedeken et Ballorain, 2015) ont ainsi été observées.

L'ensemble des espèces de la succession des phanérogames marines (espèces pionnières à climaciques) y est représenté, avec une dominance des espèces pionnières et opportunistes. Il convient de noter que pour répondre aux besoins et aux objectifs de l'étude, les stations ont été

positionnées sur des zones incluant *T. hemprichii* (voir **Chapitre 4**), ne représentant pas en termes de superficie le type d'herbier dominant (Dedeken et Ballorain, 2015). Les densités des plants de *T. hemprichii* étant relevés dans des quadrats de 25 x 25 cm et les taux de recouvrement relevés dans des quadrats de 50 x 50 cm (**Chapitre 4**), cette différence de taille explique que pour certaines stations (Tsoha, Sada) où l'abondance est très réduite, cette espèce n'ait pas été relevée dans les quadrats dédiés à la densité, de taille inférieure à ceux utilisés pour le relevé du recouvrement.

Les travaux réalisés entre 2005 et 2009 à N'Gouja ont révélé une modification de la composition des herbiers sur la période en faveur d'espèces pionnières, alors que sur cette même période la pression de broutage s'est intensifiée, générant une diminution de la biomasse végétale (Ballorain, 2010). Ce forçage naturel exercé par les tortues marines peut en effet modifier l'assemblage des espèces des phanérogames marines au début de la succession végétale, engendrant la réduction de la complexité structurelle de l'habitat (Preen et al., 1995 ; Aragones et Marsh, 1999 ; Kuiper-Linley et al., 2007 ; Ballorain, 2010 ; Lal et al., 2010 ; Kelkar et al., 2013a ; Hernández et van Tussenbroek, 2014 ; Martínez López et al., 2019), les espèces pionnières étant plus tolérantes à l'herbivorie en raison de leurs importantes productivité et capacités de recolonisation. Ces transitions entre des écosystèmes formés par des herbiers matures (composés d'espèces climaciques à longue durée de vie) et des herbiers composés d'espèces pionnières en raison de l'augmentation des abondances de *C. mydas* ont déjà été documentées dans d'autres secteurs de l'océan Indien (Lal et al., 2010 ; Kelkar et al., 2013a, 2013b). Dans ce contexte, on peut supposer par ailleurs, que plus les herbiers seront clairsemés et constitués de feuilles dont la surface sera réduite, plus le temps de recherche de nourriture sera long et plus le nombre de plants nécessaires pour satisfaire les besoins alimentaires des tortues vertes sera important ; engendrant une surpression de broutage.

Différentes stratégies d'alimentation en fonction des conditions trophiques et des interactions interspécifiques sont décrites chez les tortues vertes (Forbes, 1996 ; Moran et Bjorndal, 2007 ; Zieman et al., 1984). Ces méga-herbivores ont l'habitude de brouter les feuilles des phanérogames marines, mais lorsque la ressource se raréfie, ils peuvent également cibler les rhizomes (Christianen et al., 2014 ; Figure 87). L'herbivorie, et tout particulièrement l'excavation des rhizomes, génère des modifications **structurelles et paysagères** importantes des herbiers devenant plus hétérogènes et mités (Christianen et al., 2014 ; Hernández et van Tussenbroek, 2014) ; description correspondant de manière générale aux herbiers intertidaux de Mayotte (Figure 82 ; Dedeken et Ballorain, 2015, données non présentées).

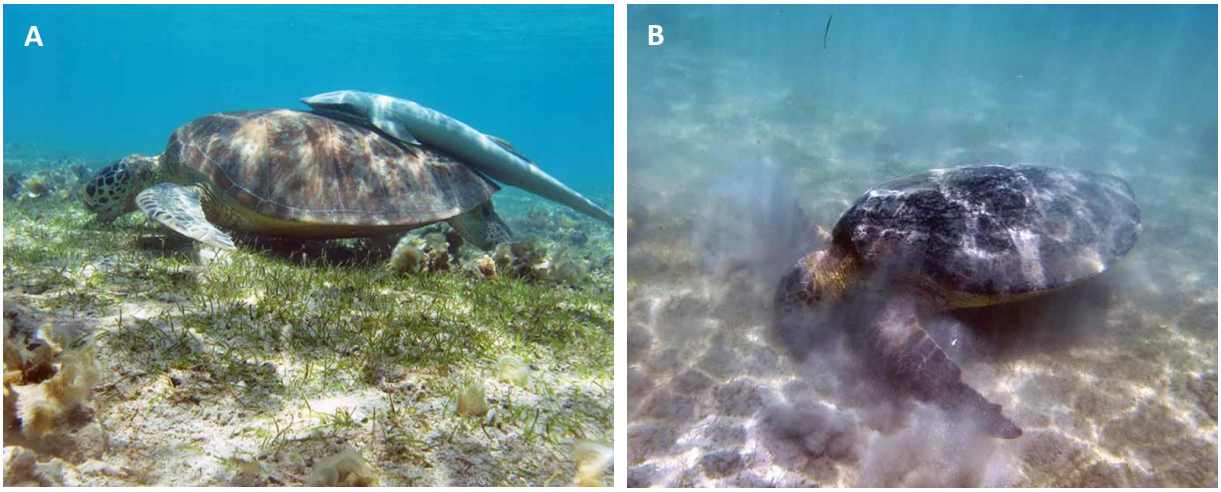


Figure 88. Illustration des modes de nourrissage de *Chelonia mydas* sur l'herbier mixte de N'Gouja par broutage des feuilles (A) et fouille dans le sédiment pour la recherche de potentiels rhizomes (B).

Les communautés associées, incluant les épibioses foliaires de *T. hemprichii*, les macroalgues et la faune benthique ont été caractérisées.

Si les analyses révèlent une corrélation entre la charge des épibiontes foliaire et le gradient de pression anthropique considéré, il conviendra de mettre ces informations en perspective des données de recouvrement et de composition des épibiontes acquises lors de cette étude mais non présentés dans ce manuscrit. Leur composition, notamment par la présence d'algues filamenteuses pouvant être le signe d'un enrichissement du milieu (Zhang et al., 2014 ; Frankovich et Fourqurean, 1997 ; Prado, 2018) et conditionner également le choix alimentaire des herbivores (Marco-Méndez et al., 2012, 2015). De plus, l'identification des types d'épibioses permettra probablement d'expliquer les variations des biomasses d'épibioses observées sur les stations ; les données des stations de Passe en S, Longoni, Hajungua, Karoni et Kawéni, résultant probablement de la présence de macroalgues sur les feuilles.

A l'échelle des zones d'herbiers étudiées, l'abondance et la diversité de la faune benthique est limitée (Tableau 32). Une hypothèse pour expliquer cette faible biodiversité pourrait être inhérente à la faible complexité structurelle des herbiers. En effet, les herbiers composés d'espèces pérennes présentant une canopée développée, comme celle de *Thalassia* sp., sont reconnus pour constituer des zones de refuge contre la prédation pour certaines espèces de poissons, crevettes et animaux juvéniles (Peterson et al., 2001 ; van Tussenbroek et al., 2006 ; Vonk et al., 2010). Cette étude permet de plus de mettre en avant le rôle fonctionnel des herbiers comme habitat et source de nourriture pour la crevette *N. acanthus*, en association avec le gobie (Gobidae), très abondants dans certains herbiers. En effet, les feuilles des phanérogames marines et des organismes en épibioses constituent une part prépondérante dans l'alimentation de ces espèces et autres espèces commensales associées (Kneer

2006 ; Hung Liu et al., 2008 ; Kneer et al., 2008a ; Kneer et al., 2008b). Cependant, comme démontré dans le **Chapitre 5**, l'abondance et la diversité de la faune benthique ne sont pas toujours liées à une densité et hauteur de canopée importantes. Par ailleurs, les herbiers formant de plus en plus rarement des prairies denses et homogènes, il est difficile d'identifier les espèces de faune benthique réellement associées aux herbiers. C'est notamment le cas pour Sada où les phanérogames marines de la zone échantillonnée sont très éparses, associées à des zones de substrats durs, incluant notamment des espèces associées à ces types de substrat, tels que les colonies coralliennes et des espèces épigées (p. ex : oursins). Par ailleurs, il serait intéressant de comparer ces données de faune benthique avec celles d'autres herbiers de la région. De même, la mise en perspective de ces résultats avec les informations collectées à l'initiative du parc naturel marin en janvier 2020 sur la faune ichtyologique (Wickel, 2020) au niveau des stations de Passe en S, N'Gouja, Nyamba et Pamandzi échantillonnées durant cette thèse permettrait une analyse à une échelle écosystémique plus large.

De manière schématique, il est possible de résumer les caractéristiques et le fonctionnement des herbiers intertidaux de Mayotte comme suit (Figure 89).

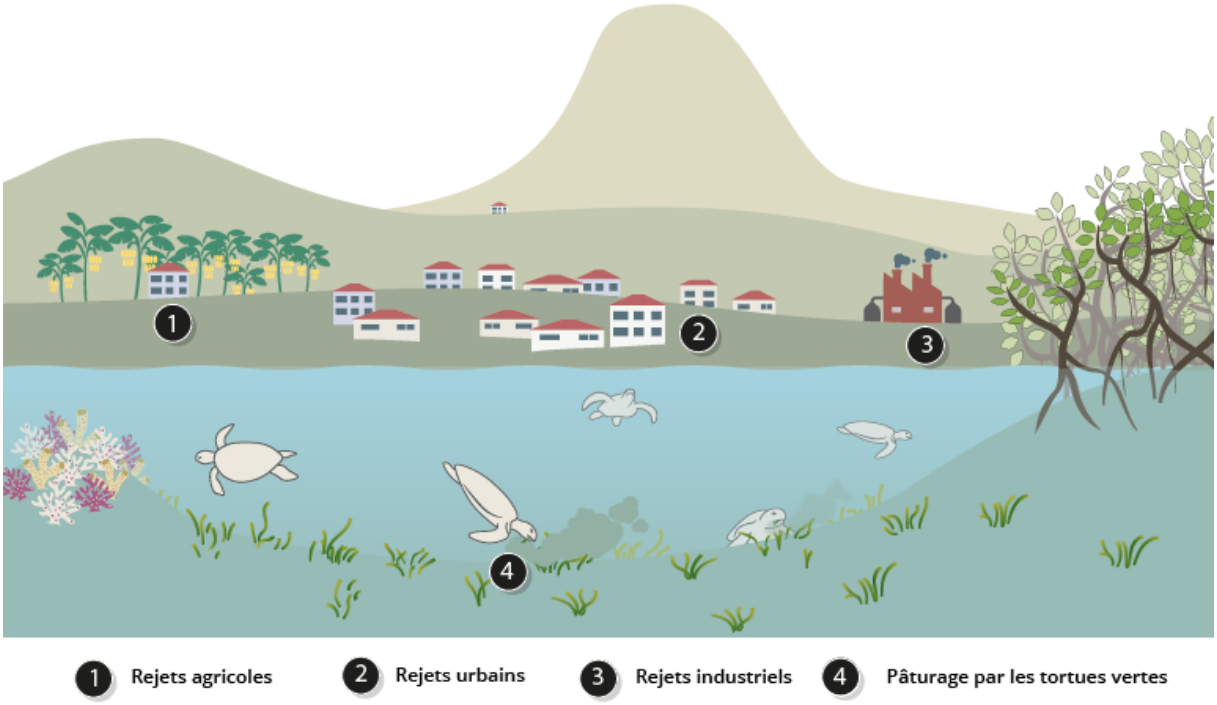


Figure 89. Schéma conceptuel représentant les herbiers intertidaux de Mayotte dans un contexte de perturbations multiples.

6.6.2. Description physiologique et morphologique des *Thalassia hemprichii* de Grande Glorieuse

Les résultats du $\delta^{15}N$ dans les tissus de *T. hemprichii* sont élevés par rapport aux données obtenues à Mayotte (Figure 68). Considérant la position géographique de Grande Glorieuse, isolée des pressions humaines, ce résultat est surprenant et permet de montrer le caractère très variable de ce paramètre à l'échelle de la région. Ces résultats révèlent de plus la nécessité d'intégrer l'analyse isotopique de tous les maillons trophiques y compris ces plantes marines dans le cadre d'étude des réseaux trophiques (Schubert et al., 2013 ; **Chapitres 5** et **6**). En effet, l'étude du régime alimentaire des tortues marines est réalisée dans le cadre du projet Copra sur la base d'analyses isotopiques des tissus animaux (Ballorain et al., 2019). Enfin, il convient de noter que l'île du Lys abrite 270 000 oiseaux marins, dont quatre espèces nicheuses (PNMG., 2015 ; Le Corre et Jaquemet, 2005), dont les fèces peuvent enrichir les eaux côtières environnantes de l'île (Lorrain et al., 2017 ; Graham et al., 2018). Il serait ainsi intéressant d'explorer les caractéristiques physiologiques sur les herbiers intertidaux de l'île de Lys. Une analyse des abondances des tortues marines serait par ailleurs utile pour mieux quantifier les pressions d'herbivorie à l'échelle de l'herbier fréquenté par ces méga-herbivores (Lauret-Stepler et al., 2007 ; Chambault et al., 2020).

Afin de mieux comprendre la réponse des paramètres physiologiques et morphologiques dans les tissus de *T. hemprichii* à l'échelle régionale du sud-ouest de l'océan Indien, il conviendrait d'augmenter l'effort d'échantillonnage tant au niveau spatial qu'en nombre de plants, ce qui permettrait également d'évaluer le potentiel présumé des Glorieuses comme site de référence.

6.6.3. Etat de santé des herbiers intertidaux de Mayotte et enjeux de conservation

En raison de l'absence de données précises sur les sources et l'intensité des pressions anthropiques et naturelles à l'échelle des stations étudiées, il est difficile d'établir clairement les relations entre ces pressions et l'état des herbiers (notamment à N'Gouja, secteur d'intérêt déjà très étudié, Ballorain, 2010), leurs effets pouvant se traduire de manière complexes et multiples (Murray et al., 2014).

Néanmoins, considérant le contexte actuel (forte abondance de tortues, augmentation considérable de la population humaine) et les résultats du diagnostic de l'état de santé des herbiers ici réalisé (p. ex. faible surface foliaire, faible recouvrement, herbiers mités et faible communauté benthique), il est raisonnable de suggérer qu'ils traduisent un écosystème fortement altéré dans son état et ses

fonctions. En effet, l'ensemble de ces critères nous permettent de considérer que les caractéristiques de ces herbiers intertidaux ne correspondent pas à celles d'un écosystème sain (Costanza et Mageau, 1999 ; Tett et al., 2013 ; **Chapitre 7**).

Si jusqu'à présent il n'existait pas de surveillance à long terme des herbiers, sur la base de communications personnelles et d'études antérieures concernant l'évolution de la distribution des herbiers à l'échelle de l'île (Loricourt, 2005 ; Dedeken et Ballorain, 2015) et sur le secteur de N'Gouja (Ballorain, 2010), nous pouvons supposer qu'à l'échelle du territoire de Mayotte, les herbiers étaient bien plus développés et/ou présentaient une structure plus complexe et mature par le passé. Cette étude témoigne par ailleurs de la disparition de certaines zones d'herbiers et notamment de l'espèce climacique *T. hemprichii* dans des secteurs où sa présence était attestée il y a seulement quelques années (Dedeken et Ballorain, 2015). De plus, les herbiers monospécifiques de *Thalassodendron ciliatum* précédemment présents sur le récif-barrière ont totalement disparus en quelques années seulement, suivant les mêmes tendances au déclin reportées à l'échelle de l'archipel des Comores (Frouin et Bigot, 2008 ; Ballorain, 2014 ; Dedeken et Ballorain, 2015).

Les origines de ce déclin général des herbiers sont pour l'instant inconnues mais on peut émettre l'hypothèse qu'elles sont multifactorielles. Avec le renforcement des politiques de conservation des tortues vertes et l'essor de la mise en œuvre des AMP, une conséquence paradoxale pourrait être la dégradation des habitats due au surpâturage par ces méga-herbivores emblématiques, comme cela a été mis en évidence ailleurs dans certaines îles isolées des Caraïbes (Fourqurean et al., 2010), de l'océan Indien (Lal et al., 2010) et en Indonésie (Christianen et al., 2014). Suite aux efforts de conservation déployés au cours de ces dernières décennies, les densités de tortues vertes ont progressivement augmenté (Chaloupka et al., 2008). Cette tendance peut être par ailleurs renforcée et/ou résulter du déclin mondial des prédateurs supérieurs, tels que les requins, ne permettant plus la régulation de ces méga-herbivores (Ferretti et al., 2010 ; Heithaus et al., 2012, 2014 ; Christianen et al., 2014 ; Atwood et al., 2015 ; Figure 90). Cette augmentation croissante des tortues vertes concerne également le sud-ouest de l'océan Indien, y compris Mayotte (Taquet et al., 2006 ; Bourjea et al., 2007). Compte-tenu de la lenteur de la récupération de *T. hemprichii*, les herbiers seront potentiellement moins résilients sous l'influence croissante et conjointe de l'herbivorie et des pressions anthropiques (**Chapitre 3**). Ainsi, les efforts de conservation de cet écosystème côtier doivent tenir compte de ces interactions ou prendre le risque d'une évolution non souhaitable et potentiellement rapide, tant pour l'habitat (p.ex. déclin brutal de l'herbier), que pour la population associée (Fourqurean et al., 2010 ; Burkholder et al., 2013 ; Heithaus et al., 2014 ; **Chapitre 3**).

Au vu de tous ces éléments, il ne peut qu'être recommandé de renforcer la vigilance concernant, d'une part, l'équilibre entre la densité de ces méga-herbivores emblématiques et la capacité d'accueil des herbiers mahorais afin de garantir leur préservation respective ; et d'autre part, évaluer et limiter les intrants anthropiques dans le lagon par une gestion intégrée selon un continuum terre-mer (Coles et al., 2015).

Par ailleurs, comme décrit en **Chapitre 1**, les services écosystémiques apportés par les herbiers diffèrent selon les caractéristiques structurelles et fonctionnelles de l'habitat (Mtwana Nordlund et al., 2016a). La trajectoire vers laquelle semble tendre les herbiers intertidaux de Mayotte (p. ex. petites espèces pionnières, hauteur de canopée réduite, faible complexité structurelle, herbiers fragmentés, abondance et diversité réduites de la faune benthique) s'accompagnera probablement d'un déclin des services écosystémiques associés déjà très altérés pour certains (Lavery et al., 2013 ; Kelkar et al., 2013a ; Mtwana Nordlund et al., 2016 ; Ruiz-Frau et al., 2017 ; Mazarrasa et al., 2018). Les conséquences peuvent êtres multiples, que ce soit concernant des capacités de stockage du carbone, du rôle de protection côtière et d'accumulation des sédiments (les espèces pionnières et opportunistes présentant une surface foliaire et un système racinaire moins développés que les espèces climaciques, Gacia et al., 1999 ; van Tussenbroek et al., 2006), la capacité d'accueil pour les espèces emblématiques ou encore indirectement pour le tourisme, l'approche des tortues marines étant très aisée et très prisée (notamment à N'Gouja). De plus, les résultats apportés par cette étude montrent que certains paramètres physiologiques mesurés des phanérogames marines (δ^{15}N, azote et phosphore) ne se sont pas révélés pertinents pour la bioindication à Mayotte (**Chapitre 8**), alors qu'ils sont généralement considérés comme robustes ailleurs (Roca et al., 2016).

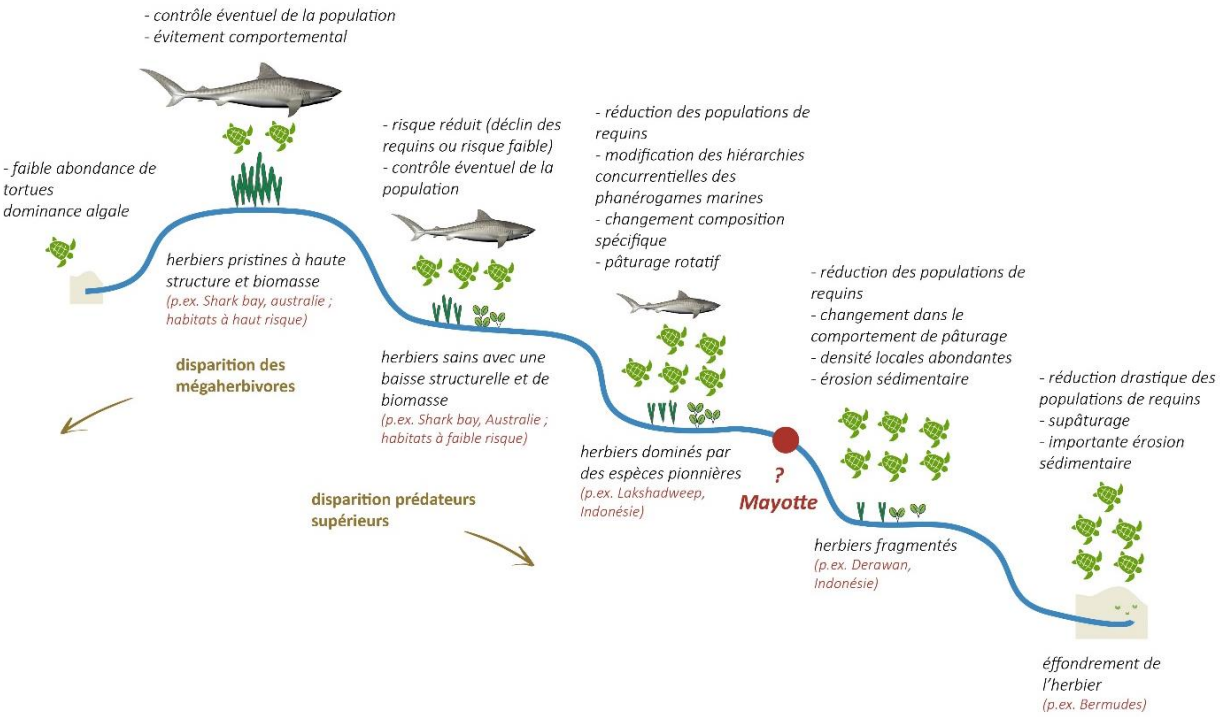


Figure 90. Représentation schématique des réponses potentielles des écosystèmes au déclin des tortues marines (en allant du haut vers la gauche) ou à la perte des requins prédateurs dans un contexte de gestion conservatoire des populations de tortues marines (en allant du haut vers la droite). Sur la base des résultats présentés dans ce chapitre, une proposition de positionnement de Mayotte est réalisée par rapport aux cas d'études présentés par les auteurs (modifié d'après Heithaus et al., 2014).

6.7. Conclusion et perspectives

A l'ère de l'anthropocène, nombreux sont les écosystèmes sous influence de perturbations, naturelles, anthropiques et parfois climatiques. C'est le cas des herbiers intertidaux de Mayotte, réceptacles de rejets domestiques et urbains, et, zone d'alimentation des tortues vertes dont l'état critique est mis en évidence à travers les résultats de cette étude. Ce diagnostic intégré par la collecte de paramètres s'échelonnant de la physiologie à l'écosystème réalisé à l'échelle de 18 stations positionnées en situations environnementales contrastées, a permis de caractériser ces herbiers sous influences multiples. Ce diagnostic sur l'état des herbiers de Mayotte sera complété d'informations collectées *in situ* (p. ex. fragmentation de l'herbier, mesures morphométriques et physiologiques d'*H. uninervis,* détail des données de la faune benthique associées aux herbiers.

Les résultats obtenus permettent de faire l'hypothèse que la forte pression d'herbivorie exercée par *Chelonia mydas* sur les herbiers intertidaux de Mayotte conduit non seulement à la modification de la

structure des herbiers (Ballorain, 2010) mais influence potentiellement les valeurs nutritionnelles des tissus des plantes. Ainsi, les nutriments dans les tissus des phanérogames marines ne semblent pas constituer à ce stade des bioindicateurs pertinents pour les herbiers de Mayotte. Les teneurs en certains métaux traces (p. ex. fer, manganèse et zinc dans les rhizomes) seraient potentiellement plus prometteuses (**Chapitre 8**).

Les résultats obtenus, et notamment l'absence de réponse de certains bioindicateurs le long du gradient de pressions, témoigne de l'importance de tester localement les outils avant leur utilisation pour les suivis écologiques (Marbà et al., 2013). Cette étude soulève par ailleurs la complexité d'étudier l'ensemble des compartiments biologiques sur les secteurs très impactés, les herbiers étant trop épars ou réduits à la présence de quelques plants isolés, ce qui est incompatible avec la collecte des paramètres structuraux, paysagers ainsi que la caractérisation de certaines communautés associées (macroalgues, faune benthique).

La caractérisation des pressions s'exerçant sur les herbiers étudiés (p. ex. abondance des tortues marines, nature et intensité des rejets anthropiques à l'échelle du territoire et des conditions environnementales) fait ici défaut et constitue une priorité majeure pour la gestion des écosystèmes lagonaires de Mayotte. La surabondance des tortues marines pourrait menacer les herbiers de Mayotte (Ballorain, 2010) qui subissent parallèlement une influence anthropique croissante. Ainsi les enjeux de gestion et de préservation de l'habitat à l'échelle du territoire sont importants.

Dans ce contexte, des suivis des herbiers sont en cours d'initiation à l'échelle du territoire, que ce soit à travers l'initiation du suivi des herbiers intertidaux par le Parc naturel marin de Mayotte ou dans le cadre de la mise en œuvre de la surveillance DCE. La mise en œuvre de ces suivis nécessite l'utilisation d'outils de suivi et d'évaluation répondant aux enjeux propres et respectifs de ces programmes. Ainsi, les données acquises au cours de cette étude permettent d'apporter des éléments décisifs sur le choix et la priorisation des paramètres à sélectionner pour ces suivis ainsi que pour la construction des indicateurs associés, éléments présentés au **Chapitre 8**.

Partie 3

Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers et de leur environnement

Rappel des objectifs de la partie 3

Cette troisième partie du manuscrit, organisée en trois chapitres, traite des perspectives opérationnelles de développement d'outils de gestion. Elle répond aux objectifs suivants :

(2) Etudier les réponses des herbiers, de la physiologie des phanérogames marines à l'écosystème formé par les herbiers ;
(3) Déterminer les paramètres les plus pertinents pour répondre aux objectifs de gestion et de rapportage des différentes politiques publiques en évaluant notamment la pertinence des herbiers pour la bioindication ;
(4) Développer des premières versions d'indicateurs écologiques intégrés pour les Antilles et Mayotte ;
(5) Réaliser une première évaluation de l'état écologique des herbiers étudiés.

Une analyse générale sur les indicateurs, les critères d'évaluation de l'état des herbiers et une présentation des indicateurs existants pour cet écosystème est réalisée (**Chapitre 7**). Sur la base des résultats des études des relations pressions-état acquis aux Antilles (**Chapitre 5**) et à Mayotte (**Chapitre 6**), une sélection de paramètres est réalisée, et, les premières bases pour construire les indicateurs écologiques pour ces deux régions sont proposées et discutées (**Chapitre 8**). Enfin une analyse des capacités de bioindication des herbiers de Nouvelle-Calédonie et de Wallis est réalisée.

Chapitre 7

Critères d'évaluation de l'état des herbiers et indicateurs existants

7.1. Eléments généraux sur les indicateurs

7.1.1. Définition des indicateurs

Les indicateurs constituent des **outils d'évaluation** et **d'aide à la décision**, et, sont utilisés dans des domaines variés. Ils ont un rôle important d'interface entre décideurs, bailleurs de fonds publics et privés, gestionnaires et scientifiques, par la production d'information synthétique et chiffrée. L'utilisation d'indicateurs est devenue commune au cours de la dernière décennie, sous l'influence sociétale et institutionelle, conduisant à l'accroissement des démarches de suivi-évaluation et des besoins de rapportage à l'échelle des politiques publiques. Les indicateurs s'appliquent ainsi à différents domaines, tels que la biodiversité (UICN, 2014), le développement durable (United Nations, 1990) et la gouvernance (Kowfman et al., 2007 ; Thomassin, 2011 ; MEDDE, 2013). Ils sont ainsi utilisés à la fois dans des contextes scientifiques analytiques et comme outils en appui à la décision (Chevassus-au-Louis et al., 2009). De ces utilisations diverses résulte une grande variété d'indicateurs et de définitions associées dans la littérature, notamment dans le domaine de l'écologie (Fränzle, 2006 ; Walz, 2000 ; Carignan et Villard, 2002 ; Burger, 2006). La mise en place des directives européennes (p. ex. DHFF, DCE, DCSMM ; **Chapitre 2** ; § 7.3. et § 7.4.) a par ailleurs fait évoluer le sens général de certaines terminologies (p. ex. descripteur, paramètre, élément de qualité, métrique, indice, indicateur, etc.) démultipliant les termes de références.

Les différentes définitions rendent complexe le sens attribué aux indicateurs utililsés dans des contextes variés. La définition large et intégrative des indicateurs proposée par Heink et Kowarik (2010) dans le domaine de l'écologie et de la planification environnementale permet de s'adapter à différents contextes. Ces auteurs définissent un **indicateur comme une composante ou une mesure des phénomènes environnementaux pertinents utilisés pour décrire ou évaluer les conditions ou les changements environnementaux, cet élément pouvant être soit un composant, soit une mesure de ces phénomènes environnementaux**. Un indicateur correspond donc à une quantité mesurable directement, ou calculable indirectement, à partir d'informations observables, permettant d'établir un diagnostic. Les indicateurs se doivent d'être reproductibles et peuvent être ainsi utilisés pour évaluer les effets de changement(s) sur un milieu, et inversement, les indicateurs liés aux effets sur le milieu peuvent être utilisés pour indiquer les causes.

Les indicateurs écologiques ont ainsi pour objectif de traduire la complexité des systèmes en informations essentielles afin de suivre les changements de leur état, évaluer la performance de la gestion et communiquer sur les résultats à un public plus large (Hayes et al., 2015).

7.1.2. Typologies et modèles d'agrégation des indicateurs

7.1.2.1. Typologie d'indicateurs

Sur la base de ces éléments de définition générique apportés par Heink et Kowarik (2010), la catégorie de l'indicateur se doit d'être précisée par une **terminologie cohérente** afin d'éviter la confusion. Si l'indicateur n'est pas correctement caractérisé, le risque d'erreur dans l'interprétation et la prise d'orientations non adéquates ne sont pas négligeables (Loughlin, 2002). Il est ainsi recommandé de distinguer clairement les indicateurs scientifiques dans le domaine de l'écologie (utilisés à travers leurs composantes (**indicateurs écologiques** et **biologiques**)) des indicateurs politiques (utilisés à des fins décisionnelles (**indicateurs de politiques environnementales**)).

7.1.2.2. Modèles d'agrégation des indicateurs

Afin d'établir un cadre d'analyse et de lier les informations apportées par les indicateurs pour l'évaluation environnementale et de la biodiversité, de nombreuses politiques publiques les intègrent dans des **modèles** dits « causals » ou « relationnels ». L'Organisation de coopération et de développement économiques (OCDE) propose par exemple le modèle « *Pressures, State, Responses* » (**PSR**), basé principalement sur des liens de causalité entre activités humaines et environnement dans le but d'orienter les politiques dans un contexte de développement durable (OCDE, 1993, 1999 ; Figure 91A). L'Agence européenne pour l'environnement (AEE) a quant à elle proposée le modèle « *Driving Forces, Pressures, States, Impacts, Responses* » (**DPSIR**), version améliorée du modèle *PSR* par l'ajout de deux maillons « *Driving forces* » et « *Impacts* » (Figure 91B ; AEE, 1999, 2003). Enfin, le modèle « *Drivers, Activities, Pressures, State changes, Impacts on human Welfare, and management Responses as Measures* » [**DAPSI(W)R(M)**] constitue une version affinée du modèle DPSIR (Wolanski et Eliott, 2015 ; Borja et al., 2016). Les forces motrices font référence aux activités humaines (p. ex. agriculture, urbanisation, trafic maritime) génératrices de pressions sur les milieux naturels (p. ex. pollutions chimiques, sédimentation matière organique ou impacts physiques) qui en dégradent l'état. Les impacts sur la société sont induits par la perte de services écosystémiques, cette dernière devant donc apporter des réponses (p. ex. limitation des sources de pression, mesure de restauration) afin de maintenir les services offerts par ces milieux naturels (p.ex. Amigues et Chevassus-au-Louis, 2011 ; Wallis et al., 2013).

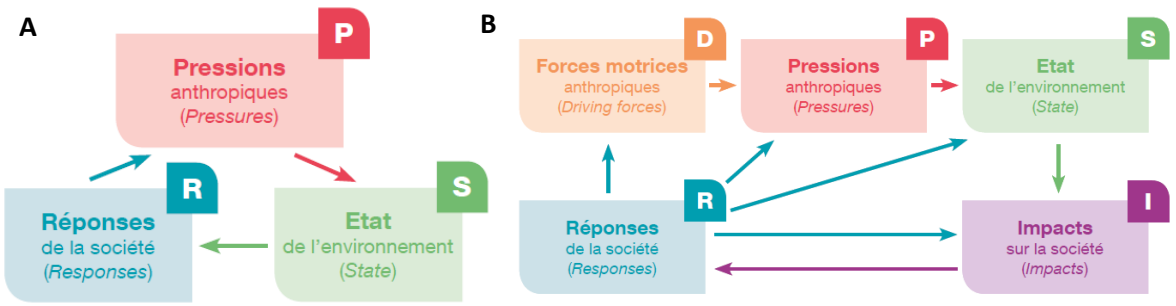


Figure 91. Présentation des modèles « Pressures, State, Responses » (PSR, A) et « *Driving Forces, Pressures, States, Impacts, Responses* » (DPSIR, B) (UICN, 2014).

Ces modèles se basent ainsi sur l'utilisation d'**indicateurs d'état** (indicateur écologique par exemple, § 7.1.1.) et de **pressions** sur les milieux naturels (sur la base de variables ou de proxy de ces pressions) et leur lien de **cause à effet**. Les indicateurs des pressions environnementales, ou indicateurs de pression, décrivent donc les pressions exercées sur l'environnement dues à ces activités humaines, y compris sur la qualité et la quantité des ressources naturelles, entraînant des changements dans l'état. Le modèle DPSIR est notamment utilisé par la CDB (BIP, 2010) et de l'ONB (ONB, 2012). L'évaluation de l'état écologique dans le cadre de la DCE (Giakoumi et al., 2019 ; § 7.3.1.2.) et la DCSMM (§ 7.4.2.2.) se basent également sur ce modèle, tout en plaçant la notion de l'évaluation de l'état au cœur de la démarche de gestion et d'évaluation.

Ces modèles s'appuyant sur les interactions « société-nature » constituent des outils utiles dans des domaines variés. Ils permettent d'intégrer les indicateurs, les facteurs, ainsi que leurs effets dans un cadre conceptuel afin d'établir un lien entre les différents éléments qui agissent directement ou indirectement dans l'évaluation (Figure 91). Cette classification permet de comprendre et de formaliser les relations entre les composantes clés du système, facilitant la communication entre l'ensemble des parties prenantes. Il convient de préciser que si le cadre général de ces modèles se basant sur des indicateurs d'état et de pression est répandu, ils n'ont pas pour vocation d'identifier les indicateurs en eux mêmes (Hayes et al., 2015).

7.1.3. Terminologie retenue pour cette étude

Dans le cadre de ce travail, se situant à l'interface entre la recherche scientifique et son application aux besoins des opérateurs de terrain et des politiques publiques, la définition des indicateurs

écologiques utilisée se base sur celle proposée par Heink et Kowarik (2010), dans laquelle sont inclues des sous-catégories d'indicateurs :

- Les **bioindicateurs** correspondent à une caractéristique quantifiable d'un processus ou d'une fonction biochimique, physiologique, toxicologique ou écologique corrélée ou liée de manière causale à des effets à un ou plusieurs niveaux de l'organisme, de la population, de la communauté ou de l'écosystème (McCarty et al., 2002). Ils doivent refléter des informations écologiques importantes, être scientifiquement puissants, répondre de manière prévisible et être aisément mesurables et d'interprétables. Les bioindicateurs sont ainsi utilisés pour surveiller les réponses d'un écosystème aux pressions environnementales (Niemeijer et de Groot, 2008). Ils correspondent aux indicateurs fréquement caractérisés comme « ciblés-pressions » ou proxy de ces pressions. Leur intérêt repose sur leur capacité intégratrice des conditions environnementales à l'échelle de la durée de vie ou de passage de l'organisme cible dans le milieu, enregistrant sur un temps plus long que les mesures environnementales directes (mesures physiso-chimique de l'eau), limitées à un temps donné. Cette capacité permet, par exemple aux phanérogames marines, d'enregistrer des phénomènes d'enrichissement en nutriments dans la colonne d'eau, pas toujours détectables, ces derniers étant rapidement absorbés en partie par ces plantes (Suttle et Harrison, 1988 ; Suttle et al., 1990, Tomasko et al., 1996 ; Morris et Virnstein, 2004 *in* Burkholder et al., 2007). C'est pourquoi la concentration en nutriments dans les tissus des phanérogames marines peut être considérée comme un indicateur potentiellement plus informatif que les mesures réalisées dans la colonne d'eau et les sédiments (Fourqurean et al., 1997).

- Les **indicateurs d'alerte précoce (*early warning indicators*)** correspondant à une mesure au sein du système permettant de déceler précocement un événement (Foley et al., 2015). Le temps de réponse rapide de ces indicateurs leur confère un intérêt indéniable dans le domaine de la gestion (Fränzle, 2006 ; Niemeijer et de Groot, 2008) ; que ce soit à travers la détection des prémices d'un déclin, de l'amélioration de l'état du système ou de l'évaluation de l'efficacité des mesures de gestion. Ainsi, bon nombre de ces indicateurs reflètent les premiers signes de changements se traduisant au sein des compartiments physiologiques, chimiques, biochimiques d'un organisme. L'information clé apportée par ces indicateurs d'alerte précoce peut être une solution permettant de s'affranchir des démarches de recherche complexe de seuils à l'échelle d'indicateurs à réponse plus lente (Biggs et al., 2009). De par leur spécificité de réponse, la majorité d'entre eux sont également définis comme des bioindicateurs.

Ces outils sont ainsi très utiles dans les démarches d'évaluation des relations **pressions-état**, étape clé pour le développement des indicateurs (**Chapitres 5**, **6**, **8** et **9**) dans le cadre des modèles PSR ou DPSIR (§ 7.1.2.2.). Si cette terminologie peut être souvent raccourcie par « **pression-impact** », il convient de préciser qu'il s'agit bien d'étudier les relations pressions-état écologique dans un contexte d'impacts.

7.2. Les enjeux méthodologiques du suivi des écosystèmes

7.2.1. Eléments de terminologie

Le **suivi** de l'état des écosystèmes constitue une aide précieuse pour détecter et comprendre les causes des changements se traduisant aux différentes échelles des écosystèmes (composition, structure et fonctionnement). L'emploi des termes de suivi et monitoring, impliquant une hypothèse à tester et/ou à vérifier, est dans la mesure du possible préférable au terme générique de **surveillance**, correspondant davantage à une mesure régulière de l'état d'un système (Besnard, 2015). Ainsi dans ce manuscrit le terme « suivi » sera utilisé, excepté lors de la référence à certains réseaux de suivis, dénomés selon des termes de référence codifiés, tels que les « réseaux de surveillance » de la DCE.

7.2.2. Objectifs et contraintes de mise en œuvre des suivis écologiques

Les changements globaux induits par l'Homme, couplés à l'accroissement des démarches de suivi-évaluation et des besoins de rapportage dans le cadre du déploiement des politiques publiques ont conduit à un accroissement des **besoins de développement d'outils de suivi et d'évaluation** de l'état des milieux (Arthur et al., 2008 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Niemeijer et de Groot, 2008).

Les enjeux méthodologiques qui en résultent, sont la mise au point d'outils efficaces pour détecter et évaluer correctement les changements se produisant au sein de l'écosystème. L'objectif est d'évaluer leur origine, ceci afin de justifier la mise en place de mesures de gestion adaptées ; ces dernières devant également faire l'objet de mesures de suivi pour évaluer leur efficacité (Legg et Nagy, 2006 ; Halpern et al., 2008 ; Hughes et al., 2013 ; Hayes et al., 2015).

Les actions de suivi réussies sont celles basées sur les **variables** les plus **pertinentes** à des **échelles spatio-temporelles adaptées** (Biggs et al., 2009). Cependant, du fait de l'organisation complexe et compartimentée des écosystèmes marins majoritairement dynamiques, et, de la complexité de leurs

réponses face aux modifications des conditions environnementales, il est possible de se tromper de cible et d'attribuer des causes erronées aux changements observés (Wallington et al., 2005 ; Hayes et al., 2015). S'y ajoutent les incertitudes et les erreurs liées à la méthodologie employée. Il arrive en effet que les suivis conduisent seulement à détecter le déclin, une fois la perte irréversible (Green, 1993 ; Field et al., 2007 ; Schultz et al., 2015). L'anticipation des changements des écosystèmes et les mécanismes d'actions une fois détectés dépendent également de la mise en œuvre de processus politiques et sociétaux (Biggs et al., 2009 ; Hughes et al., 2013). L'interaction entre toutes les parties prenantes dans ces actions de gestion conservatoire est ainsi déterminante (Wallner-Hahn et de la Torre-Castro, 2018 ; Dale et al., 2019).

Par ailleurs, afin d'éviter l'échec du programme de suivi, il est souvent recommandé d'en assurer sa **pérennité financière** (Legg et Nagy, 2006 ; Suding et Hobbs, 2009). Malgré le bienfondé de cette recommandation, celle-ci peut être toutefois nuancée, considérant le contexte actuel de limitation des budgets alloués à l'environnement. Par ailleurs, l'initiation des suivis écologiques malgré l'assurance de ces garde-fous, est propice aux échanges entre gestionnaires des milieux, scientifiques et décideurs et peut être une transition vers une évolution des pratiques. Elle peut constituer indirectement une **phase expérimentale** nécessaire au projet, via un « apprentissage par la pratique » (§ 7.2.4.), permettant de sélectionner les méthodes et stratégies d'échantillonnage appropriées aux objectifs et au type de milieu (d'après Yoccoz et al., 2001, Bakker et al., 1996, Stohlgren 1995, Stewart et al., 1989 et Strayer 1986 *in* Legg et Nagy, 2006). Ceci ne se substitue toutefois pas à la nécessité de **formation** des acteurs en charge de la collecte de données une fois les outils méthodologiques définis.

Enfin, l'identification des **outils statistiques** adéquats, incluant des tests de puissance pour optimiser les protocoles de collecte de données (Legg et Nagy, 2006 ; Field et al., 2007 ; Besnard, 2015) est importante dans le processus de réussite de la démarche.

7.2.3. Utilisation des seuils comme outils de détection du changement

Dans un contexte de modification des conditions environnementales, la mise en œuvre d'un système de gestion et de conservation prédictif des écosystèmes est essentielle afin de détecter des changements et d'anticiper leur potentiel déclin (Sasaki et al., 2015). Le choix de la période d'intervention est par ailleurs crucial afin d'éviter une dégradation de l'**état** ou pour rétablir un système dégradé (Biggs et al., 2009 ; Contamin et Ellison, 2009). Dans cette optique, de nombreux travaux ont été menés sur la définition des **seuils** écologiques comme **outils d'aide à la décision** (Bestelmeyer, 2006 ; Suding et Hobbs, 2009 ; Foley et al., 2015 ; Karr et al., 2015 ; Sasaki et al., 2015), notamment pour la gestion des herbiers de phanérogames marines (McKenzie, 2009 ; Van Wynsberge

et al., 2013). Ils reposent principalement sur l'établissement de seuils de changement, résultant des modifications du milieu à des échelles spatio-temporelles variées (**Chapitre 3**). Les seuils correspondent ainsi à des valeurs ou des classes de valeurs qui permettent de situer l'état de l'indicateur. Ce type de démarche implique la comparaison des données de suivi à des données dites de référence, de seuils théoriques de références, issues de milieux les plus faiblement impactés possible, à défaut d'être vierges de toutes pressions. Ces dernières peuvent correspondre à des valeurs historiques, des valeurs potentielles, modélisées ou co-construites à dire d'experts (p.ex. Hill et al., 2012). Toutefois, l'intérêt de l'application de ces seuils à des indicateurs à réponse lente par rapport à des indicateurs d'alerte précoce est discutable (Biggs et al., 2009). On peut en effet se poser la question de la plus-value d'une réponse calibrée sous forme de seuil d'un indicateur attestant un changement à l'échelle d'une population, par rapport à une mesure réalisée à un niveau plus fin (physiologie/biochimie) répondant de manière rapide et spécifique. Par ailleurs, les périodes de transitions progressives constituent des périodes clés durant lesquelles il est encore possible d'agir pour modifier la tendance évolutive (Hughes et al., 2013). Enfin, si l'utilisation de ces outils peut aider à prioriser les efforts de gestion et de restauration, ils ne doivent cependant pas être utilisés pour justifier un abandon des mesures de gestion en cas de non dépassement des seuils d'alerte (Bestelmeyer, 2006).

7.2.4. L'intérêt de la gestion adaptative dans l'évaluation de l'efficacité des programmes de suivis écologiques

La gestion et la conservation des écosystèmes dynamiques et des complexes, que forment les milieux marins et côtiers, nécessitent une approche flexible (Suding et Hobbs, 2009). Il est ainsi nécessaire d'analyser régulièrement les données obtenues afin de faire le bilan des actions mises en place (Williams, 2011), dans le cadre de processus de « suivi-évaluation » (Figure 92).

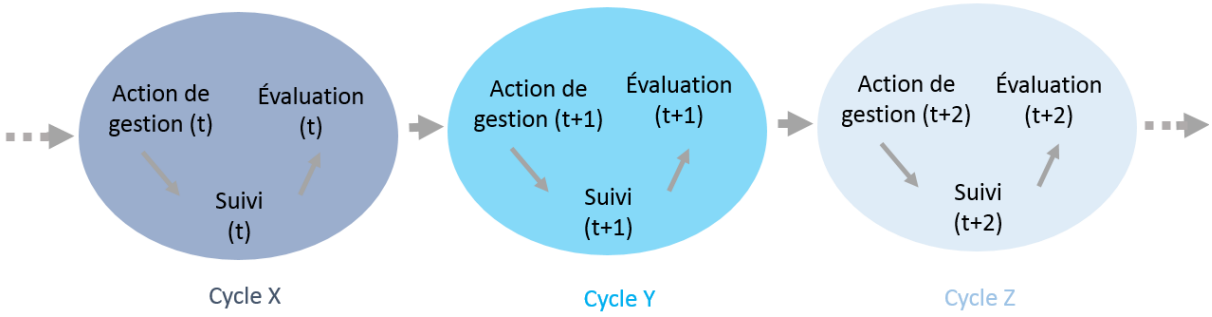


Figure 92. Illustration schématique des phases itératives des processus de « suivi-évaluation ». Les différents cycles de gestion (X, Y et Z) se déroulant sur des périodes de temps successives (t, t+1, t+2) sont représentés.

Ceci permet, dans le cadre d'un **processus itératif**, d'affiner si besoin, les stratégies de surveillance (Field et al., 2007), tout en prenant en compte leurs incertitudes inhérentes (Allen et al., 2011). L'ensemble de ces recommandations et ajustements caractérisent une gestion selon un modèle dit « **adaptatif** » (Ringold et al., 1996 ; Allen et al., 2011 ; Williams, 2011 ; Figure 93). La synthèse et le partage de ces processus de gestion adaptatifs sont par ailleurs des éléments clés pour apporter des retours constructifs sur l'efficacité de la gestion (Suding et Hobbs, 2009).

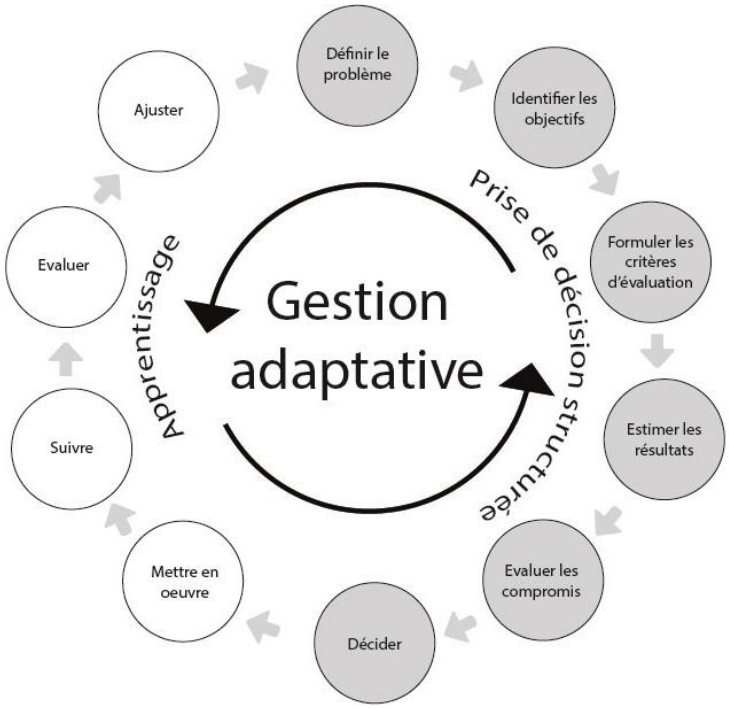


Figure 93. Illustration de la gestion adaptative selon Allen et al. (2011), incluant « prise de décision structurée » (en gris) et « apprentissage » (en blanc).

7.3. Les notions d'état des écosytèmes

7.3.1. Les différentes composantes et notions du terme « état » appliquées à l'évaluation des écosystèmes

Les indicateurs environnementaux, ou indicateurs d'état, visent à évaluer la qualité de l'environnement, la qualité et l'abondance des ressources naturelles, ainsi que leur évolution dans le temps (§ 7.1.). Ils sont également nécessaires pour la communication et l'aide à la décision (Rice, 2003 ;

Chevassus-au-Louis et al., 2009). Ces indicateurs s'intègrent au sein de modèles analytiques se basant sur l'évaluation de l'état de l'environnement comme les PSR et DPSIR dans le cadre desquels de nombreux indicateurs d'évaluation de l'état des milieux ont été développés (p.ex. Borja et Dauer, 2008 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Marbà et al., 2013). Selon leurs contextes d'utilisation, ils visent à renseigner l'état de santé, l'état écologique ou encore l'état de conservation d'un écosystème ; différentes notions qu'il convient de définir.

7.3.1.1. Etat de santé

De manière générale, la santé peut être considérée comme la capacité de survie des composantes naturelles et le maintien des conditions de vie, de la population et de la société humaine. Cette notion est également appliquée aux écosystèmes. Ainsi, Costanza et Mageau (1999) proposent de définir le concept de la santé des écosystèmes selon une approche globale à plusieurs niveaux, incluant la capacité du système à maintenir sa **structure** (organisation, complexité) et son **fonctionnement** (notamment en termes de vigueur : activité, métabolisme, productivité…) dans le temps face aux diverses sources de stress (**résilience**). La qualification de l'état de santé des écosystèmes correspond à une approche holistique et intégrative à travers l'ensemble de ses composantes et fonctionnalités (incluant la biodiversité p. ex. Hooper et al., 2005). Ainsi un écosystème sain peut se caractériser par une structure et un fonctionnement optimaux, intégrant des capacités de résilience (Mageau et al., 1995 ; Rapport et al., 1998 ; Tett et al., 2007). Ce concept de santé des écosystèmes est ainsi plus qu'une métaphore de la santé humaine et une somme des propriétés de leurs composantes ; il se réfère à la fois à la santé du système naturel, environnemental et humain (Tett et al., 2013). Si la plupart de ces concepts s'avèrent solides, leur traduction en indicateurs d'état de santé pour les suivis de routine reste plus complexe (Wood et Lavery, 2000 ; § 7.4.2.1.).

7.3.1.2. Etat écologique

Dans le cadre de la **DCE**, l'état écologique des eaux de surface résulte de l'appréciation de la structure et du fonctionnement des écosystèmes aquatiques associés à cette masse d'eau. Cette Directive définit le **bon état d'une masse d'eau** de surface lorsque l'état écologique et l'état chimique de celle-ci sont au moins bons (Figure 94). Le bon état se définit par un écart aux « conditions de référence », qui est désigné par l'une des cinq classes (très bon, bon, moyen, médiocre et mauvais). Ces valeurs de référence peuvent correspondre à des valeurs observées, historiques, potentielles, modélisées ou co-construites à dire d'experts.

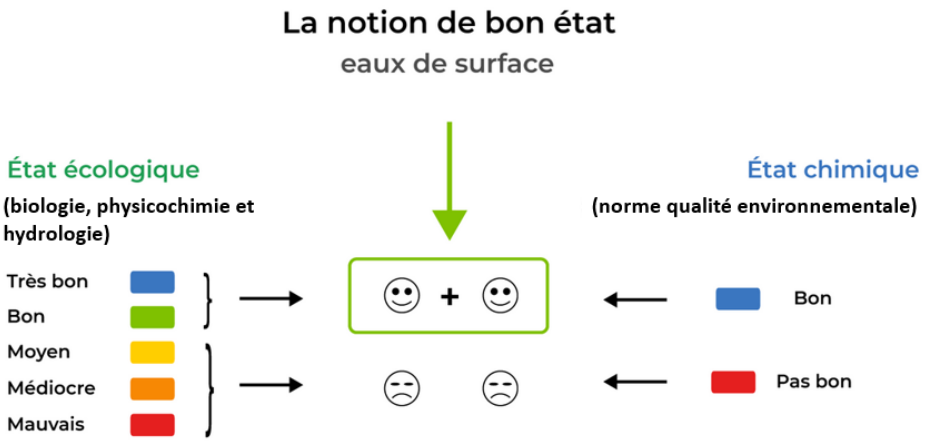


Figure 94. Notion de bon état des eaux de surface DCE (modifié d'après Reyjol et al., 2013).

Dans le cadre de la **DCSMM** (2008/CE/56, DCSMM), le **bon état écologique du milieu marin (BEE) européen** correspond à un bon fonctionnement des écosystèmes (aux niveaux biologique, physique, chimique et sanitaire) permettant un usage durable du milieu marin environnant (Arrêté du 9 septembre 2019). L'atteinte du BEE ou son maintien implique d'une part la mesure de paramètres d'état décrivant l'environnement, l'écosystème, les communautés et d'autre part la mesure de paramètres de pressions biologiques, physiques et chimiques engendrées par les activités humaines. Ainsi, 11 descripteurs qualitatifs sont utilisés pour définir cet état (annexe 1 de la DCSMM).

Ainsi ces deux directives s'appliquent selon une politique de **développement durable** ; la notion de « bon état » tolère un certain niveau de dégradation de l'écosystème ou du milieu au sein duquel il s'y trouve (p.ex. masses d'eaux pour la DCE) afin de maintenir les activités économiques tout en permettant un usage durable du milieu marin.

7.3.1.3. Etat de conservation

Au sens de la **DHFF**, l'état de conservation d'un habitat naturel résulte de « l'effet de l'ensemble des influences agissant sur cet habitat ainsi que sur les espèces typiques qu'il abrite, et qui peuvent affecter à long terme sa répartition naturelle, sa structure et ses fonctions ainsi que la survie à long terme de ses espèces typiques sur le territoire européen » (art. 1, DHFF). Ainsi, pour définir l'état de conservation d'un habitat naturel, les effets de l'ensemble des influences (anthropiques ou naturelles) sur les habitats naturels sont pris en compte (Lepareur, 2011). L'état de conservation d'un habitat naturel est ainsi considéré comme **favorable** à l'échelle biogéographique lorsque (art. 1, DHFF) :

- son aire de répartition naturelle ainsi que les superficies qu'il couvre au sein de cette aire sont stables ou en extension,
- la structure et les fonctions spécifiques nécessaires à son maintien existent et sont susceptibles de perdurer de manière prévisible,
- l'état de conservation des espèces qui lui sont typiques est favorable.

A l'échelle d'un site l'état de référence correspond au « **bon état de conservation** ». Pour évaluer si cet état est bon, les valeurs de chaque descripteur sont comparées à une valeur seuil théorique correspondant au minimum requis pour atteindre ce bon état de conservation.

7.3.2. Que retenir de ces différentes notions d'états ?

Ces définitions traduisent des concepts variés d'évaluation de l'état et du maintien des écosystèmes, selon les contextes et objectifs à long terme propres à chacun ; qu'ils se traduisent dans un contexte réglementaire ou non. Si les termes de bon état écologique utilisés dans les cadres de la DCE et de la DCSMM sont comparables à un état de conservation favorable, leurs définitions sont différentes et ils évaluent des aspects distincts de la biodiversité (DG environment, 2017). Néanmoins, à travers la DCE et la DCSMM, basées sur le modèle DPSIR, la notion d'état, implique une évaluation de la dégradation de l'écosystème ainsi que la perte de services ; l'objectif étant également d'évaluer l'efficacité des mesures de restauration sur l'état des écosystèmes. Ainsi, l'approche écosystémique est de plus en plus plébiscitée pour l'évaluation du bon état écologique (Personnic et al., 2014 ; Rastorgueff et al., 2015 ; Thibaut et al., 2017 ; Elliott et al., 2018 ; Giakoumis et Voulvoulis, 2018). Il est intéressant de noter que cette approche intègre de nombreux concepts de l'état de santé des écosystèmes, sur lesquels se base également la stratégie de mise en œuvre et de gestion des AMP (MEDDTL, 2012) ou encore l'Ifrecor (article 113, Loi biodiversité). Ainsi, la mise en œuvre des différentes politiques publiques devrait tendre à l'avenir vers davantage de synergies entre les différents programmes (DG environment 2017, projet Life intégré sur les habitats naturels marins (Marha), ce projet).

7.4. Synthèse des indicateurs herbiers existants

7.4.1. Présentation des indicateurs existants

Les contextes variés des suivis et leurs besoins d'évaluation ont conduit au développement de nombreux indicateurs. Ils sont basés sur différentes espèces de phanérogames marines, et englobent des caractéristiques larges, biochimiques, physiologiques, organisationnelles et de la population, de la communauté à l'écosystème (p.ex. Pergent-Martini et al., 2005 ; Romero et al., 2007 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Marbà et al., 2013 ; Personnic et al., 2014). Dans l'étude de Roca et al. (2016), 85 indicateurs écologiques ont été répertoriés (extrait dans le Tableau 33). Un indicateur ne peut seul fournir une évaluation globale sur une série d'échelles (Irving et al., 2013 ; McMahon et al., 2013 ; Roca et al., 2016). C'est pourquoi de manière générale, il est préconisé d'utiliser une combinaison d'indicateurs pouvant être traduite sous forme d'**indicateurs écologiques multimétriques** (p. ex. Borja et Dauer, 2008 ; Hering et al., 2006 ; Reyjol et al., 2013, Tableau 34). Ces derniers ont l'avantage d'intégrer la variabilité spatio-temporelle naturelle ainsi que l'impact des différentes pressions anthropiques.

Tableau 33. Principaux indicateurs écologiques classés selon leur niveau d'organisation biologiques.

Physiologie, biochimie	Morphologie et croissance	Structure, démographie et paysage
Teneur en C, N, P et S	Surface foliaire	Biomasse (foliaire et endogée)
Teneur en acides aminés	Nombre de feuilles par plant	Présence/absence des espèces
carbohydrates	Longueur des feuilles	Densité de pieds
Isotopes ($\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$, $\delta^{34}S$)	Hauteur moyenne de la canopée	Recouvrement (herbier, par espèces, matte morte)
Sucrose	Largeur des feuilles	Limite de répartition inférieure, supérieure et type de limite
Phénols	LAI	Etendue
Amidon	Sénescences, maladies	Fragmentation, mitage
Métaux : Zn, Pb, Mn, Fe, Cu, Cr, Cd, Hg, As	Feuille cassée	Dynamique de l'herbier
Activité photosynthétique	Type de rhizomes et élongation	Mortalité
	Longueur des racines	
	Ratio biomasse exogée/endogée	
	Croissance des rhizomes	
	Longueur des entrenœuds	

Tableau 34. Présentation des principaux indicateurs écologiques multimétriques disponibles.

Indicateurs	Objectifs, intérêts affichés	Paramètres retenus	Espèces	Biorégion	Zone d'étude	Références
Conservation Index (CI)	Evaluation de l'état de conservation	**Population :** % recouvrement *Posidonie* vivante, % *Posidonie* morte	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Sierra Almagrera, Espagne	Moreno et al., 2001
PosWare	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Individu** : largeur de la feuille intermédiaire, production (feuilles et rhizomes) et croissance des rhizomes **Population:** densité	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Italie	Buia et al. 2005 *in* Gobert et al., 2009
Valencian CS	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Individu :** rhizomes dénudés/enterrés, surface feuilles, % feuilles nécrosées **Population :** densité, % rhizomes plagiotropes, % recouvrement plants morts, recouvrement herbier **Communauté:** pression herbivore (% de feuilles par plants avec des marques de broutage), biomasse épiphytes	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Côte de Valencienne Espagne	Torquemada et al., 2008
***Posidonia oceanica* Multivariate Index (POMI)**	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Physiologie :** P, N, sucrose, $\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$ (rhizomes) **Individu :** % feuilles nécrosées, surface foliaire **Population : %** Recouvrement herbier, densité, % rhizomes plagiotrophes **Communauté :** N (épiphytes) **Pollution :** Cu, Pb, Zn (rhizomes)	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Côte Catalane, Espagne	Romero et al. 2007

Tableau 34 (suite). Présentation des principaux indicateurs écologiques multimétriques disponibles.

Indicateurs	Objectifs, intérêts affichés	Paramètres retenus	Espèces	Biorégion	Zone d'étude	Références
Posidonia Rapid Index (PREI)	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Individu :** surface des feuilles **Population :** densité, profondeur limite inférieure et type limite (régressive, progressive ou stable) **Communauté :** biomasse épiphytes/feuilles	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	PACA et Corse	Gobert et al., 2009
Biotic index based on *Posidonia oceanica* (BIPo)	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Individu :** surface foliaire et longueur des feuilles **Population :** densité, profondeur limite inférieure et type de limite inférieure (régressive, progressive ou stable	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Corse	Lopez y Royo et al. 2010
Ecosystem Based Quality Index (EBQI)	Bioindication qualité de l'eau (DCE), état écologique (DCSMM)	**Individu :** croissance des rhizomes orthotropes, **Population** : densité, % recouvrement, biomasse foliaire (des feuilles les plus vielles), biomasse litière **Communauté** : biomasse des épiphytes (feuille la plus vielle), herbivores, piscivores, omnivores, *Pina mobilis,* oiseaux (distance des zones de nidification)	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Provence, Corse, côte Catalane, Baléare,	Personnic et al., 2014
PaSI (Patchniss Source Index)	Evaluer l'origine (naturelle/ anthropique) des patchs dans les herbiers *P. oceanica*	**Population** : % surface couverte par différents types de patchs d'origine naturelle, % surface couverte par différents types de patchs d'origine anthropiques	*Posidonia oceanica*	Méditerranée	Corse	Abadie et al., 2015
Phase-Shift Index (PSI)	Evaluation de l'état de conservation	**Population :** % recouvrement *Cymodocea nodosa* et recouvrement *Posidonia oceanica (*vivante et morte) **Communauté :** % recouvrement en *Caulerpa racemosa*	*Posidonia oceanica, Cymodocea nodosa*	Méditerranée	Ligurie (Italie)	Montefalcone et al., 2007

Tableau 34 (suite). Présentation des principaux indicateurs écologiques multimétriques disponibles.

Indicateurs	Objectifs, intérêts affichés	Paramètres retenus	Espèces	Biorégion	Zone d'étude	Références
Substitution Index (SI)	Evaluation de l'état de conservation	**Population :** % recouvrement *Cymodocea nodosa* et % recouvrement *Posidonia oceanica*	*Posidonia oceanica, Cymodocea nodosa*	Méditerranée	Ligurie (Italie)	Bianchi et Peirano, 1995 *in* Montefalcone, 2009
***Cymodocea nodosa* Multivariate Index (CYMOX)**	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Physiologie :** P, N, $\delta^{15}N$, $\delta^{34}S$ (rhizomes) **Individu :** Longueur des plants **Population :** ratio de la masse racinaire **Communauté :** biomasse des épiphytes **Pollution :** Cu, Cd, Zn (rhizomes)	*Cymodocea nodosa*	Méditerranée	Delta de l'Ebre, Espagne	Oliva et al., 2012
MediSkew	Bioindication qualité de l'eau (DCE), état écologique (DCSMM) et état de conservation (DHFF)	**Individu** : longueur des feuilles	*Cymodocea nodosa*	Méditerranée	Golfe de Trieste (Croatie)	Orlando-Bonaca et al., 2015
Ecological evaluation index (EEI)	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Population :** % Recouvrement herbier	*Cymodocea nodosa, Ruppia maritima*	Méditerranée		Orfanidis et al., 2003, 2011
ZoNI	Bioindication qualité de l'environnement (DCE)	**Physiologie :** N et $\delta^{15}N$ (feuilles), sucrose (feuilles + rhizomes) **Individu :** longueur des feuilles **Population: %** recouvrement herbier, densité et biomasse totale	*Zostera noltei*	Méditerranée	Ria Formosa (Portugal) et Espagne (Huelva and Cadiz	García-Marín et al., 2013
Nutrient Pollution Indicator (NPI)	Bioindication dans un contexte d'eutrophisation	**Physiologie** : N (feuilles) **Individu** : biomasse foliaire	*Zostera marina*	Atlantique Nord tempéré	Nouvelle Angleterre (Etats Unis)	Lee et al., 2004
Indicateur DCE angiospermes Atlantique	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Population :** développement des herbiers (densité des pieds et/ou biomasse et/ou recouvrement), extension spatiale et composition taxonomique	*Zostera marina* et *Zostera noltei*	Atlantique nord tempéré	Façade Manche-Atlantique française	Auby et al., 2010

Tableau 34 (fin). Présentation des principaux indicateurs écologiques multimétriques disponibles.

Indicateurs	Objectifs, intérêts affichés	Paramètres retenus	Espèces	Biorégion	Zone d'étude	Références
Indicateur herbiers PNMI	Evaluation de l'état de conservation	**Individu :** surface foliaire, biomasse **Population :** évolution de la surface totale, fragmentation, densité des pieds **Communauté :** mégafaune associée, macroalgues **Pression** : mouillage et pêche	*Zostera marina* et *Zostera noltei*	Atlantique Nord tempéré	Parc naturel marin d'Iroise, Finistère	Lejart et al., 2010
Seagrass Quality Index (SQI)	Bioindication qualité de l'eau (DCE)	**Population :** composition taxonomique, densité et extension de l'herbier	*Zostera noltei*	Atlantique Nord tempéré	Estuaire de Montego, Portugal	Neto et al., 2013
Etat de santé des herbiers	Evaluation de l'état de santé	**Population :** composition spécifique de l'herbier, estimation visuelle de la densité **Communauté :** macroalgues + envasement (estimation visuelle)	*Thalassia testudinum, Syringodium filiforme*	Atlantique tropical	Antilles françaises	Bouchon et al. 2003
Seagrass Index	Bioindication qualité de l'eau	**Physiologie** : ratio C/N/P (feuilles) **Individu :** performance reproductive **Population :** densité **Communauté :** abondance des épiphytes	*Halodule uninervis*, *Thalassia hemprichii*, *Cymodocea* sp., *Halophila ovalis* et *Zostera muelleri*	Indo-Pacifique tropical	Australie	McKenzie et al., 2012
***Posidonia oceanica* Multivariate Index (POMI) adapté**	Bioindication qualité de l'eau, état santé	**Physiologie :** P (feuilles et rhizomes), Fe, Pb, Zn, Mg, Cu (rhizomes) **Individu :** morphométrie foliaire et longueur du pétiole (feuille n°2) **Population :** densité (dans les zones monospécifiques), longueur des 10ers internoeuds des rhizomes **Pollution :** Mn feuilles, Fe (rhizomes), Zn (feuilles + rhizomes).	*Cymodocea serrulata*	Océan Indien tropical	Golfe de Mannar (Inde)	Arthur et al., 2008.

7.4.2. Choix des indicateurs selon les objectifs

Les objectifs du programme de suivi doivent être clairement définis et les indicateurs retenus doivent répondre au mieux à la problématique (Noss, 1990 ; Field et al., 2007), que ce soit dans le cadre :

- d'approches locales appliquées à court terme visant à évaluer des impacts sur le milieu ;
- de suivi des tendances évolutives à long terme de l'habitat à des échelles spatiales et temporelles plus larges ;
- de l'évaluation de l'état de son environnement (bioindication) ;
- ou de l'appréciation de la résilience et l'efficacité de mesures de gestion.

Certains indicateurs physiologiques tels que la teneur en azote et phosphore dans les tissus des plantes sont particulièrement utiles pour évaluer la charge en nutriments (Burkholder et al., 2007). Lorsque les sources en azote sont limitées, la mesure du $\delta^{15}N$ peut renseigner sur leur origine (Lapointe et al., 2004 ; Fourqurean et al., 1997 ; Christiaen et al., 2014 ; Jones et Unsworth, 2016 ; **Chapitres 5** et **9**). Les phanérogames marines sont également reconnues pour intégrer des contaminants, tels que le plomb, le chrome, le manganèse, l'arsenic et le zinc (Malea et Haritonidis, 1999 ; Pergent-Martini et Pergent, 2000 ; Matteucci, 2011 ; Richir et al., 2015 ; Stanković et al., 2015 ; Baldantoni et al., 2018, **Chapitres 5**, **6** et **9**). D'autres indicateurs sont plus spécifiques de la diminution de la lumière ; telle que la teneur en carbohydrates ou le $\delta^{13}C$ (Grice et al., 1996 ; Tableau 11 ; **Chapitre 3**). De ce fait ces indicateurs physiologiques sont pertinents pour répondre à des problématiques de **pressions et d'impacts** et sont de plus en plus utilisés (Tableau 33, Tableau 34).

Les indicateurs structuraux (densité de pieds, recouvrement, biomasse par exemple) présentent une sensibilité élevée mais non spécifique aux pressions et répondent moins vite aux évènements de stress (Roca et al. 2016), notamment pour les espèces dites pérennes (voir ci-après), pour lesquelles les changements se traduisent à l'échelle de l'herbier après plusieurs années, voir décennies (Meehan and West, 2000 ; Badalamenti et al., 2011, **Chapitre 3**). Ils seront donc utiles pour apporter des éléments sur l'**évolution spatio-temporelle** de la structure des herbiers dans un contexte de perturbations multiples. Selon les types de pressions (directes ou indirectes) et leur échelle d'impact, des paramètres structuraux (impacts physiques, p. ex. ancrage) et ou physiologiques (Figure 95, voir ci-après) pourront être utilisés.

Ainsi, étant donné qu'aucun indicateur unique ne peut satisfaire à tous les objectifs de gestion, Roca et al. (2016) ont proposé un cadre général pour aider au choix des paramètres selon les objectifs des suivis (Figure 95). Des éléments de détails sont apportés dans les paragraphes suivants.

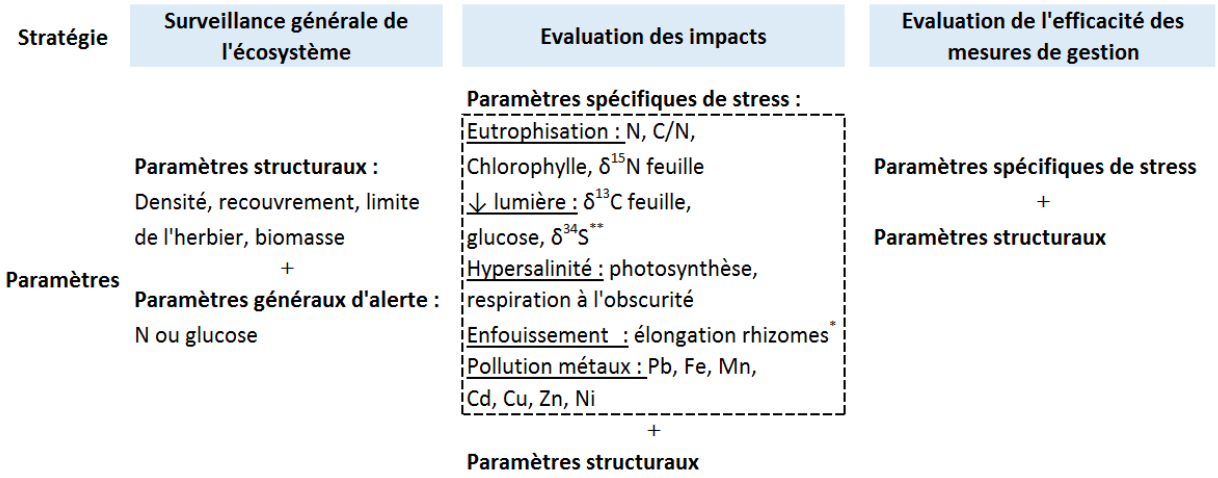


Figure 95. Paramètres proposés pour chaque objectif de gestion. (*) paramètres non testés dans l'étude mais largement utilisés et acceptés, (**) paramètres spécifiques au stress nécessitant des tests supplémentaires (Roca et al., 2016).

7.4.2.1. Evaluation de l'état de santé des herbiers

Les exigences environnementales des herbiers marins permettant leur développement optimal et leur maintien dans un état de santé satisfaisant sont conditionnés par de nombreux facteurs : lumière, nutriments, dioxyde de carbone, substrat, salinité, température et pH (**Chapitre 1**). Le déclin des herbiers a fait émerger la nécessité d'évaluer leur état de santé (p. ex. Robblee et al., 1991 ; Waycott et al., 2009 ; Orth et al., 2006a). Cette évaluation représente ainsi un objectif commun de la gestion des aires marines protégées (p. ex. aux Antilles françaises : revue *in* GTN Herbiers Ifrecor-DCE 2017 ; **Chapitres 2** et **8**). Selon les différentes définitions de l'état de santé des écosystèmes (Rapport et al., 1998 ; Costanza et Mageau, 1999 ; Tett et al., 2007, 2013), un herbier en bonne santé peut donc être caractérisé à travers ses fonctionnalités (p. ex. productivité), sa structure (densité des plants, hauteur de canopée, étendue), et la caractéristique des communautés ainsi que ses capacités de résilience. Toutefois, cette définition holistique du terme « santé », peut générer des interprétations subjectives (Wood et Lavery, 2000). De plus, les critères associés correspondent souvent à des paramètres pouvant s'avérer fluctuants ne permettant pas d'avoir une puissance statistique suffisante (Hillman et al., 1994 ; McKenzie et al., 1996 ; Jernakoff et Nielsen, 1997, 1998 *in* Wood et Lavery, 2000 ; **Chapitres 5** et **6**). Par ailleurs, comme exposé dans les **Chapitres 5** et **6**, les herbiers présentent des

caractéristiques propres selon les conditions environnementales auxquels ils sont soumis. Ainsi la prise en compte de la typologie des herbiers constitue un prérequis nécessaire à l'évaluation de leur état de santé. Il convient donc de préciser finement les critères retenus pour son évaluation.

7.4.2.2. Evalutation de l'état écologique des herbiers dans un contexte de bioindication

De par leur large distribution mondiale et leur installation dans les eaux peu profondes, les herbiers sont aisément accessibles (Orth et al., 2006a). Leur aptitude à enregistrer les changements environnementaux à différents niveaux de complexité biologique (**Chapitre 3**) sur des périodes mesurables et définissables, font d'eux de véritables sentinelles de l'état de santé de l'environnement côtier, témoins des perturbations environnementales côtières qui s'y produisent (Longstaff et Dennison, 1999 ; Carruthers et al., 2002). De ce fait, leur utilisation pour la **bioindication** est de plus en plus fréquente (Orth et al., 2006a ; Martínez-Crego et al., 2008), que ce soit pour évaluer l'état de santé global de l'écosystème côtier (Pergent et al., 1995 ; Herrera-Silveira et Morales-Ojeda, 2009 ; Montefalcone, 2009) ou d'un compartiment plus précis, tel que les zones d'estuaires (Environmental Protection Authority, 2004 ; Kilminster et Forbes, 2014) ou la qualité de l'eau (Romero et al., 2007, Collier et al., 2014). Les herbiers ont ainsi fait l'objet de nombreuses études dans le monde portant sur le développement de **bioindicateurs de la qualité de l'eau**, comme par exemple dans les programmes de suivi de l'état des eaux en Australie (McKenzie et al., 2009 ; McKenzie et al., 2012 ; Collier et al., 2014, Hatton MacDonald et al., 2015) et de certaines zones côtières en Inde (Arthur et al., 2008). En Europe, la mise en œuvre de la DCE a permis le développement de divers indicateurs, pour les herbiers tempérés de Posidonies, de Zostères et de Cymodocées, aux stratégies variées (Tableau 34). Son application dans les outre-mer français, en partie à travers ce travail de thèse, atteste de la nécessité de développer des outils adaptés aux herbiers tropicaux à l'échelle de ces territoires (**Chapitres 2**, **5**, **6** et **8**).

7.4.2.3. Evaluation des impacts sur les herbiers

L'évaluation des impacts sur les écosystèmes et sur la qualité de l'eau nécessitent l'utilisation d'outils adaptés dans le cadre d'une stratégie cohérente. La méthode **BACI (Before After Control Impact**) est applicable dès lors que les impacts à étudier ont une origine précise et interviennent de manière prévisible (Underwood, 1992). Il est ainsi possible d'établir un diagnostic environnemental avant, pendant et après l'impact. Ces méthodes sont notamment utilisées pour évaluer l'impact des mesures

d'aménagement sur les écosystèmes benthiques, tels que les herbiers. A travers cette méthode, Roca et al. (2014) ont ainsi pu montrer l'intérêt de l'utilisation conjointe d'indicateurs d'alerte précoce (N, P, Fe, carbohydrates) et d'indicateurs structuraux (densité de pieds) pour leurs réponses à des échelles spatio-temporelles variées.

7.4.2.4. Evaluation de l'efficacité des mesures de gestion à l'échelle des herbiers

L'évaluation de l'efficacité de la gestion se définit comme « l'évaluation de la mesure dans laquelle les aires protégées sont bien gérées, notamment si la gestion protège les valeurs et atteint les buts et les objectifs des aires protégées » (Hockings et al., 2006 ; Pelletier, 2011 ; Gallacher et al., 2016). Ces évaluations permettent aux gestionnaires de mesurer le degré de réalisation des buts et objectifs fixés, d'améliorer les performances des politiques en place (p. ex. AMP, DCE, DCSMM), de fixer des priorités et de prioriser de manière pertinente les ressources (Pomeroy et al., 2004). Ces évaluations s'intègrent dans le cadre d'une gestion adaptative (§ 7.2.4.). Pour les AMP françaises, elles sont traduites dans les tableaux de bord des aires marines protégées (AAMP, 2014).

Les effets de l'efficacité des actions menées à des échelles locales, par exemple par la mise en place de mouillages moins impactant pour l'herbier peuvent être suivies par la mesure de certains **paramètres structuraux**, des **communautés associées** et des **caractéristiques du sédiment** (Luff et al., 2019). Bien que jusqu'à présent peu utilisés, certains **indicateurs physiologiques (N, P et δ^{15}N)** constituent également des outils puissants et prometteurs pour l'évaluation de l'efficacité des mesures de gestion, notamment en termes d'amélioration de la qualité des eaux, comme en témoigne la réponse de ces indicateurs suite au déploiement de stations de traitement des eaux usées sur la côte Catalane (Roca et al., 2015). Associés à des indicateurs descriptifs de la structure de l'herbier, ils seront utiles pour renseigner sur les effets des actions mises en œuvre sur le milieu à différentes échelles (Figure 95).

7.4.3. Choix des indicateurs selon les types d'herbiers

Les traits de vie des espèces et les conditions environnementales du milieu dans lesquelles se développent des herbiers sont des caractéristiques importantes à prendre en compte lors du choix de(s) indicateur(s). Cependant toutes les espèces de phanérogames marines n'ont pas bénéficié du même niveau de connaissances. Les espèces *E. acoroides*, *T. hemprichii*, *S. isoetifolium*, sont par exemple très peu étudiées à l'inverse de *P. oceanica*, *Z. marina* et *T. testudinum* qui figurent parmi les

espèces les plus ciblées, notamment dans le cadre d'étude des relations pressions-état (Roca et al., 2016). Pour ces dernières espèces dites « **pérennes** » qui se développent lentement et qui constituent d'importantes réserves de carbone (Björk et al., 2008), l'objectif principal des suivis est de détecter d'éventuels changements, tout en prévenant leur dégradation (ceci, par la mise en place d'action de gestion et le suivi des conditions environnementales) (**Chapitre 3**). Pour ces herbiers constitués d'espèces climaciques, le suivi de paramètres de type « distribution, abondance et composition spécifique » est ainsi recommandé (Figure 96). Les programmes de suivi des herbiers menés en Europe, où *P. oceanica* et *Zostera* sp. sont majoritairement dominantes, se sont notamment centrés sur le relevé de paramètres structuraux tels que la biomasse, le taux de recouvrement, ou encore la densité de pieds (Pergent-Martini et al., 2005 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Marbà et al., 2013).

Ces indicateurs ne sont cependant pas adaptés aux espèces **pionnières**, ainsi que celles de type **colonisatrices ou opportunistes** telles qu'*Halophila* sp., pourtant très communes dans les régions tropicales (Short et al., 2007, 2011). Pour ces espèces, d'autres critères doivent être privilégiés, tels que leurs capacités reproductrices afin d'évaluer leurs capacités de recolonisation. En effet, ce type d'herbier, très dynamique, peut se développer à nouveau après une disparition grâce aux capacités de reproduction des phanérogames marines (Hovey et al., 2015 ; Kilminster et al., 2015). Des relevés comme l'évaluation des banques de graines peuvent être réalisés (Figure 96). Ceci rend toutefois plus complexe la gestion de ces espèces, celle-ci devant dans l'idéal prendre en compte également les différents stades de vie du fait de leur forte variabilité spatiale et temporelle (Hovey et al., 2015).

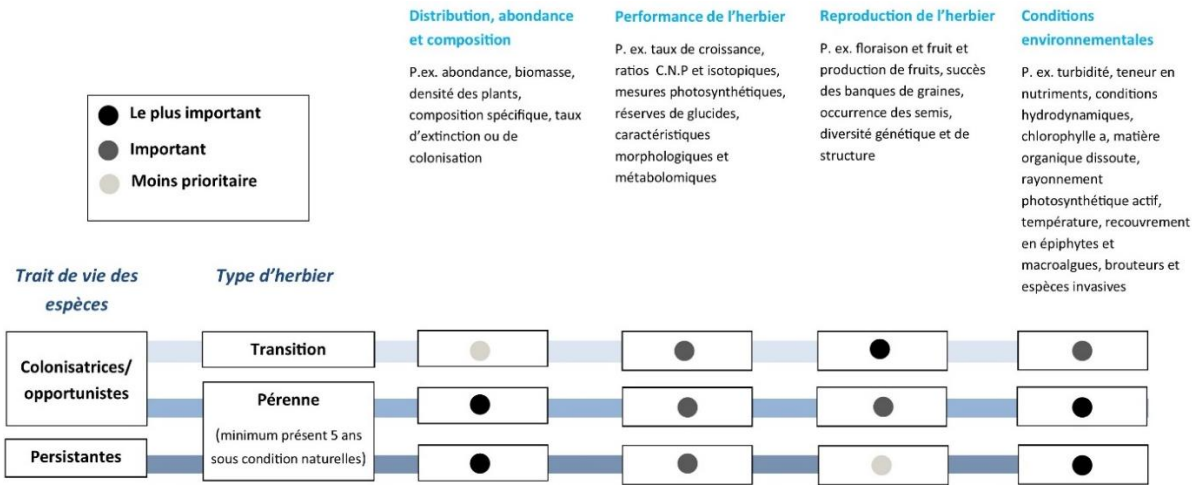


Figure 96. Paramètres recommandés selon les types d'herbiers (Kilminster et al., 2015).

7.4.4. Eléments de synthèse

Les paramètres biochimiques et physiologiques présentent davantage de réponses spécifiques et rapides au stress, et sont les plus sensibles à l'amélioration des conditions environnementales (Figure 97). De nombreuses études récentes attestent de l'intérêt des indicateurs physiologiques (nutriments, isotopes, éléments traces métalliques dans les tissus) comme outils de détection précoce des changements, permettant une gestion préventive à un déclin potentiel (Han et al., 2016 ; Roca et al., 2016) ou pour suivre leur résilience (Roca et al., 2015, 2016). Leur utilisation croissante dans l'évaluation environnementale leur permet par ailleurs d'être de plus en plus fiables.

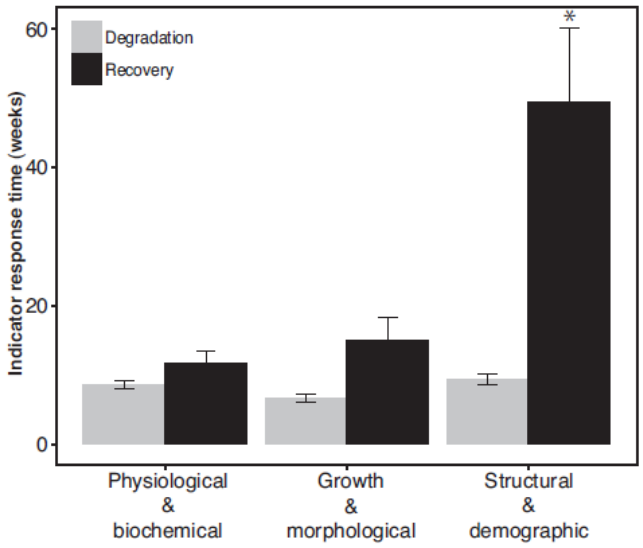


Figure 97. Pourcentage d'études qui ont documenté des réponses significatives des indicateurs à la dégradation et à la récupération, classées par type d'indicateur. Les comparaisons a posteriori mettent en évidence des types d'indicateurs sensiblement différents (a et b) (Roca et al., 2016).

Néanmoins, si certains indicateurs sont identifiés comme pertinents pour répondre à des pressions spécifiques, certains présentent des réponses contradictoires (Tableau 10 ; Tableau 11 **; Chapitre 6**, Martínez-Crego et al., 2010 ; Prado et al., 2010 ; Soissons et al., 2014). Des études complémentaires, notamment localement (Marbà et al., 2013), sont souvent nécessaires pour confirmer leur intérêt et leur performance en tant qu'indicateur pour un secteur donné (**Chapitres 5**, **6** et **9**).

Enfin, certains indicateurs peuvent présenter également de sérieuses limites selon les méthodes d'échantillonnage employées. En effet, si les méthodes directes aléatoires pour le suivi de la densité du nombre de pieds ou le taux de recouvrement des phanérogames sont attractives du fait qu'elles sont simples et ne nécessitent pas l'installation de marqueurs permanents, elles ne permettent pas toujours de prendre suffisamment en compte la variabilité spatiale du milieu, pourtant importante à différentes échelles (Schultz et al., 2015).

7.5. Conclusion

Les contextes de mise en œuvre des suivis des herbiers sont variés (**Chapitres 2** et **8**). Ils se doivent donc de répondre à la problématique fixée (Field et al., 2007) par l'utilisation de méthodes et d'indicateurs adaptés aux types d'herbiers concernés (McMahon et al., 2013 ; Kilminster et al., 2015 ; Roca et al., 2016). Afin d'apporter des informations cohérentes sur l'état des milieux ainsi que sur les pressions s'y appliquant, il est recommandé d'associer des indicateurs physiologiques, répondant de manière ciblée et rapide, à des indicateurs plus génériques reflétant la structure de l'herbiers (Roca et al., 2016 ; **Chapitre 8**). Ces indicateurs doivent malgré tout faire l'objet d'une phase de test sur la zone d'étude (Marbà et al., 2013), comme le témoigne les réponses contrastées observées et contraintes des méthodes rencontrées dans les deux régions d'études de ce travail de thèse (**Chapitres 5** et **6**). Ces travaux sont d'autant plus nécessaires lorsqu'ils concernent des espèces jusqu'alors peu étudiées à travers leurs mécanismes de réponse aux changements, comme c'est le cas dans les outre-mer tropicaux français. Afin que l'action de suivi soit efficace, ces outils doivent être utilisés dans le cadre d'une gestion adaptative. Ces indicateurs peuvent ensuite s'intégrer dans des modèles d'agrégations plus larges (PSR, DPSIR), facilititant la communication et les informations entre l'ensemble des parties prenantes.

Chapitre 8

Perspectives d'adaptation et de développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles françaises et de Mayotte

Les résultats de ce chapitre font l'objet de deux publications :
- Seagrass beds' response to anthropogenic pressures in the French Antilles: towards the development of integrated indicators for public policies (en révision pour la revue Marine Pollution Bulletin, Annexe 5)
- Seagrass meadows under multiples disturbances in Mayotte Island: implication for conservation and management (en préparation)

8.1. Introduction

8.1.1. Contexte des suivis des herbiers dans les outre-mer

Dans les collectivités de l'outre-mer français, les herbiers sont principalement suivis dans le cadre de du suivi de leur état de santé (suivi de l'écosystème) et de la surveillance de l'état écologique des masses d'eau (suivi du milieu qui l'abrite) (Figure 6 ; Tableau 35 ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017).

Aux Antilles, les protocoles mis en place dans le cadre des réseaux de suivis stationnels du Parc national de la Guadeloupe, du réseau des réserves marines et de la DCE, ont été développés dans un souci de compatibilité sur la base du protocole d'évaluation rapide des herbiers de l'Université des Antilles et de l'Université de Guyane proposé par Bouchon et al. (2003). Suite aux réflexions menées sur l'évaluation de la pertinence de ces protocoles, et afin de répondre aux objectifs des différents programmes, certains protocoles ont été adaptés (Tableau 33 **;** Hily et Kerninon, 2013 ; Pareto 2013 ; Le Moal et al., 2016).

Dans l'océan Indien, les suivis des herbiers intertidaux de Mayotte et de la DCE sont en cours d'initiation par le parc naturel marin, et, ne sont encore pas totalement calibrés. Ces suivis devraient se baser sur les diverses préconisations établies par les groupes de travail nationaux et régionaux sur les herbiers (Le Moal et al., 2016., GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 ; WIOSN, 2017). Huit stations de suivis des herbiers ont également été installées aux Glorieuses (îles Eparses), incluant trois stations sur les herbiers mixtes peu profonds et cinq sur les herbiers monospécifiques subtidaux à *Thalassodendron ciliatum* (Ballorain et al., 2016 ; Ballorain et Dedeken, 2016 ; Ballorain et al., 2019).

Dans le Pacifique, les herbiers de Wallis sont suivis depuis 2014 (Job et al., 2014 ; Bosserelle et Kerninon, 2015 ; Job et al. *in prep*). En Nouvelle-Calédonie, les herbiers sont principalement suivis dans le cadre d'études d'impact (p. ex. CORTEX et Sea Coast, 2016), notamment sur les sites miniers de Koniambo en Province Nord (Van Wynsberge et al., 2013 ; Ginger Soproner, 2019).

Tableau 35. Descriptif des paramètres mesurés et des méthodes d'échantillonnage des principaux suivis des herbiers d'outre-mer dans les Antilles françaises (A) et dans l'Indo-Pacifique (B).

A

Suivis stationnels	Parc national de la Guadeloupe	Réseau des réserves (Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy)	DCE Guadeloupe	DCE Martinique
Type d'herbiers suivis	Herbiers subtidaux peu profonds majoritairement dominants à *Thalassia testudinum* et/ou *Syringodium filiforme*			
Méthode et paramètres associés	**30 quadrats 10 x 20 cm**	**30 quadrats 10 x 20 cm**	**9 quadrats 50 x 50 cm**	**9 quadrats 50 x 50 cm**
	Densité phan.	Densité phan.	Recouvrement phan.	Recouvrement phan.
	Hauteur canopée phan.	Hauteur canopée phan.	Recouvrement macroalgues	Recouvrement macroalgues
	3 Belt 50 x 2 m	**Détermination visuelle**	Epibioses	Epibioses
	Epibiose	Etat de santé herbiers	Recouvrement cyano.	Recouvrement cyano.
	Relief	**3 Belt 50 x 2 m**	Floraison, maladies	Floraison, maladies
	Bioturbation	Epibiose	**LIT 50 m**	**LIT 50 m**
	Macrophytes non fixées	Relief	Compo spécifique phan.	Compo spécifique phan.
	Cyanobactéries	Bioturbation	Fragmentation, mitage herbier	Fragmentation, mitage herbier
	Mégafaune dont lambis,	Macrophytes non fixées	Taxon et recouvrement macr.	Taxon et recouvrement macr.
	étoiles de mer et oursins blancs	Recouvrement cyano.	Déchaussement rhiz.	Déchaussement rhiz.
	3 LIT 50 m	Mégafaune dont lambis	**3 Belt 50 x 1 m**	**3 Belt 50 x 1 m**
	Fragmentation herbier	**3 LIT 50 m**	Macrofaune (densité coraux, oursins)	Macrofaune (densité coraux, oursins)
	Mitage herbier	Fragmentation herbier	Bioturbation	Bioturbation
	Dynamique herbier	Mitage herbier	Cyanobactéries	**Estimation visuelle**
	Détermination visuelle	Dynamique herbier	Sénéscences, maladie	Etat de santé herbiers
	Etat de santé herbiers	**Estimation visuelle**	**Estimation visuelle**	
		Etat de santé herbiers	Etat de santé herbiers	
Références	Mège et Delloue, 2007 ; Hily et Kerninon, 2013	Hily et Kerninon, 2013 ; Chalifour, 2017	GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 ; Créocean, 2019	GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 ; Impact-Mer 2019

Tableau 35 (fin). Descriptif des paramètres mesurés et des méthodes d'échantillonnage des principaux suivis des herbiers d'outre-mer dans les Antilles françaises (A) et dans l'Indo-Pacifique (B).

B

Suivis stationnels des herbiers	Parc naturel marin Mayotte	Glorieuses (Iles Eparses)		Wallis	Deva et Koutio-Kouéta (Nouvelle-Calédonie)	Voh, Koné, Pouembout (Nouvelle-Calédonie)
Type d'herbiers suivis	*Herbiers mixtes intertidaux et peu profonds*	*Herbiers mono/plurispécifiques intertidaux*	*Herbiers monospécifiques à Thalassodendron ciliatum*	*Herbiers peu profonds à S. isoetifolium, H. uninervis, H. ovalis*	*Herbiers plurispéficique intertidaux et peu profonds*	*Herbiers plurispéficique intertidaux et peu profonds*
Méthode et paramètres associés	**30 quadrats 50 x 50 cm**	**30 quadrats 50 x 50 cm**	**30 quadrats 50 x 50 cm**	**30 quadrats 50 x 50 cm**	**5 quadrats 50x50 cm**	**10 quadrats 50 x 50 cm**
	Recou. Herbiers	Recou. Herbiers	Recou. Herbiers	Compo spécifique phan.	Compo spécifique phan.	Recouvrement herbier
	Abondance relative phan.	Abondance relative phan.	Hauteur de l'herbier	Hauteur canopée phan.	Recouvrement phan.	
	Hauteur de l'herbier	Hauteur de l'herbier	Nature du substrat	Recouvrement phan.	Hauteur canopée phan.	
	Recouvrement macroalgues	Recouvrement macroalgues	**30 sous-quadrats 10 x 10 cm**	Recouvrement épibioses	Recouvrement épiphytes	
	Epbiose	Epbiose	Densité	Recouvrement cyano.	Recouvrement macr.	
	Nature du substrat	Nature du substrat	Fleurs/fruits	Abondance invertébrés benthiques	Description substrat	
	30 sous-quadrats 10 x 10 cm	**30 sous-quadrats 10 x 10 cm**	**9 carottes 12 cm x 50 cm**	Description substrat	Inventaire des invertébrés	
	Densité	Densité	Biomasses épi/endogée	**3 Belt 50 x 1 m**	sessiles et épifaune	
	3 Belt 50 x 2 m	Fleurs/fruits	**3 Belt 50 x 2 m**	Macrophytes non fixées	**1 LIT 50 m**	
	Macrofaune benthique épigée	**9 carottes 12 cm x 50 cm**	macro faune benthique épigée	Faune macro-benthique épigée	Diversité spécifique	
	3 LIT 50 m	Biomasses épi/endogée	**3 LIT 50 m**	**3 LIT 50 m**	Estimation visuelle densité herbier	
	Fragmentation (> 50 cm)	**3 Belt 50 x 2 m**	Fragmentation (> 50 cm)	Compo spé phan.	Fragmentation, mitage herbier	
		Macro faunebenthique épigée		Estimation visuelle densité herbier	Recouvrement macr.	
		3 LIT 50 m		Fragmentation, mitage herbier	Dynamique herbier	
		Fragmentation (> 50 cm)		Recouvrement macr.	Compo spé phan.	
				Dynamique herbier	Taxons macr.	
				Taxons macr.	Recouvrement cyano.	
				Recouvrement cyano.	Bioturbation	
				Bioturbation	Couverture et structure substrat	
				Couverture et structure substrat		
Références	Scholten et al., 2020	Ballorain et al., 2020	Ballorain et al., 2020	Job et al., 2015	CORTEX et CAPSE, 2014 ; SeaCoast, 2017	KNS, 2019

8.1.2. Développement des indicateurs pour l'évaluation de l'état des herbiers ultramarins

Comme synthétisés dans le Tableau 35, les protocoles de suivis stationnels des herbiers diffèrent selon les régions de l'outre-mer français concernées, en fonction des objectifs et des cadres d'application des suivis associés, ainsi que des spécificités locales, telles que : la stratégie de mise en place et de gestion des AMP, (Tableau 8, **Chapitre 2**), la DCE ou l'Ifrecor.

Ainsi, les herbiers sont principalement suivis dans le cadre de la surveillance général de l'écosystème (suivis au sein des AMP), de la surveillance de l'état écologique des masses d'eau (DCE) ou encore dans le cadre d'études d'impact (principalement en Nouvelle-Calédonie). Une démarche d'adaptation des protocoles est en cours depuis plusieurs années à l'échelle des Antilles et de Mayotte (Le Moal et al., 2016, GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017). Ces adaptations successives des protocoles et le positionnement des stations de suivis, (pour la plupart en situation environnementale modérée par rapport aux impacts anthropiques), ne permettaient pas de fournir une base de données suffisante pour le développement des indicateurs. De plus, les suivis des herbiers ultramarins ciblent principalement les paramètres morphologiques (longueur des feuilles, hauteur de la canopée), structuraux (densité, recouvrement), paysagers (fragmentation), les communautés associées (faune benthique, estimation visuelle de la charge d'épibiose) aux herbiers (Tableau 35). Considérant l'intérêt des outils d'alerte précoce pour la bioindication (**Chapitres 3**, **5**, **6** et **7**), il est essentiel d'investiguer certains de ces paramètres (**Chapitre 4**).

De plus, les spécificités locales des herbiers marins tropicaux (c'est-à-dire plurispécifiques) et leur localisation géographique (îles isolées) ne permettent pas une transposition des indicateurs développés dans le cadre de la DCE en Europe pour les herbiers tempérés monospécifiques de *Posidonia oceanica* (Romero et al., 2007 ; Gobert et al., 2009 ; Lopez y Royo et al., 2010), *Cymodocea nodosa* (Oliva et al., 2012 ; Orlando-Bonaca et al., 2015) et *Zostera* sp. (Auby et al., 2010 ; García-Marín et al., 2013 ; Neto et al., 2013) aux herbiers de l'outre-mer français.

C'est dans ce contexte itératif d'évolution des protocoles de suivi des herbiers, et dans la perspective de développer des indicateurs (p. ex. état général, degré d'anthropisation selon le principe de bioindication), que se situe ce chapitre. Ainsi, dans les parties suivantes, le choix des paramètres de suivi est rediscuté et une proposition d'indicateurs intégrés aux échelles des deux régions pilotes (Antilles et Mayotte) est réalisée.

8.1.3. Approche générale de construction des indicateurs multimétriques

L'approche multimétrique a pour objectif de fournir un résumé simplifié des informations complexes sur l'état d'un écosystème, ou d'un compartiment de cet écosystème, de manière compréhensible aux utilisateurs de la ressource et adéquat pour la prise de décisions politiques (p. ex. Hering et al., 2006 ; Borja et Dauer, 2008 ; **Chapitre 7**). Elle doit se baser sur des données fiables et aisément reproductibles selon un coût de mise en œuvre modéré. Il existe diverses démarches pour la construction des indicateurs multimétriques (Hering et al., 2006 ; Borja et Dauer, 2008 ; Marbà et al., 2013). Dans un cadre général, Borja et Dauer (2008) proposent de synthétiser les étapes de leur développement comme suit (Figure 98) :

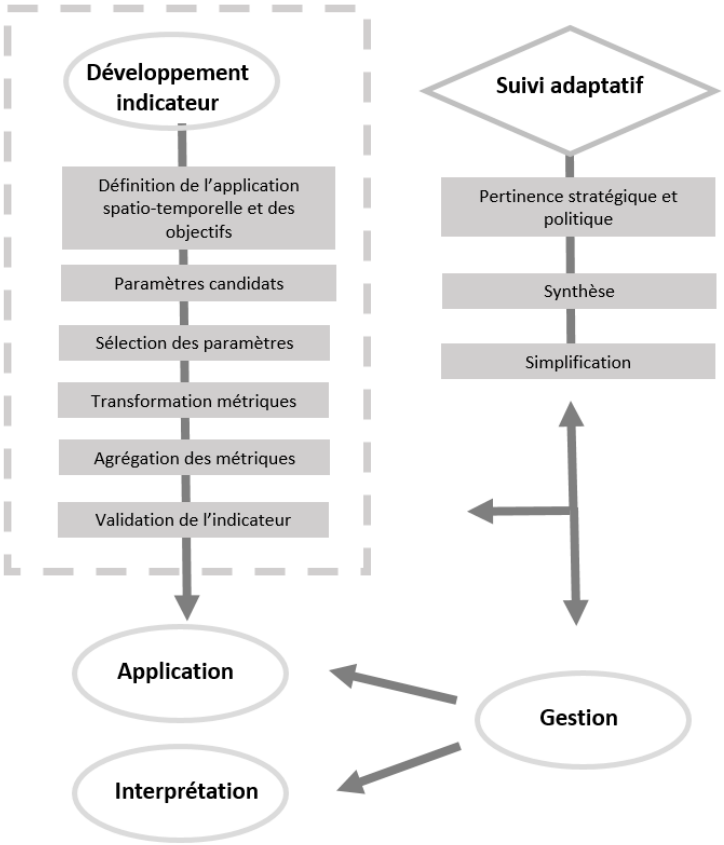


Figure 98. Développement, application et interprétation d'indicateurs multimétriques. Le rectangle en pointillés présente les principales étapes du développement de l'indicateur. Les boucles de rétroaction de la surveillance adaptative et les facteurs de décision du changement adaptatif sont indiqués par des flèches (adapté d'après Borja et Dauer, 2008).

En premier lieu, l'**échelle spatio-temporelle** d'application de l'indicateur multimétrique et ses **objectifs** doivent être clairement définis. Un des défis majeurs dans la mise en œuvre de cette approche consiste en la **sélection** (selon des critères incluant p. ex. la pertinence scientifique, les coûts, la présence de données historiques) et l'**agrégation** des paramètres en un indicateur multimétrique afin de représenter la dynamique des processus écologiques essentiels (National Research Council, 2000 ; Niemeijer et de Groot, 2008). Ainsi, sans une base écologique solide, l'indicateur ne répondra pas aux objectifs attendus, et, ne sera pas pertinent pour des choix politiques et/ou sociétaux (p.ex. Borja et Dauer, 2008 ; modèles PSR et DPSIR ; **Chapitre 7**). L'étape de **validation** de l'indicateur, nécessaire au processus, doit, lorsque cela est possible, se baser sur l'utilisation d'un jeu de données indépendant à sa création (p.ex. Borja et Dauer, 2008). Enfin, la mise en **application** et l'**interprétation** de l'indicateur impliquent un travail d'analyse notamment à l'issue de sa mise en œuvre selon un mode itératif (Ringold et al., 1996 ; Allen et al., 2011 ; Williams, 2011 ; Figure 93 ; **Chapitre 7**), nécessitant une revalidation continue à chacune de ses utilisations (Borja et Dauer, 2008).

8.2. Matériel et méthodes

8.2.1. Définition des objectifs et des échelles d'application des indicateurs

La recherche d'indicateurs de l'état général de la santé des herbiers et d'indicateurs de stress et d'impact représentent deux objectifs majeurs de suivi de cet écosystème (Marbà et al., 2013 ; Roca et al., 2016 ; **Chapitre 7**). Ainsi, ces objectifs, peuvent nécessiter la mise en œuvre d'approches différentes (Hering et al., 2006 ; Roca et al., 2016). Dans ce chapitre, par esprit de synthèse et considérant l'intérêt de mutualisation des suivis (§ 8.3.3. et 8.4.3.), l'objectif est de proposer un **indicateur multimétrique intégré** traduisant à la fois l'état de santé général de l'herbier et son degré d'anthropisation. L'exercice est réalisé à l'échelle des deux secteurs étudiés (les Antilles françaises : § 8.2. et Mayotte : § 8.3.).

8.2.2. Sélection des paramètres

Les analyses bibliographiques réalisées ont permis de sélectionner les paramètres les plus pertinents à tester *in situ* (**Chapitres 3**, **4** et **7**) afin d'acquérir la donnée nécessaire pour étudier leurs réponses le long de gradients de pressions anthropiques pour les deux régions d'étude (**Chapitres 5** et **6**). Cette analyse a également permis d'écarter certains paramètres très hétérogènes entre les stations (p. ex.

faune benthique). Les paramètres montrant des différences significatives entre les stations ont été intégrés dans une première série d'analyse en composantes principales (ACP, Hotelling, 1933) afin d'explorer leur comportement de manière continue (Romero et al., 2007 ; Martínez-Crego et al., 2008 ; Oliva et al., 2012 ; García-Marín et al., 2013). Sur la base de cette analyse, et pour limiter les redondances, un second ensemble de paramètres a été sélectionné, incluant les paramètres les plus corrélés aux facteurs anthropiques (§ 8.2. et 8.3.). Certains paramètres structuraux associés à l'intégrité du système (densité et recouvrement) ont également été inclus à cette sélection pour la mise en œuvre d'une seconde ACP, cette dernière permettant de proposer une classification des stations selon l'état des herbiers sur ces critères retenus.

8.2.2. Calcul de l'*Ecological Quality Ratio* (EQR) et classification des stations selon leur état

L'état écologique est calculé sur la base de l'ACP finale, incluant les stations d'études, complété par deux stations virtuelles (*optimal* et *worst*), représentatives des situations extrêmes (Romero et al., 2007 ; Oliva et al., 2012 ; García-Marín et al., 2013). Elles sont obtenues par le calcul de la moyenne des deux valeurs extrêmes pour chaque paramètre. Le score obtenu sur le premier axe de l'ACP est considéré comme une estimation de son statut écologique. Ainsi, l'*Ecological Quality Ratio* (EQR) a été calculé en deux étapes :

(1) $EQR'_x = (CI_x - CI_{worst}) / CI_{optimal} - CI_{worst})$

(2) $EQR = (EQR' + 0,11) / (1 + 0,11)$

EQR'_x représente le ratio de qualité écologique du site, CI_x le score du site x sur la première composante de l'ACP, $CI_{optimal}$ le score du site "optimal" (site de référence) pour la première composante et CI_{worst} le score du site "pire cas". La deuxième étape permet de rapporter l'EQR sur une échelle de 0 à 1 et selon cinq classes, tel qu'attendu dans le cadre de la DCE (Tableau 36).

Tableau 36. Limites quantitatives de l'*Ecological Quality Ratio* (EQR) selon deux types de classes fréquemment utilisées et codes couleurs associés.

EQR (classe1)	**EQR (classe 2)**	**Etat écologique**	**Code couleur**
0,775 - 1	0,80 - 1	très bon	**bleu**
0,550 - 0,774	0,6 - 0,79	bon	**vert**
0,325 - 0,549	0,4 - 0,59	moyen	**jaune**
0,1 - 0,324	0,2 - 0,39	médiocre	**orange**
0 - 0,1	0 - 0,19	mauvais	**rouge**

8.2.3. Synthèse des étapes de construction des indicateurs

Les étapes de construction des indicateurs sont résumées sur la Figure 99.

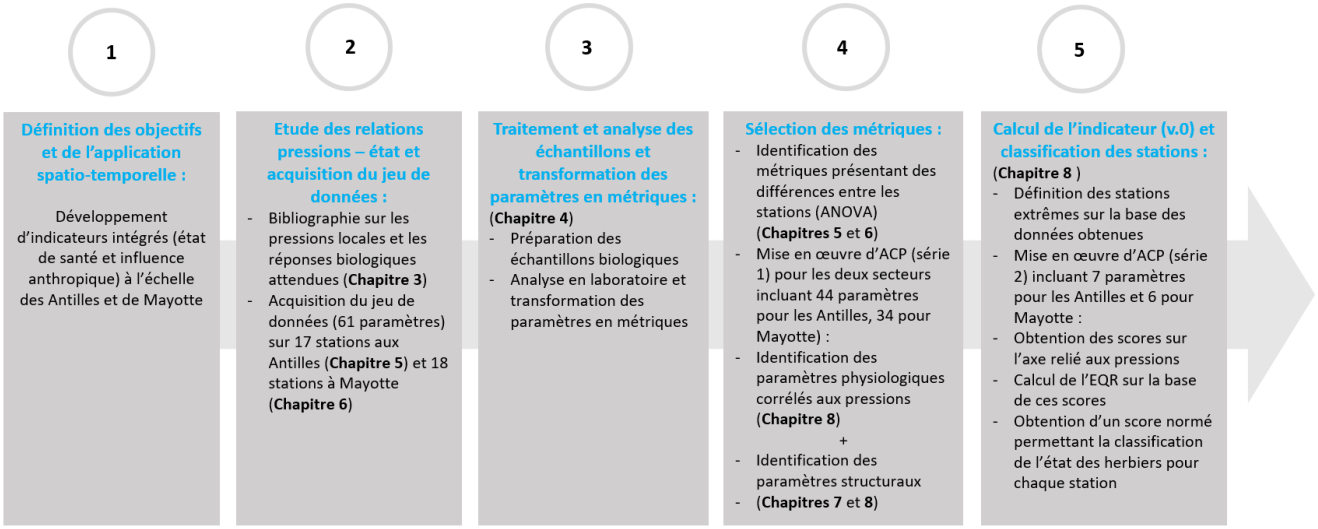


Figure 99. Synthèse du développement des premières bases d'indicateurs (v.0) en cinq grandes étapes.

8.3. Vers le développement d'indicateurs pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles

8.3.1. Identification des paramètres les plus pertinents et premières recommandations de stratégie d'échantillonnage pour le suivi des herbiers marins des Antilles françaises

Dans le **Chapitre 5**, 61 paramètres ont été testés dans des situations environnementales contrastées selon les méthodes présentées dans le Chapitre 4, permettant d'apporter les données nécessaires à l'initiation de la construction d'un indicateur intégré, qui pourrait s'intituler : indicateur herbiers Antilles (v.0 IHA) ou French Antilles Seagrass Indicator (v.0 FASI).

Une première série d'ACP, incluant les 44 paramètres ayant démontré des différences significatives entre les stations (ANOVA, $p < 0,05$, **Chapitre 5**), est réalisée (Figure 100, Figure 101 et Tableau 37). Elles permettent d'identifier les paramètres présentant les plus fortes corrélations aux axes de l'ACP (100A, Tableau 37) et au gradient de pressions anthropiques présumées (Figure 100 B). Dans ce chapitre, cette analyse est appliquée sur l'ensemble des stations échantillonnées aux Antilles sur la période 2017-2018 (Tableau 12), excepté la station de Baillif dont les herbiers sont dominés par *H. stipulacea* et *S. filiforme*.

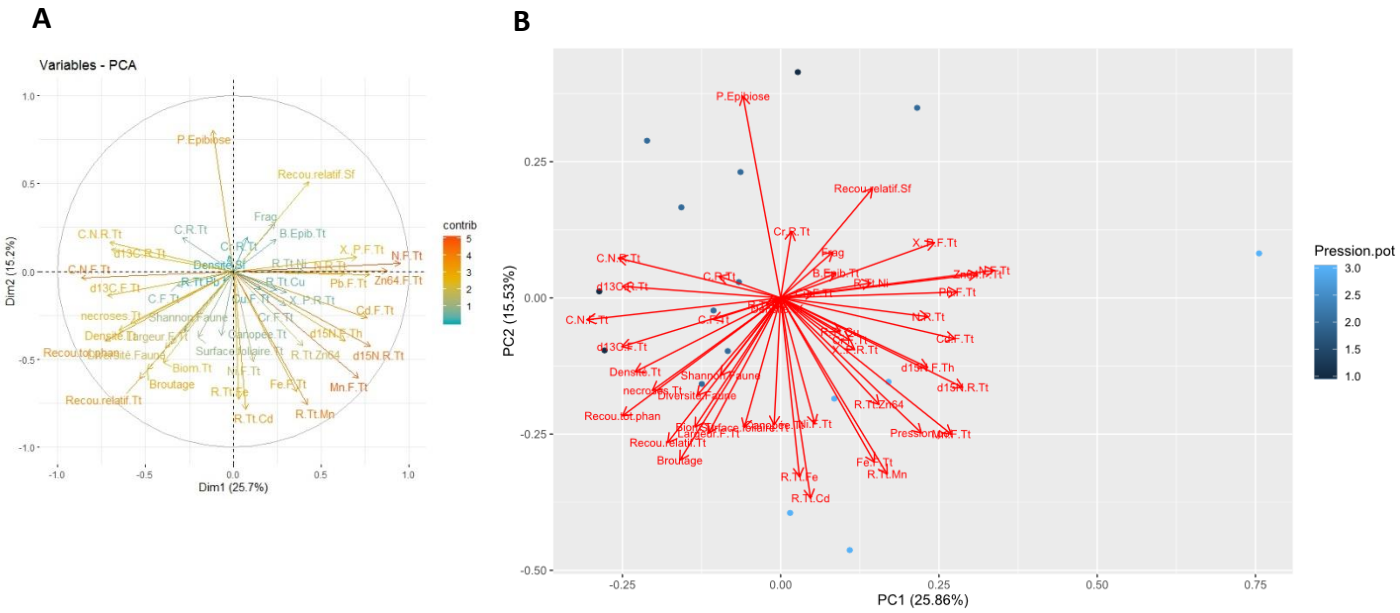


Figure 100. ACP représentant la corrélation entre les paramètres étudiés (Antilles) et leur contribution aux deux premiers axes (A) et entre les paramètres en incluant le facteur des pressions anthropiques présumées (B).

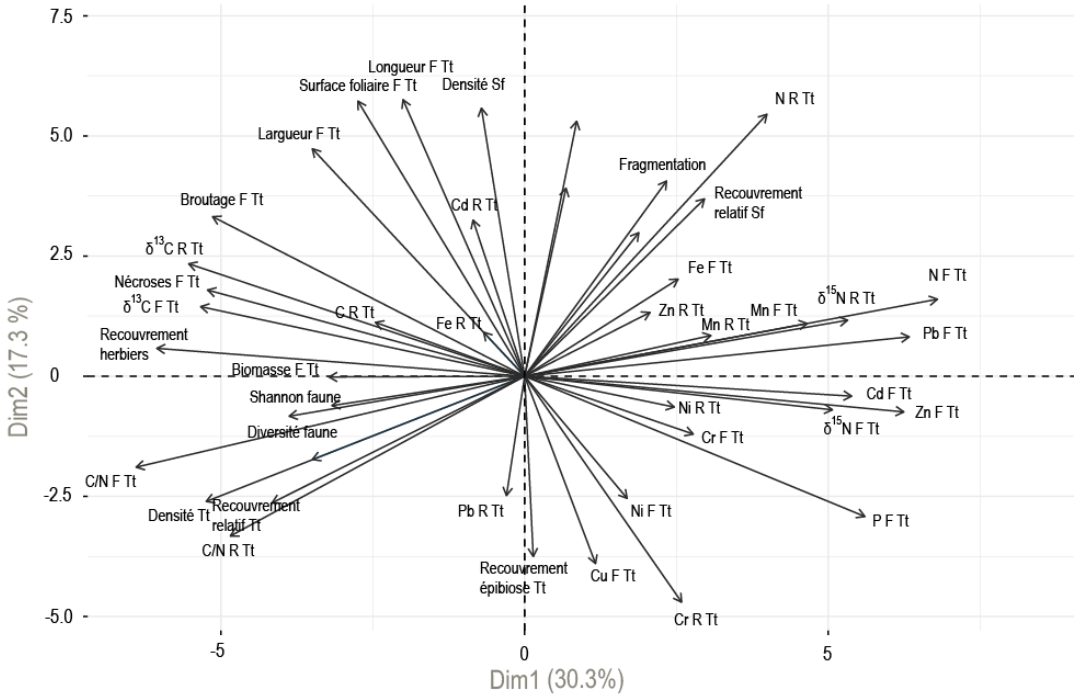


Figure 101. ACP simplifiée représentant la corrélation entre les 44 paramètres étudiés (Antilles) et leur contribution aux deux premiers axes.

Tableau 37. Corrélation des paramètres aux composantes de l'ACP intégrant les paramètres révélant des différences significatives entre les stations (ANOVA, $p < 0,05$; voir Chapitre 5). Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I ($r \leq 0,70$) sont notés en gras.

Métriques	Composante I	Composante II	Composante III
δ^{15}N F Tt	0,64	-0,39	-0,32
N F Tt	**0,95**	0,05	0,04
δ^{13}C F Tt	**-0,72**	-0,14	-0,03
C F Tt	-0,32	-0,08	-0,38
C/N F Tt	**-0,87**	-0,04	-0,15
P F Tt	**0,70**	0,08	-0,48
Cr F Tt	0,30	-0,19	0,06
Mn F Tt	**0,71**	-0,61	-0,08
Fe F Tt	0,36	-0,69	-0,08
Ni F Tt	0,11	-0,51	-0,03
Cu F Tt	0,15	-0,10	-0,63
Zn F Tt	**0,88**	0,00	-0,14
Cd F Tt	**0,76**	-0,26	-0,23
Pb F Tt	**0,78**	-0,02	0,11
δ^{15}N R Tt	**0,78**	-0,43	-0,01
N R Tt	0,64	-0,01	0,62
δ^{13}C R Tt	-0,70	0,12	0,19
C R Tt	-0,29	0,19	0,22
C/N R Tt	**-0,70**	0,17	-0,32
P R Tt	0,30	-0,12	0,60
Cr R Tt	0,08	0,19	-0,19
Mn R Tt	0,42	-0,76	-0,17
Fe R Tt	0,03	-0,73	-0,10
Ni R Tt	0,40	0,00	-0,22
Cu R Tt	0,25	-0,11	0,20
Zn R Tt	0,40	-0,42	0,15
Cd Tt	0,07	-0,79	0,05
Pb R Tt	-0,06	-0,06	-0,04
Biomasse Tt	-0,40	-0,52	0,07
Fragmentation herbier	0,23	0,27	0,53
Densité Tt	-0,65	-0,33	-0,40
Densité Sf	-0,03	0,09	0,76
Recouvrement total herbiers	**-0,73**	-0,40	0,21
Recouvrement relatif Tt	-0,53	-0,61	-0,35
Recouvrement relatif Sf	0,43	0,51	0,56
Broutage	-0,49	-0,56	0,43
Nécroses F Tt	-0,58	-0,29	0,35
Canopée Tt	-0,07	-0,36	0,86
Surface foliaire Tt	-0,20	-0,37	0,86
Largeur F Tt	-0,36	-0,41	0,71
Biomasse épibioses Tt	0,24	0,18	0,55
Recouvrement total épibioses	-0,12	0,80	-0,19
Indice de diversité Shannon faune	-0,28	-0,34	-0,28
Diversité spécifique faune	-0,39	-0,44	-0,37

Ces analyses multivariées permettent d'orienter la sélection des paramètres les plus pertinents à retenir pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers des Antilles françaises dans un contexte anthropisé. Plusieurs critères doivent être pris en compte, tels que la promotion de méthodes non destructives (lorsque cela est possible), ainsi que de méthodes de mesure de faible technicité produisant des résultats aisés à interpréter. De plus, afin de renforcer l'efficacité des protocoles et minimiser les coûts de mise en œuvre, il est primordial d'éviter les redondances et de sélectionner les paramètres les plus utiles et performants en fonction des objectifs de la surveillance (voir § 8.3.2.).

Les résultats de ce chapitre et ceux du **Chapitre 5**, démontrent que les paramètres physiologiques tels que l'azote, le phosphore, le ratio C/N, le $\delta^{15}N$ et certains éléments traces (p. ex. zinc, plomb cadmium, fer et manganèse) représentent des indicateurs d'alerte précoce prometteurs pour la surveillance des herbiers de *T. testudinum* et de *S. filiforme* aux Antilles françaises dans le contexte de la mise en œuvre de la DCE (Figure 100, Figure 101 et Tableau 37). Ces paramètres, qui traduisent la charge et la nature des nutriments et polluants métalliques dans le milieu (reflétant une dégradation de la qualité de l'eau, principale menace des herbiers), sont également très utiles pour le suivi de l'évolution de l'état des herbiers, information clé pour les gestionnaires d'AMP. En effet, comme évoqué en **Chapitres 5**, **6** et **7**, les herbiers marins et en particulier ceux constitués d'espèces à longue durée de vie, enregistrent dans leurs tissus des informations sur l'environnement telles que la teneur en nutriments et en polluants (Fourqurean et al., 1997 ; Burkholder et al., 2007 ; Govers et al., 2014 ; Holmer et al., 2016), information clé pour la bioindication. De plus, l'accumulation de certains éléments traces pouvant également affecter la santé des herbiers marins, l'évaluation de leurs concentrations peut, dans une certaine mesure, renseigner sur leur état de santé (Prange et Dennison, 2000 ; Govers et al., 2014a). Ces paramètres physiologiques peuvent répondre rapidement (p. ex. par un déclin) à des perturbations spécifiques et témoigner du processus de rétablissement de l'écosystème lorsque les facteurs de stress sont réduits (p. ex. Roca et al., 2016). Les résultats présentés dans le **Chapitre 5** confirment la capacité de bioindication des deux espèces caribéennes *T. testudinum* et de *S. filiforme*, en particulier de *T. testudinum* à croissance lente. Par ailleurs, Bonanno et Raccuia (2018) ont également démontré la capacité intégratrice des éléments traces de l'espèce envahissante *H. stipulacea*. Ainsi, les réponses similaires observées chez les trois espèces indiquent que les paramètres physiologiques constituent des bioindicateurs prometteurs à long terme à l'échelle de la région ; notamment si l'on considère la tendance évolutive des herbiers caribéens caractérisée par un déclin des espèces climaciques, progressivement remplacées par des espèces opportunistes et envahissantes (van Tussenbroek et al., 2014 ; Smulders et al., 2017 ; Christianen et al., 2019). Ainsi, afin de minimiser les contraintes techniques et pour fournir un bon compromis « temps-coût-efficacité », les actions de suivi générales des herbiers devraient à minima inclure la mesure de l'azote (analyse moins complexe que celle pour les éléments

analysés par ICP-MS, voir **Chapitre 4**) dans les feuilles des phanérogames marines, qui sont plus accumulatrices des éléments concernés, et donc plus sensibles que les rhizomes (Figure 100, Figure 101 et Tableau 37). De plus, leur échantillonnage peut s'organiser de manière moins destructive. En outre, comme le soulignent nos résultats et l'analyse de Roca et al. (2016), les indicateurs d'alerte précoce sont très spécifiques à une perturbation particulière.

C'est pourquoi, les protocoles de suivis des herbiers à l'échelle des Antilles françaises devraient également maintenir l'acquisition des paramètres structuraux, traduisant de manière plus lente les changements (Burkholder et al., 2007 ; Roca et al., 2016) et étant compatibles avec les échelles de temps de gestion (**Chapitre 3**). En effet, à l'échelle des AMP, l'évaluation s'effectue tous les 15 ans. Pour renseigner cette évaluation, le suivi de l'état de santé des herbiers marins par les gestionnaires s'effectue généralement de manière annuelle. Le cycle d'évaluation de la DCE est fixé à 6 ans. Par exemple pour les Antilles, cette évaluation se base pour l'instant sur des suivis annuels. Une fois les outils développés, leur fréquence de mise en œuvre pourra être redéfinie. Par conséquent, l'estimation visuelle du taux de recouvrement en phanérogames (adapté pour les herbiers ras, clairsemés et pour les espèces pionnières et/ou envahissantes, telles qu'*H. stipulacea*), ainsi que la densité des pieds (moins subjective que les mesures des taux de recouvrement, en particulier pour les herbiers à haute canopée), ne nécessitant pas d'analyse en laboratoire, sont recommandées comme paramètres génériques renseignant sur la structure de l'écosystème (Carruthers et al., 2003). Selon le protocole mis en œuvre (comptage *in situ vs* comptage après le prélèvement de la biomasse) et le type d'herbier (herbier dense *vs* herbier clairsemé), la mesure de densité peut être chronophage sur le terrain, mais son efficacité a été largement démontrée pour détecter les changements à long terme des herbiers dans un contexte de perturbations multiples (van Tussenbroek et al., 2014 ; Roca et al., 2016). Cependant, utilisées seules, ces mesures ne sont pas suffisantes pour détecter les changements et mettre en œuvre les actions de gestion pour prévenir la dégradation des herbiers (van Katwijk et al., 2011 ; Roca et al., 2016). En effet, le suivi de l'herbier de Marigot se basant sur des paramètres structuraux n'a pas permis de détecter suffisamment tôt son déclin (**Chapitre 5** ; Vaslet et ATE, 2018).

L'approche utilisée dans l'étude présentée dans le **Chapitre 5** (transects géolocalisés, **Chapitre 4**), ainsi que celle du SeagrassNet ou de Seagrass-Watch (transects permanents, McKenzie et al., 2001 ; Short et al., 2006ab), sont davantage adaptées aux herbiers hétérogènes (composés d'espèces pionnières ou opportunistes) qu'aux herbiers continus et monospécifiques (constitués d'espèces à longue durée de vie) (p. ex. van Tussenbroek et al., 2014). Elle est néanmoins très utile pour relever les caractéristiques paysagères et spatiales des herbiers ainsi que pour renseigner sur les processus hydrodynamiques (Patriquin, 1975) ou les perturbations physiques d'origine anthropique (Demers et al., 2013 ; La Manna et al., 2015). De plus, la fréquence des perturbations étant susceptible d'augmenter à l'avenir, on peut

s'attendre à ce que les herbiers deviennent plus hétérogènes et potentiellement plus abondants en *S. filiforme* et *H. stipulacea*, espèces mieux adaptées aux conditions environnementales futures et déjà de plus en plus présentes (van Tussenbroek et al., 2014 ; Smulders et al., 2017 ; Christianen et al., 2019 ; **Chapitres 1**, **2** et **5**). Dans ce contexte, l'approche stationnelle par transect permettant la collecte de ces paramètres paysagers (p. ex. fragmentation, mitage) et la disposition des quadrats (McKenzie et al., 2001 ; Short et al., 2006ab), jusqu'à présent recommandée pour le suivi des herbiers antillais (Le Moal et al., 2016, GTN Herbiers DCE-Ifrecor, 2017), n'est ainsi pas remise en question.

Sur le terrain, si le temps alloué à la surveillance le permet, il est préconisé d'enregistrer des informations sur les communautés de macroalgues, en particulier si des apports de nutriments et de matières organiques sont suspectés, au vue des changements des communautés vers une algueraie (van Tussenbroek et al., 2014 ; Montefalcone et al., 2015).

Il est reconnu que les communautés d'épiphytes réagissent à l'eutrophisation (Frankovich et Fourqurean, 1997 ; Zhang et al., 2014 ; Prado, 2018) mais elles ne semblent pas être très sensibles dans notre zone d'étude (Frankovich et Fourqurean, 1997 ; **Chapitre 5**) du fait de la réponse très variable de ce paramètre, conditionné par la composition taxonomique des organismes en épibiose. C'est pourquoi ce paramètre, d'autant plus complexe à relever, n'est ici pas considéré comme un indicateur clé en réponse aux enjeux ciblés.

De même, au vu de nos résultats (**Chapitre 5**) et de la littérature, il n'est pas essentiel de noter annuellement les caractéristiques des sédiments des herbiers marins, la morphométrie (p.ex. longueur des feuilles) et les descripteurs associés de la macrofaune suivis sur une base annuelle (comme ils le sont dans le cadre de plusieurs suivis des herbiers dans les Antilles françaises) (GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 pour une revue). Cependant, ces paramètres peuvent être utiles s'ils sont mesurés au début du programme de suivis ou selon une fréquence moindre. De plus, selon la présence d'espèces d'intérêt et l'objectif des suivis (p. ex évaluation du rôle fonctionnel), certains suivis pourraient être recentrés sur des espèces indicatrices du fonctionnement de l'écosystème ou d'intérêt patrimonial.

De manière générale, dans un contexte de perturbations multiples, la stratégie la plus utile pour identifier les facteurs de changement est d'avoir une **approche holistique** des données sur les herbiers, liées aux conditions environnementales (McMahon et al., 2013 ; Kilminster et al., 2015 ; Roca et al., 2016). Davantage d'informations sur les pressions et sur la réponse temporelle des paramètres auraient été utiles pour mieux comprendre les conditions locales, afin d'affiner la sélection des paramètres candidats. Comme présenté en **Chapitre 7**, ce processus doit s'établir selon une approche itérative. Néanmoins, au vu des résultats apportés par ce travail, de nouvelles recommandations peuvent d'ores et déjà être suggérées sur les protocoles utilisés actuellement pour le suivi des herbiers dans les Antilles françaises (Figure 102). Ainsi, la meilleure option de **suivi des herbiers** (suivi général et stratégie

d'impact) est **de combiner, au moins, les paramètres des niveaux physiologiques (indicateurs d'alerte précoce des changements environnementaux) et structurels (liés à l'intégrité du système)**.

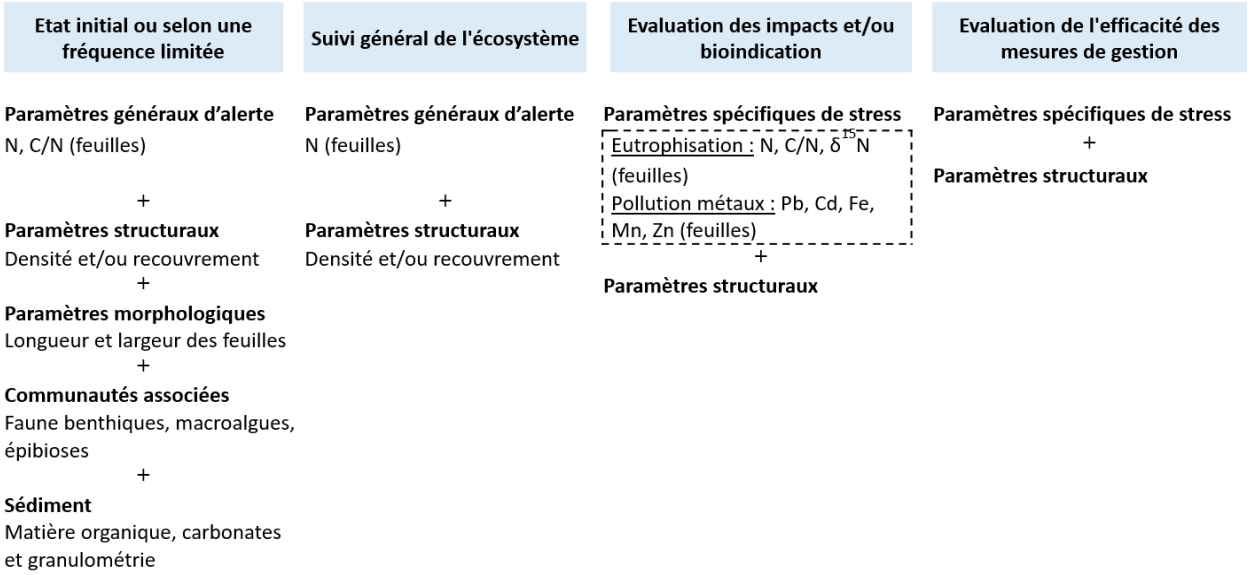


Figure 102. Synthèse des principaux paramètres selon les objectifs du suivi des herbiers aux Antilles. Les indicateurs de diagnostics sont entourés en pointillés.

8.3.2. Vers un indicateur intégré d'évaluation de l'état des herbiers des Antilles française et une classification des stations

Considérant les enjeux de mutualisation (voir ci-dessus), l'intérêt de développer un indicateur intégré, répondant d'une part aux besoins de la surveillance générale des herbiers et d'autre part à celle de l'évaluation des impacts anthropiques, est important pour le secteur des Antilles où divers suivis des herbiers sont mis en œuvre. Dans la partie précédente (§ 8.3.1.), les résultats des analyses multivariées ont permis d'identifier les paramètres les plus sensibles aux pressions anthropiques (Figure 100, Figure 101 et Tableau 37). Dans une optique de limitation du nombre de paramètres à intégrer à l'indicateur, une nouvelle sélection de paramètres est réalisée. Elle intègre, des indicateurs d'alerte précoce (limité à une seule espèce, un seul compartiment de la plante et selon une corrélation à l'axe 1 de l'ACP supérieure à 0,75) et des paramètres structuraux (**Chapitre 7**) :

- **Les concentrations en azote, zinc, plomb et cadmium** et **le ratio C/N** dans les feuilles de *T. testudinum* (indicateurs d'alerte précoce dans un contexte d'anthropisation)
- Le **recouvrement total en herbier** et la **densité de plants de *T. testudinum*** (indicateurs structuraux reflétant l'intégrité de l'herbier dans un contexte de perturbations multiples)

Ces sept paramètres sont ensuite intégrés à une nouvelle ACP (secondaire) permettant leur agrégation et de classifier les stations selon ces paramètres retenus (Figure 103).

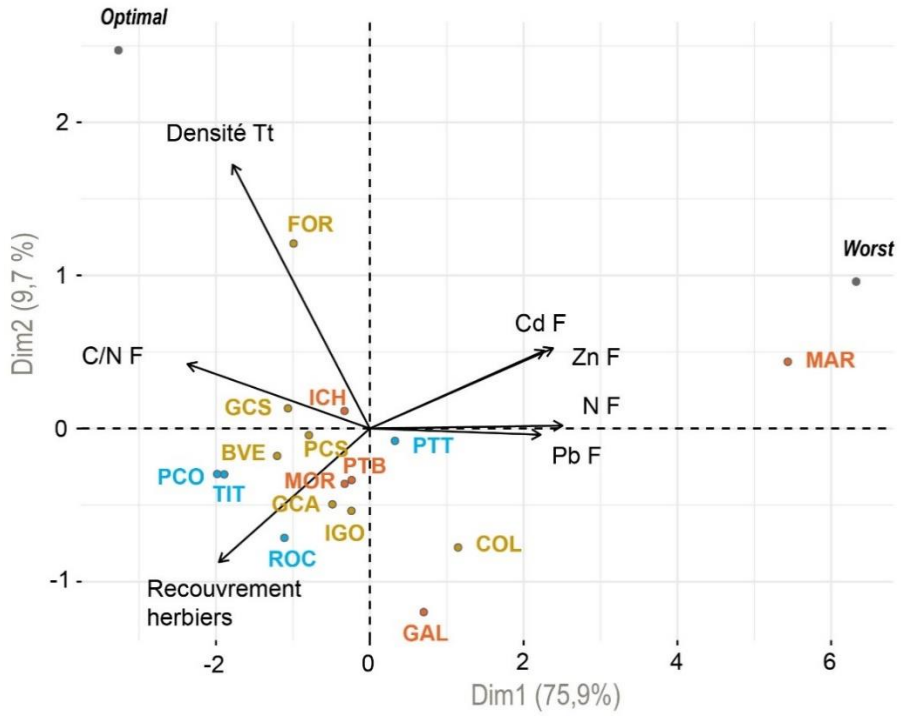


Figure 103. ACP secondaire sur les 16 stations étudiées au Antilles. Les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : modérée (jaune) et élevée (rouge)) telles que définies dans le Tableau 12.

Les deux premières composantes de cette seconde ACP expliquent 75,9 % (composante I) et 9,7 % (composante II) de la variabilité totale (Figure 103). Les paramètres positivement corrélés à cette première composante comprennent l'azote, le plomb, le zinc et le cadmium dans les feuilles de *T. testudinum*, marqueurs d'herbiers anthropisés. Sur cette ACP, les paramètres négativement corrélés à la première composante sont considérés comme des indicateurs du bon état écologique des herbiers marins, notamment la densité de *T. testudinum*, le recouvrement global de l'herbier et un ratio C/N élevé.

Selon cette classification, les herbiers les moins impactés sont Tintamarre (TIT) et Passe à Colas (PCO), qui sont situés au large et relativement loin de toute source de perturbation (Tableau 12, Figure 103). Le score élevé de la Passe à Colas peut être de plus renforcé par la présence d'une faune benthique abondance et diversifiée (**Chapitre 5**, Figure 54), attestant de la valeur patrimoniale de l'écosystème. En revanche, l'identification des herbiers très enrichis en nutriments et polluants permet d'alerter sur leur

état de santé et leur maintien. En effet, la station étant classée à l'extrémité négative de l'ACP, Marigot, semble être en transition vers un possible effondrement, ce qui pourrait avoir des conséquences très néfastes pour la zone : sans l'herbier pour le pompage des nutriments et l'accumulation de sédiments, l'état écologique de la baie pourrait se dégrader encore plus. Sa position sur l'axe de l'ACP (Figure 101) permet de faire l'hypothèse que les conditions environnementales sont peu propices à un redéveloppement de l'herbier, pourtant bien étendu auparavant (ATE et Vaslet, 2018). Un effort urgent est nécessaire pour améliorer le système de traitement des eaux à Saint-Barthélemy, île sous pression touristique, afin de limiter les rejets dans le milieu marin. Il convient de noter par ailleurs que l'herbier de la station de Colombier (COL) est plus profond (-7 mètres) que les autres stations, dont les profondeurs sont comprises entre – 1 à 4 mètres (Tableau 12, **Chapitre 4**). Ainsi, la limitation en lumière liée à la profondeur (Dennison, 1987 ; Duarte, 1991 ; Herzka et Dunton, 1997), conditionne probablement davantage la structure de cet herbiers clairsemé et peu dense en *T. testudinum* (**Chapitre 5**) que leur degré d'anthropisation. Ceci contribue, outre sa charge en azote, à son score sur l'ACP (Figure 103).

Ces analyses constituent une étape préliminaire dans la construction d'un indicateur intégré pour les herbiers des Antilles françaises. Il pourrait être allégé en limitant certains éléments (p. ex. éléments traces métalliques) ou incrémenté par d'autres éléments (p. ex isotope de l'azote, fer et manganèse) afin de refléter au maximum l'état du milieu. Un indicateur basé sur *S. filiforme* pourrait également être réalisé, au vu de la réponse de cette espèce à la charge en nutriments, tel que démontré dans le **Chapitre 5**. Ainsi, il sera intéressant d'investiguer la réponse des éléments traces métalliques dans les tissus de cette espèce qui pourrait, à terme, devenir plus abondante dans les Caraïbes (**Chapitre 5**, § 8.3.1.).

Tableau 38. Contributions des métriques aux axes de l'ACP (%) présentées en Figure 101. F : feuilles, Tt : *Thalassia testudinum.*

Paramètres	**Composante I**	**Composante II**	**Composante III**
Pb F Tt	-0,87	-0,02	0,34
N F Tt	-0,98	0,01	-0,10
C/N F Tt	0,93	0,16	0,10
Zn F Tt	0,93	0,21	0,21
Cd T Tt	0,89	0,19	0,20
Densité Tt	-0,70	0,67	0,12
Recouvrement total	-0,77	-0,34	0,51

Tableau 39. Scores sur le premier axe (dans l'ACP), valeurs de l'EQR obtenues et définition des classes d'état (classe 1 et 2, voir Tableau 36) pour chaque station d'échantillonnage des Antilles.

Station	**Score de l'axe 1**	**EQR**	**Etat écologique (classe 1)**	**Etat écologique (classe 2)**
TIT	-1,89	0,87	très bon	très bon
PCO	-1,99	0,88	très bon	très bon
PTT	0,33	0,66	bon	bon
COL	1,15	0,59	bon	bon
PCS	-0,79	0,77	bon	bon
GCS	-1,06	0,79	très bon	bon
BVE	-1,21	0,81	très bon	très bon
ROC	-1,11	0,80	très bon	très bon
GCA	-0,49	0,74	bon	bon
FOR	-0,99	0,79	très bon	bon
ICH	-0,33	0,72	bon	bon
PTB	-0,24	0,72	bon	bon
GAL	0,70	0,63	bon	bon
MAR	5,44	0,18	médiocre	mauvais
IGO	-0,24	0,72	bon	bon
MOR	-0,33	0,72	bon	bon
Optimal	-3,27	1,00		
Worst	6,32	0,10		

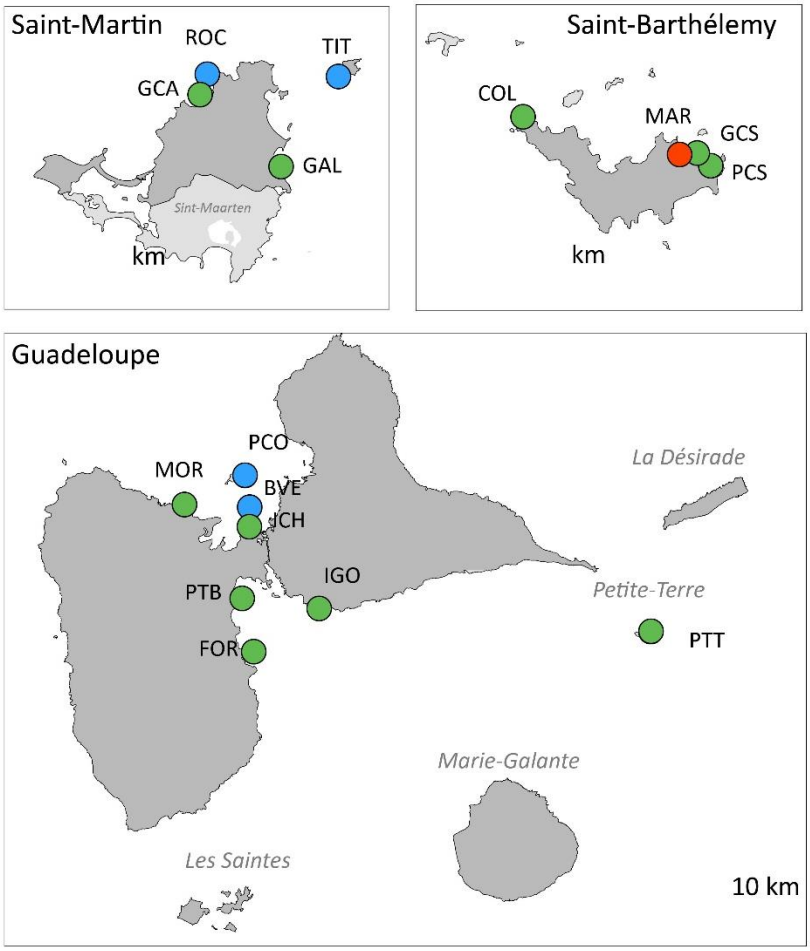


Figure 104. Représentation spatiale de l'état général des herbiers aux Antilles françaises sur la période 2017-2018, basée sur les résultats de l'EQR (v.0 FASI ou IHA) permettant la classification finale (la classe 2 est ici présentée, bleu (très bon), vert (bon), moyen (jaune), médiocre (orange) et rouge (mauvais), voir Tableau 36).

8.3.3. Implication pour la gestion des herbiers des Antilles françaises

À ce jour, les protocoles de surveillance de la DCE et des AMP mis en œuvre dans les Antilles françaises sont relativement similaires et ne comprennent que des paramètres structuraux et paysagers (GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 pour une revue). Si l'ajout d'indicateurs d'alerte précoce est justifié pour la surveillance réglementaire des herbiers marins (DCE), il peut être plus difficile pour les gestionnaires d'AMP, dont le temps et les ressources financières sont souvent limités, d'intégrer ces paramètres. Ils sont cependant très concernés par l'identification des facteurs de changement des écosystèmes, indispensables pour prendre les mesures de gestion les plus efficaces au niveau local. Si une sélection des paramètres les plus pertinents dans chaque catégorie peut être envisagée, l'option optimale serait

de **mutualiser les actions de suivi des herbiers** entre les différentes parties prenantes afin d'atteindre pleinement les objectifs de chaque programme. La mise en commun des ressources humaines et financières entre les politiques publiques à l'échelle régionale des Antilles françaises serait stratégiquement pertinente, notamment lorsque les budgets sont limités. Cette mutualisation est déjà en partie engagée, certaines stations de suivi des différents programmes et les opérateurs étant communs (cf. compagnonnage entre les réserves ; GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017 ; Chalifour et al., 2017 ; Créocean et al., 2019). Ceci permettrait par ailleurs de mieux répondre aux **besoins de rapportage** à l'échelle nationale dans le cadre par exemple de l'Ifrecor et de l'ONB.

Enfin, si certains paramètres d'alerte précoce étaient utilisés aux Antilles, il faudrait alors veiller à suivre l'évolution des échouages de sargasses pélagiques et évaluer leurs impacts sur les herbiers côtiers et sur l'enrichissement des eaux côtières (Thabard et Pouget-Cuvelier, 2014 ; van Tussenbroek et al., 2017). A cette pression devenue récurrente, s'ajoutera potentiellement une augmentation de l'intensité cyclonique (IPCC, 2018).

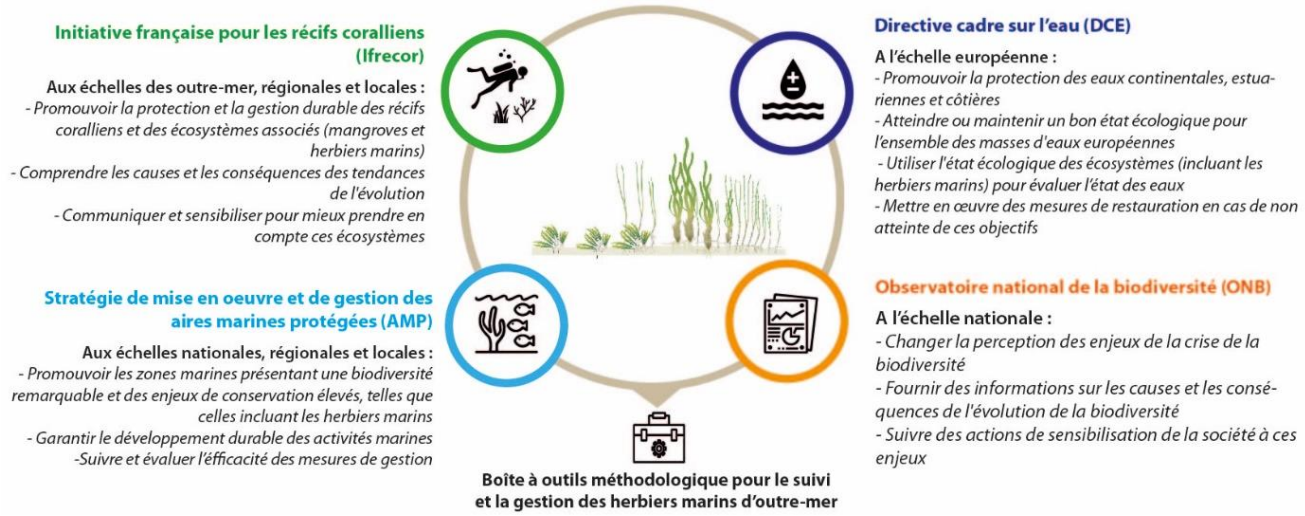


Figure 105. Organisation schématique des principales politiques publiques s'applicant aux herbiers marins des Antilles françaises et intérêt de mutualisation (boîte à outils).

8.4. Vers le développement d'indicateurs pour le suivi et l'évaluation de l'état des herbiers de Mayotte

8.4.1. Sélection des paramètres

Dans le **Chapitre 6**, 61 paramètres ont été testés, dans des situations environnementales contrastées, selon les méthodes présentées dans le **Chapitre 4** ; permettant d'apporter le jeu de données nécessaire pour une première construction d'indicateur intégré, qui pourrait être dénommé Indicateur herbiers intertidaux Mayotte (v.0 IHIM) ou Mayotte intertidal seagrass Indicator (v.0 MISI). Il convient de rappeler que tous les paramètres collectés *in situ* lors de l'étude des relations pressions-état présentée dans le **Chapitre 6** ne sont pas valorisés dans ce manuscrit. Il sera nécessaire de les prendre en compte lors de la phase de sélection finale des paramètres. Dans ce cadre, du développement de cet outil et dans la perspective d'utilisation des herbiers dans le cadre de la DCE, la capacité de bioindication des herbiers intertidaux de Mayotte a été investiguée sur la base d'un ensemble d'indicateurs d'alerte précoce (**Chapitre 6**) connus pour répondre spécifiquement et rapidement aux perturbations anthropiques (p. ex. Roca et al., 2015 ; McMahon et al., 2013 ; Roca et al., 2016 ; **Chapitre 7**). Evaluer l'intérêt de les prendre en compte pour les herbiers de Mayotte, soumis en particulier à la pression d'herbivorie, était important, car l'état écologique DCE doit répondre spécifiquement aux pressions anthropiques (European commission, 2003 ; Solimini et al., 2006).

Ainsi, de manière similaire aux analyses réalisées sur le secteur des Antilles, un premier ensemble d'ACP, incluant les 34 paramètres présentant des différences significatives entre les stations (ANOVA, $p < 0,05$, **Chapitre 6**), est réalisé (Figure 106, Figure 107). Il permet d'identifier les paramètres présentant les plus fortes corrélations aux axes de l'ACP (Figure 106A, Figure 107) et au gradient de pressions anthropiques présumées (Figure 106B).

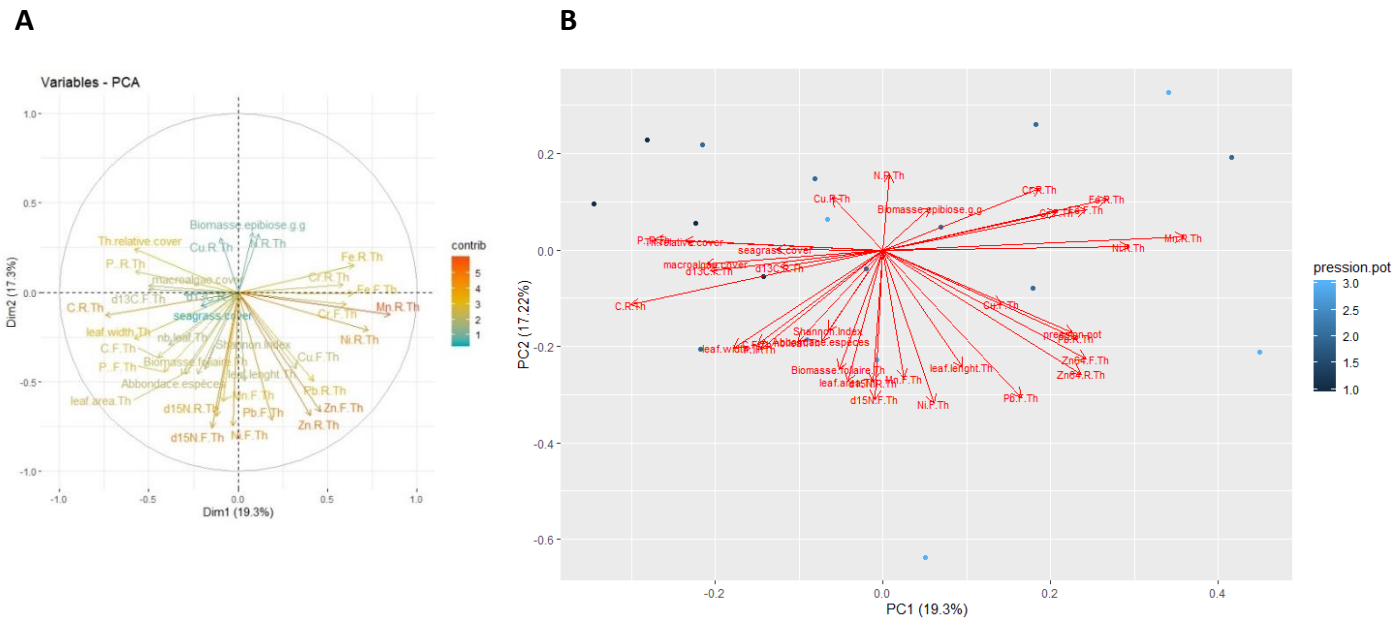


Figure 106. ACP représentant la corrélation entre les 34 paramètres étudiés (Mayotte) et leur contribution aux deux premiers axes (A) et entre les paramètres en incluant le facteur des pressions anthropiques présumées (B).

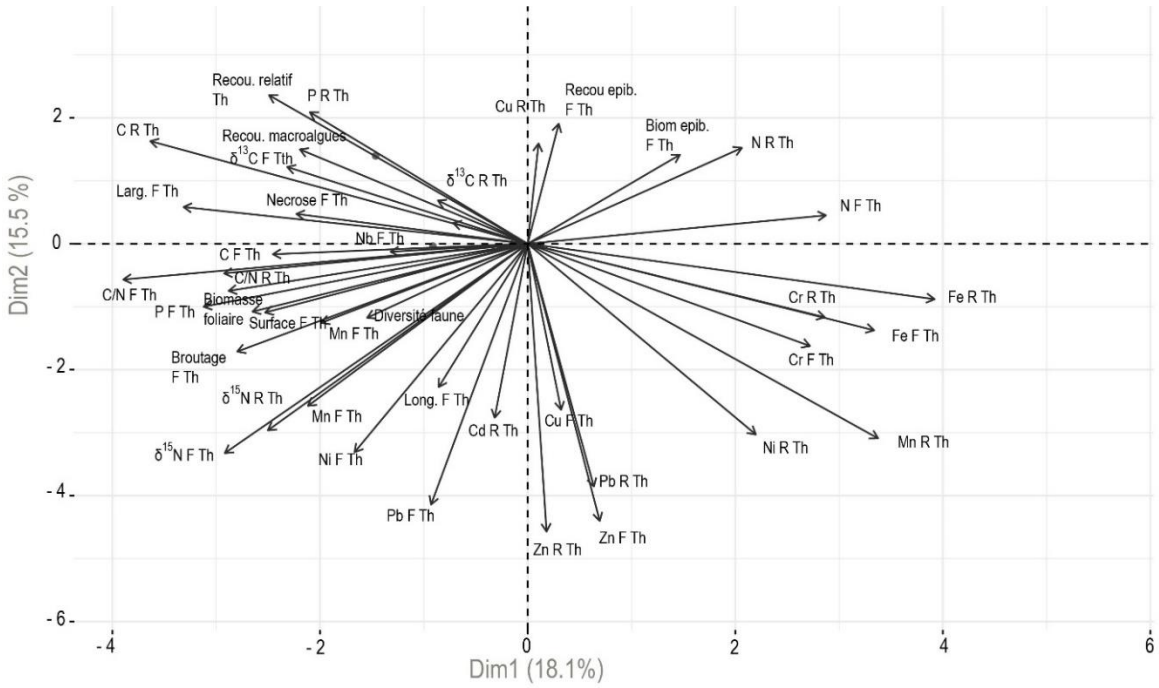


Figure 107. ACP simplifiée représentant la corrélation entre les 34 paramètres étudiés (Mayotte) et leur contribution aux deux premiers axes.

Ces analyses permettent d'orienter le choix des paramètres à retenir pour le suivi des herbiers et la construction de l'indicateur. La sélection des paramètres, étape généralement complexe (McMahon et al., 2013 ; Roca et al., 2016), l'est d'autant plus pour les herbiers de Mayotte.

En effet, malgré les attentes portées sur les indicateurs d'alerte précoce de charge en nutriments du milieu, les mesures d'azote, de $\delta^{15}N$ et de phosphore dans les tissus des herbiers, ne se révèlent pas pertinentes à ce stade pour que ces indicateurs d'alerte précoce soient inclus dans un indicateur intégré d'état. Si l'amplitude des valeurs obtenues en $\delta^{15}N$ sont importantes (8,25 ‰) et corrélées à différents niveaux (feuilles de *T. hemprichii*, rhizomes de *T. hemprichii* et feuilles d'*H. uninervis*, voir **Chapitre 6**), reflétant ainsi les sources locales d'azote inorganique dissous dans le milieu (Fourqurean et al., 1997, **Chapitres 5**, **6** et **9**), ces dernières semblent être trop diverses pour une utilisation locale de ce paramètre en bioindication. De plus, les signatures en $\delta^{15}N$ obtenues à Grande Glorieuse, site pourtant considéré comme pristine, sont élevées (§ 8.3.1.2.). De même, les valeurs en azote et phosphore n'ont pas démontré de sensibilité le long du gradient de pression (**Chapitre 6**, § 8.3.1.2.) et ainsi, à ce stade, sont classées comme non pertinentes. La différence des valeurs en phosphore, obtenues entre Mayotte et les Glorieuses, pourrait traduire un environnement général enrichi en cet élément à Mayotte. Certains éléments traces contenus dans les rhizomes de *T. hemprichii* (manganèse, plomb, zinc et fer) sont plus sensibles (Figure 60 ; Figure 61 ; Figure 62 ; Figure 66 ; **Chapitre 6**)**,** mais il conviendra d'investiguer plus amplement les sources naturelles de ces éléments liées à la géologie de cette île volcanique (**Chapitre 6**).

L'intérêt d'identifier des indicateurs d'alerte précoce est d'autant plus important du fait que, comme évoqué plus haut, utilisés seuls, les paramètres structuraux et paysagers (biomasse, densité, recouvrement, étendue des herbiers), peuvent ne pas être suffisamment efficaces pour détecter les changements d'état du milieu (van Katwijk et al., 2011 ; Roca et al., 2016). De plus, l'hétérogénéité des herbiers intertidaux de Mayotte rend difficile leur évaluation (p. ex. variabilité importante de la densité, Figure 82B, **Chapitre 6**). Lors de la dernière étude de leur distribution à l'échelle de l'île réalisée par le Parc naturel marin, il n'a pas été possible de définir l'enveloppe des herbiers du fait de leur caractère très ras et clairsemé (Dedeken et Ballorain, 2015).

Les données collectées selon la méthode du LIT (recouvrement linéaire des espèces le long des transects, mitage, fragmentation) pourraient être utiles. Elles permettent de décrire, à une échelle intermédiaire, les caractéristiques paysagères et spatiales des herbiers et d'informer sur les processus hydrodynamiques (Patriquin, 1975), ceux liés au nourrissage des tortues marines (Christianen et al., 2014 ; **Chapitre 6**) ou encore des perturbations physiques d'origine anthropique (Demers et al., 2013 ; Abadie et al., 2015 ; La Manna et al., 2015). L'approche par transect utilisée pour la collecte de ces paramètres (**Chapitre 4**) est par ailleurs particulièrement adaptée aux herbiers hétérogènes de Mayotte.

Ainsi, étant donné la configuration singulière des herbiers de Mayotte (**Chapitre 6**) et du fait qu'il n'existe que peu de paramètres répondant spécifiquement aux diverses pressions s'exerçant sur le milieu, sans éléments sur les conditions environnementales, le choix des paramètres reste à ce stade complexe.

La mutualisation des ressources humaines et financières entre les politiques publiques pour la mise en œuvre des suivis des herbiers de Mayotte serait, comme pour le secteur des Antilles françaises (§ 8.2.2.), stratégiquement pertinente, d'autant plus que le parc naturel marin est le principal gestionnaire à assurer le suivi des herbiers. Dans ce cadre, et considérant l'intérêt d'une approche intégrant, au minimum des indicateurs d'alerte précoce et des paramètres structuraux (voir plus haut, **Chapitre 7**) et dans un souci d'harmonie avec ce qui est proposé pour les Antilles (§ 8.3.2.), un premier essai d'agrégation de paramètres est réalisé, incluant :

- les concentrations en **fer**, **plomb, manganèse** et **zinc** dans les rhizomes de *T. hemprichii* (reflet potentiel de la pollution métallique),
- le **recouvrement total en herbier** et le **recouvrement relatif de l'espèce climacique *T. hemprichii*** (reflétant la structure de l'herbier dans un contexte de perturbation multiples).

Ce nouvel ensemble de six paramètres est ensuite utilisé pour mettre en œuvre une seconde ACP (Figure 108, Tableau 40), permettant le calcul de l'indicateur multimétrique et une première classification des stations.

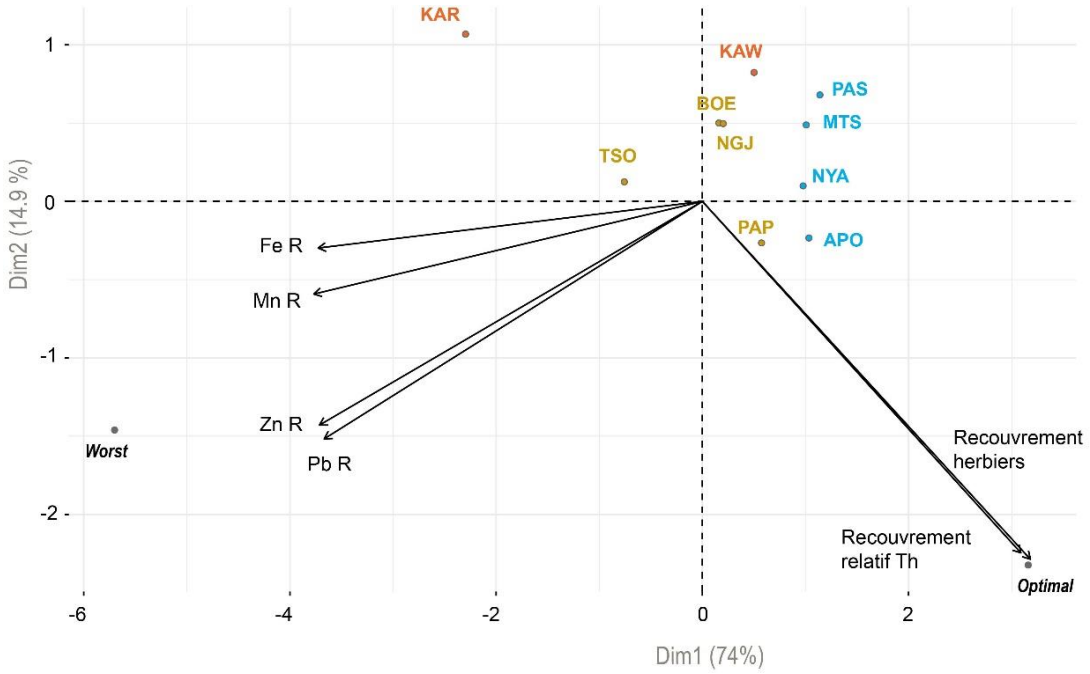


Figure 108. ACP secondaire sur les 10 stations ayant pu bénéficier d'un échantillonnage complet à Mayotte. Les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : modérées (jaune) et élevées (rouge)) tels que définies dans le Tableau 13.

Tableau 40. Contributions des paramètres aux axes de l'ACP (%) présentées en Figure 106. R : rhizomes, Th : *Thalassia hemprichii*.

Paramètres	**Composante I**	**Composante II**	**Composante III**
Mn R Th	-0,92	-0,14	0,24
Fe R Th	-0,91	-0,07	0,30
Zn R Th	-0,90	-0,35	-0,19
Pb R Th	-0,89	-0,37	-0,22
Recouvrement relatif de Th	0,77	-0,56	-0,14
Recouvrement total phanérogames marines	0,75	-0,55	0,31

8.4.2. Vers un indicateur intégré pour l'évaluation de l'état des herbiers intertidaux de Mayotte et classification des stations

Les résultats de l'ACP présentés sur la Figure 108 et dans le Tableau 40, permettent une première classification, selon l'état écologique des herbiers, sur la base de 6 paramètres pour les 10 stations complètes échantillonnées. Les deux premières composantes de cette ACP expliquent 74 % (composante I) et 14,9 % (composante II) de la variabilité totale. Les paramètres positivement corrélés

à cette première composante sont les paramètres structuraux (recouvrement total d'herbiers et recouvrement relatif de *T. hemprichii*) (Figure 108, Tableau 40), attestant de l'intégrité structurelle de l'herbier. Les paramètres négativement corrélés à la première composante sont les éléments traces métalliques (fer, manganèse, zinc, et plomb) dans les rhizomes, marqueurs potentiels de la pollution du milieu. Ainsi, selon cette classification, les herbiers les moins anthropisés et présentant une structure végétale la plus développée sont Passe en S (PAS), Apondra (APO), Nyamba (NYA) et M'stamboro, initialement considérées comme non anthropisés (Tableau 13, Figure 108). Les stations classées en moins bon état sont Karoni (KAR) et Tsoha (TSO). Ces résultats confortent ainsi le choix des stations sélectionnées pour constituer le gradient de pressions. La situation virtuelle la plus défavorable (*Worst*), calculée en intégrant les données des stations considérées comme très impactées (p. ex. Pamandzi (PAM), Vasière des Badamiers (VAS), caractérisées par des plants très épars), semble témoigner de conditions environnementales non viables pour l'herbier. Pour ces dernières, il n'a pas été possible de relever des paramètres structuraux et donc de calculer l'EQR. Ceci explique probablement le classement peu différencié des 10 stations sélectionnées (correspondant à des herbiers relativement étendus, pour lesquels l'ensemble des paramètres ont pu être collectés et intégrés au calcul de l'EQR) (Figure 108, Tableau 41). De même, selon ce mode de calcul, les stations classées en très bon état sont relativement éloignées de l'état optimal, reflet potentiel de faible complexité structurelle de l'habitat sous l'effet de la pression d'herbivorie exercée par les tortues marines (Ballorain, 2010 ; Lal et al., 2010 ; Kelkar et al., 2013 ; Heithaus et al., 2014 ; **Chapitre 6**). Ainsi, il conviendra de prendre en compte l'ensemble de ces éléments pour la suite du développement de l'indicateur. Au vu du déclin potentiel de *T. hemprichii* et afin de couvrir davantage le gradient des conditions environnementales, il serait intéressant de tester la réponse des éléments traces métalliques dans les tissus d'*H. uninervis*. Bien que cette espèce, du fait de son caractère opportuniste et de sa morphologie plus petite, soit potentiellement moins sensible (Roca et al., 2016), elle est plus abondante localement (**Chapitre 6** ; Dedeken et Ballorain, 2015).

Tableau 41. Scores sur le premier axe (dans l'ACP) et valeurs EQR obtenues pour chaque station d'échantillonnage.

Station	Score de l'axe 1	EQR	Etat écologique (classe 1)	Etat écologique (classe 2)
APO	1,03	0,78	très bon	bon
BOE	0,16	0,69	bon	bon
KAR	-2,30	0,45	modéré	modéré
KAW	0,501	0,73	bon	bon
MTS	1,01	0,78	très bon	bon
NGJ	0,2	0,70	bon	bon
NYA	0,98	0,78	très bon	bon
PAP	0,57	0,74	bon	bon
PAS	1,14	0,79	très bon	bon
TSO	-0,76	0,60	bon	modéré
Optimal	3,16	1,00		
Worst	-5,70	0,10		

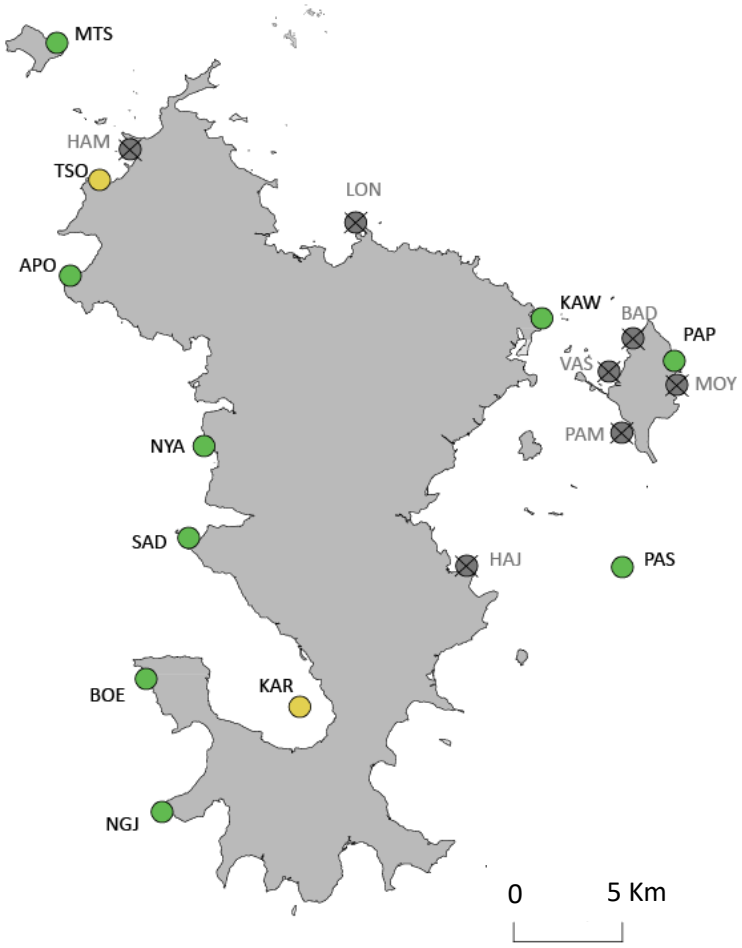


Figure 109. Représentation spatiale de l'état général des herbiers intertidaux de Mayotte sur la période 2017-2018, basée sur les résultats préliminaires de l'EQR (v.0 MISI ou IHIM) permettant la classification finale (la classe 2 est ici présentée : vert (bon), moyen (jaune), voir Tableau 36). ⊗ : Herbiers trop diffus pour le calcul de l'EQR.

8.4.3. Implication pour la gestion des herbiers de Mayotte

Mayotte est récemment devenue un département français, et comme les autres territoires français d'outre-mer, diverses politiques publiques de gestion du milieu marin s'y appliquent (**Chapitre 2**), telles que : (1) la **stratégie française de création et de gestion des AMP**, conduisant à la création en 2010 du parc naturel marin de Mayotte, dont les enjeux de gestion des herbiers sont principalement orientés vers le maintien du bon état de conservation de l'ensemble des herbiers de phanérogames marines et en priorité des herbiers à fonctionnalité écologique et rôle écosystémique particulier (Parc naturel marin de Mayotte, 2012) ; (2) les **PNA pour les tortues et les dugongs**, considérant les herbiers marins de Mayotte comme des habitats alimentaires prioritaires à préserver et à restaurer (Pusineri et Caceres 2012 ; Philippe et al., 2014) ; (3) la **DCE**, ciblant les herbiers intertidaux de Mayotte comme éléments de qualité pour la définition de l'état écologique des eaux (Monnier et al. 2012 ; Le Moal et al., 2016) et (4) l'**Ifrecor** dans le cadre du rapportage de l'état de santé des récifs coralliens et des écosystèmes associés (Loi biodiversité ; Gabrié et Secrétariat de l'Ifrecor, 2016 ; Gabrié et al., 2016).

Toutes ces actions de gestion mettent en avant l'intérêt de préserver les herbiers. Néanmoins, compte tenu de l'état critique des herbiers de Mayotte (**Chapitre 6**, points précédents) et de la difficulté de développer des protocoles adaptés à leur structure éparse (§ 6.3.2.), on peut s'interroger sur le réalisme de ces enjeux de gestion et de conservation découlant tous du maintien des herbiers. De plus, le fait que les herbiers soient pris en compte dans toutes ces politiques publiques peut donner une impression de gestion et protection efficaces, réduisant le sentiment d'urgence nécessaire pour déclencher des actions de conservation (Hughes et al., 2013). Ainsi, peut-être, faudrait-il réévaluer les objectifs et les moyens associés de certaines de ces politiques afin de mettre l'accent sur les enjeux essentiels permettant la préservation concrète et la résilience de cet habitat par une régulation des pressions (Unsworth et al., 2015). Ainsi, comme souligné dans le **Chapitre 6**, les actions de gestion des herbiers marins de Mayotte doivent s'intégrer en tenant compte de la dynamique de cet écosystème, en particulier l'abondance des tortues vertes (Lal et al., 2010) et des rejets anthropiques dans le lagon, ce qui représente un défi majeur à l'échelle du territoire.

La préservation des herbiers de Mayotte représente un enjeux d'autant plus critique que les conditions pour la mise en place d'actions de restauration ne sont pas réunies : outre les contraintes hydrodynamiques et les rejets terrestres croissants, la pression d'herbivorie exercée par les tortues vertes rend impossible la mise en œuvre de mesures de restauration (Cunha et al., 2012 ; Bourque et Fourqurean, 2013 ; Katwijk et al., 2016).

8.5. Conclusion

Considérant la dégradation croissante des conditions environnementales (Vitousek et al., 1997 ; Hooper et al., 2012 ; Hooper et Marx, 2018) et les menaces induites pour les herbiers (Waycott et al., 2009 ; Short et al., 2011 ; **Chapitres 3**, **5**, **6**, **9**), il est essentiel d'évaluer leur état à l'aide d'outils robustes afin de mettre en œuvre des actions de gestion appropriées permettant de renforcer leur préservation. En effet, si les efforts de gestion et de conservation ne parviennent pas à améliorer la qualité des écosystèmes côtiers et les services qu'ils fournissent, ils risquent d'être irrémédiablement endommagés. Bien que les contextes des suivis soient variés et qu'aucun indicateur unique ne puisse répondre à l'ensemble des objectifs de gestion (Roca et al., 2016), des lignes communes entre les paramètres mesurés existent néanmoins.

L'étude de l'ensemble des compartiments biologiques de l'écosystème formé par les herbiers permet d'apporter des informations déterminantes dans le choix des paramètres. Dans ce contexte, et comme présenté dans ce chapitre, il est ainsi possible de proposer des protocoles de suivi intégrés pouvant répondre à différents enjeux de gestion dans un cadre unifié (Arthur et al., 2008 ; Matteucci, 2011 ; Figure 110).

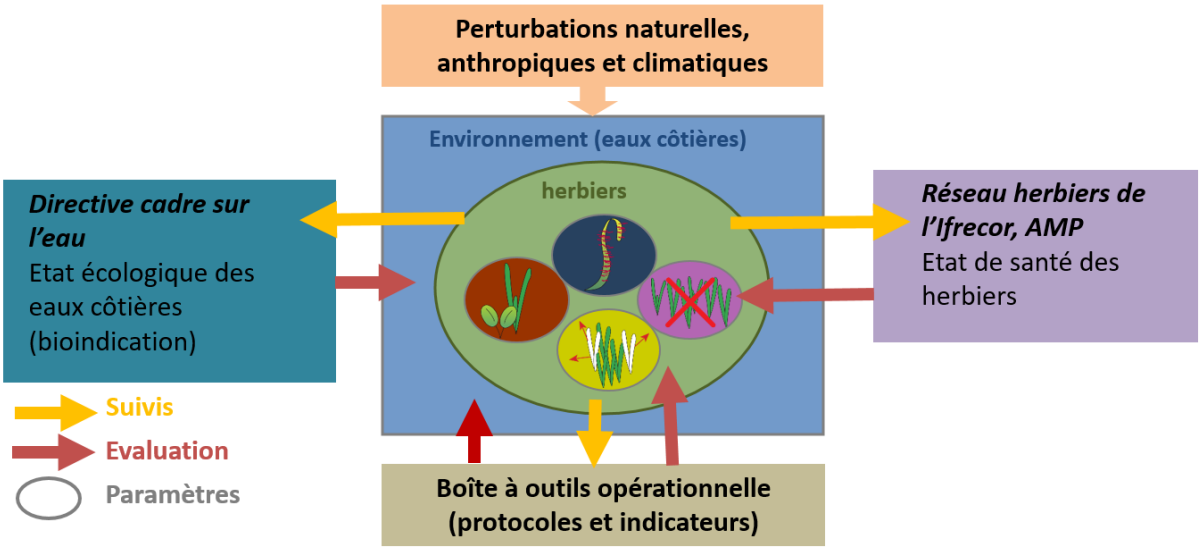


Figure 110. Schéma conceptuel de la boîte à outils de protocoles et indicateurs intégrés (adapté d'après Arthur et al., 2008).

Ainsi, prenant en compte ces recommandations et sur la bases de résultats des études des relations pressions-état (**Chapitres 5** et **6**) et des retours d'expériences de mises en œuvre des indicateurs utilisés en Europe (**Chapitre 7**), les premières bases d'indicateurs intégrés ont pu être posées pour les secteurs

des Antilles et de Mayotte. L'état de santé général de l'herbier (influence anthropique et complexité structurelle), traduit au travers de ces premières version d'EQR, permet d'apporter une information synthétique utile, notamment aux gestionnaires, afin de comparer l'état de santé de chaque herbier suivi à l'échelle du territoire et de la région et au cours du temps (Romero et al., 2007 ; Arthur et al., 2008).

Dans un souci d'harmonisation et considérant les capacités supérieures d'intégration des conditions environnementales des espèces climaciques (Fourqurean et al., 1997 ; Govers et al., 2014b ; Bonanno et Raccuia, 2018b ; **Chapitres 5** et **6**), les indicateurs présentés sont basés sur le genre *Thalassia*. Néanmoins, au vu de la tendance au déclin plus ou moins marquée de cette espèce à l'échelle de ces deux biorégions (Kelkar et al., 2013 ; van Tussenbroek et al., 2014 ; Christianen et al., 2019), dans une optique conservatoire, il conviendra de bien réfléchir au choix de la partie de la plante à utiliser (feuille ou rhizome) ainsi que l'espèce cible pour les mesures des paramètres d'alerte précoce (espèces climaciques *vs* espèce colonisatrices opportunistes). En effet, les premiers résultats obtenus sur *S. filiforme* (**Chapitre 5**) et *H. uninervis* (**Chapitre 6**) ouvrent des perspectives nouvelles pour la bioindication pour ces espèces opportunistes. Ainsi, la suite du travail pourrait s'orienter vers le développement d'indicateurs indépendants de l'espèce étudiée. Ces indicateurs permettront au travers de l'EQR, basé sur des indicateurs d'alerte précoce et représentatifs de la structure du milieu, de fournir des seuils de changement d'état justifiant la mise en place d'actions de gestion.

Ces outils devront être affinés, en incluant les données non présentées dans ce manuscrit (p. ex. fragmentation à Mayotte, certains taxons de la faune benthique) et par le test d'autres modèles de calcul d'EQR, incluant notamment une pondération de certains paramètres (Gobert et al., 2009 ; Lopez y Royo et al., 2010 ; Birk et al., 2012). Par souci de synthèse et d'homogénéité entre les deux biorégions, la définition des stations extrêmes a été réalisée de manière similaire en prenant en compte les valeurs extrêmes pour chaque paramètre. Comme le témoigne les résultats obtenus à Mayotte, territoire pour lequel l'EQR est peu discriminant, il serait intéressant d'investiguer d'autres mode de calcul des stations extrêmes, comme la méthode des centiles ou des médianes (p. ex. Hering et al., 2006). Ceci s'intègrera dans la suite du processus itératif et de validation des outils (Borja et Dauer, 2008 ; Allen et al., 2011 ; Williams, 2011 ; **Chapitre 7**). Dans une perspective de mutualisation des suivis, ces indicateurs intégrés pourraient représenter le tronc commun d'outil de suivi et d'évaluation des herbiers. En fonction des objectifs et des capacités de mise en œuvre, certains paramètres pourraient être relevés selon des temps différents, en fonction de leur temps de réponse. De même, selon les besoins et les capacités de mise en œuvre, les indicateurs pourront être étoffés par de nouveaux paramètres ou simplifiés. A terme, ils pourraient être étendus à des contextes plus spécifiques (p. ex. intérêt patrimonial des herbiers, capacité d'accueil, suivi des évènements climatiques, échouage des sargasses, études d'impact, efficacité des mesures de gestion etc.).

Chapitre 9

Quelles perspectives pour ces outils à l'échelle des territoires ultramarins du Pacifique sud ?

9.1. Introduction

La région Indo-Pacifique est l'une des plus riches en termes de biodiversité des phanérogames marines (Short et al., 2011 ; **Chapitre 1**). Les trois territoires français d'outre-mer du Pacifique (Nouvelle-Calédonie, Wallis et Futuna et la Polynésie française) abritent des herbiers formant des écosystèmes variés et très différents d'un territoire à l'autre (**Chapitre 2**).

Pour ces territoires, la gestion environnementale diffère d'une région à l'autre et s'effectue globalement à l'échelle « Pays ». Du fait de leurs statuts juridiques, ils ne sont pas concernés par l'application des directives européennes, telle que la DCE, contrairement aux départements français d'outre-mer. Pour autant, les enjeux de suivi de l'état des écosystèmes et de la qualité des eaux marines selon des outils adaptés aux écosystèmes locaux sont forts.

Ce chapitre a pour vocation de présenter les résultats des deux études exploratoires menées en Nouvelle-Calédonie, et, à Wallis et Futuna. L'objectif est d'évaluer la pertinence, pour ces deux territoires du Pacifique sud, de l'application des outils de bioindication (incluant des paramètres physiologiques), testés par ailleurs dans le cadre des études des relations pressions-état aux Antilles françaises et à Mayotte (**Chapitres 5**, **6** et **8**). La stratégie d'étude mise en œuvre dans ces deux territoires variant sensiblement de celles appliquées pour les régions pilotes principales, des éléments de cadrage méthodologiques sont posés en § 9.2.1. et 9.3.1. de ce chapitre.

9.2. Etude de la capacité de bioindication des herbiers de Nouvelle-Calédonie

9.1.1. Matériel et méthodes

9.1.1.1. Description de la zone d'étude et sites d'échantillonnage

La Nouvelle-Calédonie, ses îles et archipels sont situés en mer de Corail dans l'océan Pacifique sud. L'île principale, Grande Terre, s'étend sur 400 km de long et abrite au sud-ouest, l'aire urbaine du chef-lieu, Nouméa, qui compte les deux tiers des habitants de Nouvelle-Calédonie. Au nord-ouest de la Grande Terre, se trouvent les îles Belep, tandis que l'île des Pins se dresse au sud-est et les îles Loyauté (Ouvéa, Lifou, Tiga et Maré) s'alignent au nord-est. A l'ouest, à 500 km de la Grande Terre, à mi-chemin vers l'Australie s'étend le vaste archipel d'îles coralliennes (atolls) formant le plateau des Chesterfield-Bampton-Bellona. Enfin, dans le grand nord à 360 km de Nouméa se trouve un ensemble d'atolls constituant les récifs d'Entrecasteaux. La Nouvelle-Calédonie abrite des écosystèmes marins remarquables et particulièrement diversifiés (Payri et al., 2007), dont plus de la moitié de la superficie est inscrite, depuis 2008, au patrimoine mondial de l'Unesco. Les herbiers néo-calédoniens sont les plus vastes et diversifiés des territoires ultramarins français : 11 espèces de phanérogames marines y sont recensées (Payri, 2006 ; Tableau 5 ; **Chapitre 2**) et constituent des habitats divers dont l'étendue, difficilement quantifiable pour les herbiers profonds et des zones turbides, pourrait atteindre une superficie de 93 635 ha dans les fonds jusqu'à 12 m pour la Grande Terre (Andréfouët et al., 2010). Aux îles Loyauté, leur surface a été estimée à 330 ha en 1993 par Kulbicki et al. (1993). Les herbiers bénéficient d'un statut de protection dans les codes de l'environnement, notamment en province sud (Code de l'environnement de la province sud, 2009).

Afin d'évaluer la pertinence des outils testés aux Antilles françaises (**Chapitre 5**) et à Mayotte (**Chapitre 6**), quatre stations ont été échantillonnées, réparties au sein de deux secteurs de la Province sud sur les préconisations de l'IRD et de la Direction de l'environnement de la Province sud (DENV) (Tableau 42, Figure 111) :

- **Secteur de l'Îlot Maître (herbiers d'îlot)**

  Le secteur de l'Îlot Maître, situé dans le lagon sud-ouest (région de Nouméa), a été proposé comme zone de test du fait de l'impact des activités humaines liées aux aménagements touristiques. Un complexe hôtelier est présent sur l'île, incluant 69 bungalows, dont 25 installés sur pilotis sur la partie nord-ouest de l'îlot. Deux stations ont ainsi été échantillonnées

avec l'appui des moyens nautiques et humains de l'IRD : une à proximité des bungalows sur pilotis et une seconde à environ 1 Km plus au large de ces activités humaines (Figure 111).

- **Secteur de Bourail (herbiers côtiers)**

  La zone côtière de Bourail est connue pour être l'une des plus riches en termes de diversité spécifique de phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie (Payri *in* Hily et al., 2010). Il s'agit également d'un secteur fréquenté dans le cadre d'activités récréatives. L'herbier de la plage de Poé, situé en plein cœur de la réserve marine de Poé et facilement accessible, pourrait par ailleurs constituer un site propice pour initier un suivi de l'herbier. Plus au nord, l'herbier situé devant le complexe hôtelier de Deva, fait l'objet d'une étude d'impact (CORTEX et SeaCoast, 2016) afin de caractériser son état et sa dynamique dans le cadre de l'installation récente du complexe hôtelier.

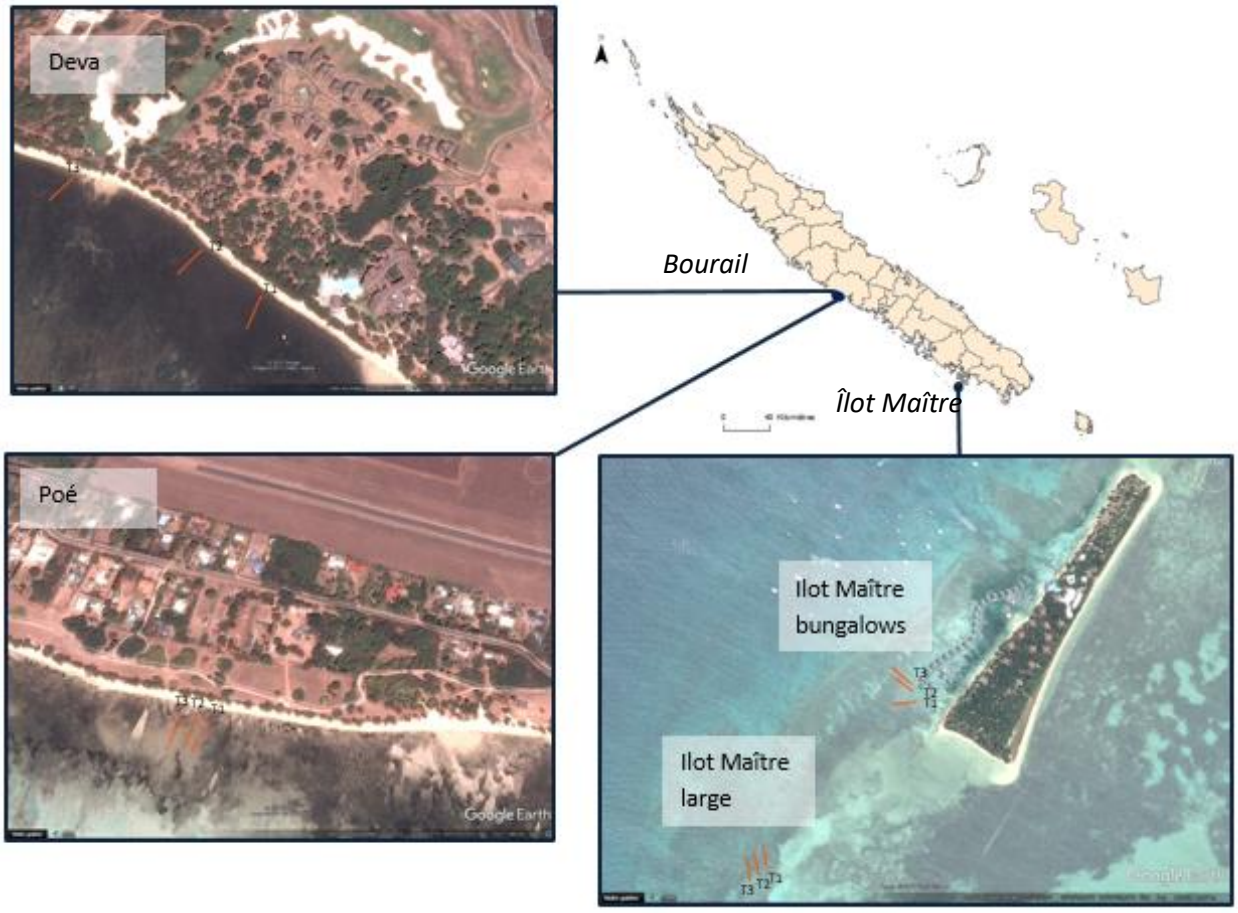


Figure 111. Localisation des secteurs de Bourail et de l'Îlot Maître et des stations d'étude en Province sud de la Nouvelle-Calédonie (source des données : DITTT, GoogleEarth, UBO, IRD).

Tableau 42. Dates et coordonnées géographiques des stations échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Th = *Thalassia hemprichii*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Ho = *Halophila ovalis*.

Nom station	Date échantillonnage	Transects		Coordonnées géographiques (WGS84)		Profondeur (m)	Espèces de phanérogames marines	Type de perturbations locales (et niveau de pressions anthropiques potentiel)
Herbiers d'îlot au large de Nouméa								
Îlot Maître large	28/09/2017	Transect 1	Début	22,33891°S	166,40416°E	1 - 1,5 (peu profond)	Cs, Hu, Si, Ho	Proximité zone côtière non anthropisée (faible à modérée)
			Fin	22,20186°S	166,24145°E			
		Transect 2	Début	22,33904°S	166,40401°E			
			Fin	22,20191°S	166,24139°E			
		Transect 3	Début	22,33913°S	166,40384°E			
			Fin	22,33873°S	166,40372°E			
Îlot Maître bungalows	27/09/2017	Transect 1	Début	22,33575°S	166,40698°E	1 - 1,5 (peu profond)	Cs, Hu, Si, Ho	Complexe hôtelier comprenant des bungalows sur pilotis sur l'eau (forte)
			Fin	22,33582°S	166,40649°E			
		Transect 2	Début	22,33559°S	166,40692°E			
			Fin	22,33530°S	166,40652°E			
		Transect 3	Début	22,33542°S	166,40686°E			
			Fin	22,33512°S	166,40646°E			
Herbiers côtiers de Bourail								
Poé	04/10/2017	Transect 1	Début	21,61288°S	165,39455°E	< 2 (intertidal)	Th, Cr, Ho, Hu	Fréquentation touristique, effluents domestiques (modérée)
			Fin	21,61328°S	165,39430°E			
		Transect 2	Début	21,61279°S	165,39435°E			
			Fin	21,61321°S	165,39421°E			
		Transect 3	Début	21,61276°S	165,39412°E			
			Fin	21,61320°S	165,39401°E			
Deva	05/10/2017	Transect 1	Début	21,59976°S	165,36266°E	< 2 (intertidal)	Th, Cs, Cr, Hu, Si et Ho	Complexe hôtelier, golf, rejets de type agricoles (forte)
			Fin	21,60018°S	165,36247°E			
		Transect 2	Début	21,59915°S	165,36179°E			
			Fin	21,59947°S	165,36147°E			
		Transect 3	Début	21,59811°S	165,35974°E			
			Fin	21,59845°S	165,35944°E			

9.1.1.2. Sélection des paramètres pour l'étude et procédure de collecte des données

La stratégie générale d'échantillonnage est identique à celle mise en œuvre à Mayotte, détaillée en **Chapitre 4**. Ici ne sont présentés que les paramètres valorisés dans ce chapitre : il s'agit d'une sélection de paramètres physiologiques et indicateurs d'alerte précoce (nutriments, carbone, isotopes du carbone & de l'azote et éléments traces dans les tissus des phanérogames marines), morphologiques (longueur et largeur des feuilles, uniquement pour le secteur de l'Îlot Maître), structuraux et sédimentaires.

Pour cette phase de test, deux espèces climaciques ont donc été retenues pour les analyses physiologiques selon leur présence sur les stations d'étude : *Thalassia hemprichii* et *Cymodocea serrulata* (Tableau 43). Le choix s'est porté vers ces phanérogames marines du fait de leur capacité intégratrice des perturbations anthropiques avérées (Arthur et al., 2008 ; **Chapitre 6**) et de leur présence sur les secteurs étudiés. Le nombre de plants prélevé a été porté à 15 plants par zone, soit 135 plants par station, ceci afin d'assurer une biomasse sèche minimum de 200 mg, nécessaire pour les analyses EA-IRMS et ICP-MS. Elles ont été réalisées à l'IUEM (Plouzané) selon les méthodes présentées dans le **Chapitre 4**. Une attention particulière est portée sur les paramètres physiologiques (azote (N), phosphore (P), cuivre (Cu), plomb (Pb), fer (Fe), nickel (Ni), zinc (Zn), chrome (Cr), manganèse (Mn), cadmium (Cd), arsenic (As) et mercure (Hg)) du fait de leur intérêt pour la bioindication.

Les tests statistiques sont réalisés séparément sur les deux espèces ainsi que sur les feuilles et les rhizomes selon les méthodes présentées en **Chapitre 2**. Pour l'espèce *C. serrulata* échantillonnée sur les quatre sites, les résultats sont analysés de manière conjointe.

Tableau 43. Nombre d'échantillons de feuilles et de rhizomes par espèce de phanérogames marines selon les stations d'échantillonnage.

	Cymodocea serrulata		***Thalassia hemprichii***	
	Feuilles	Rhizomes	Feuilles	Rhizomes
Îlot Maître bungalows	9	9		
Îlot Maître large	9	9		
Poé	1		9	9
Deva	3	3	9	9

9.1.2. Résultats

9.1.2.1. Paramètres structuraux et morphologiques

- **Herbiers de l'Îlot Maître**

Les caractéristiques structurelles et morphologiques des herbiers étudiés à l'Îlot Maître sont présentées sur la Figure 113. Les fonds sableux aux alentours de l'Îlot Maître abritent des herbiers mixtes peu profonds, dominants à *Cymodocea serrulata* et *Halodule uninervis* (Figure 112, Figure 113). Considérant les importantes variations morphologiques et les ambiguïtés de détermination entre *Halodule uninervis* et *H. pinifolia*, la présence d'*H. uninervis* n'exclut pas la présence possible d'*H. pinifolia* (à noter que selon Waycott, 2008, *H. pinifolia* pourrait être regroupée avec *H. uninervis* ; **Chapitre 1**). D'autres espèces de phanérogames marines sont également présentes telles que *Syringodium isoetifolium* (Figure 113B) et *Halophila ovalis*, cette dernière de manière très éparse. Le recouvrement total en phanérogames marines (50 % en moyenne) ne présente pas de différence significative entre les deux stations (Wilcoxon, $p > 0,05$, Figure 113B). La densité de *C. serrulata* est plus élevée dans la zone des bungalows (92,4 pieds.m^{-2}) que dans la zone située au large (80 pieds.m^{-2}) ($p < 0,01$, Figure 113C). La taille des feuilles et la biomasse associée sont significativement inférieures dans la zone des bungalows ($p < 0,01$, Figure 113D, Figure 113E, Figure 113F).

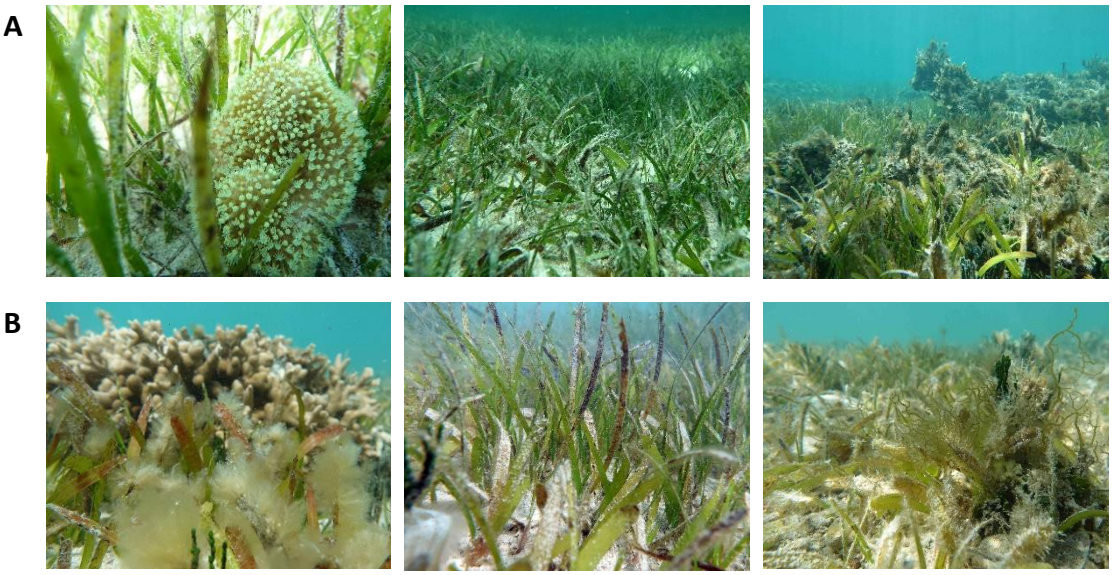


Figure 112. Illustration des herbiers de l'îlot Maître : situés au large (A) et à proximité des bungalows (B).

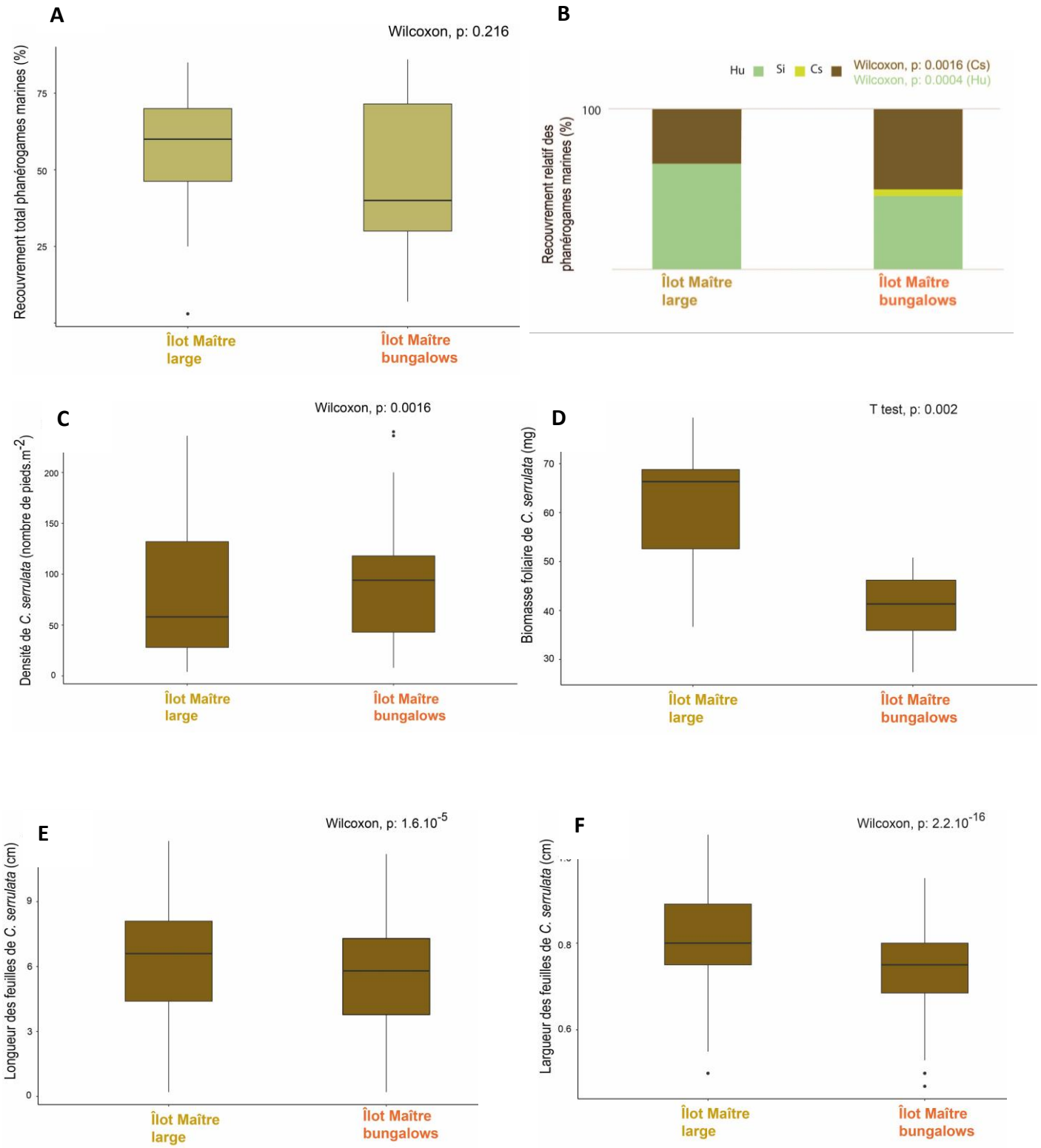


Figure 113. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Cymodocea serrulata* et D : biomasse foliaire par plant de *C. serrulata*) et morphologiques (E : longueur des feuilles de *C. serrulata* et F : Largeur des feuilles de *C. serrulata*) des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de l'Îlot Maître.

- **Herbiers côtiers de Bourail**

Les caractéristiques structurelles, notamment le recouvrement en phanérogames marines, la densité et la biomasse foliaire de *T. hemprichii* des herbiers mixtes et intertidaux étudiés à Bourail sont présentées sur les Figure 115 et Figure 116. Les herbiers de Deva sont particulièrement denses et étendus et la biomasse foliaire y est plus élevée qu'à Poé (T Test, $p < 0,001$, Figure 116). Cet herbier abrite par ailleurs un recouvrement relatif en espèces pérennes (*T. hemprichii* et *C. serrulata*) plus important qu'à Poé (Figure 114).

Figure 114. Illustration des herbiers de Poé (A) et de Deva (B) du secteur de Bourail.

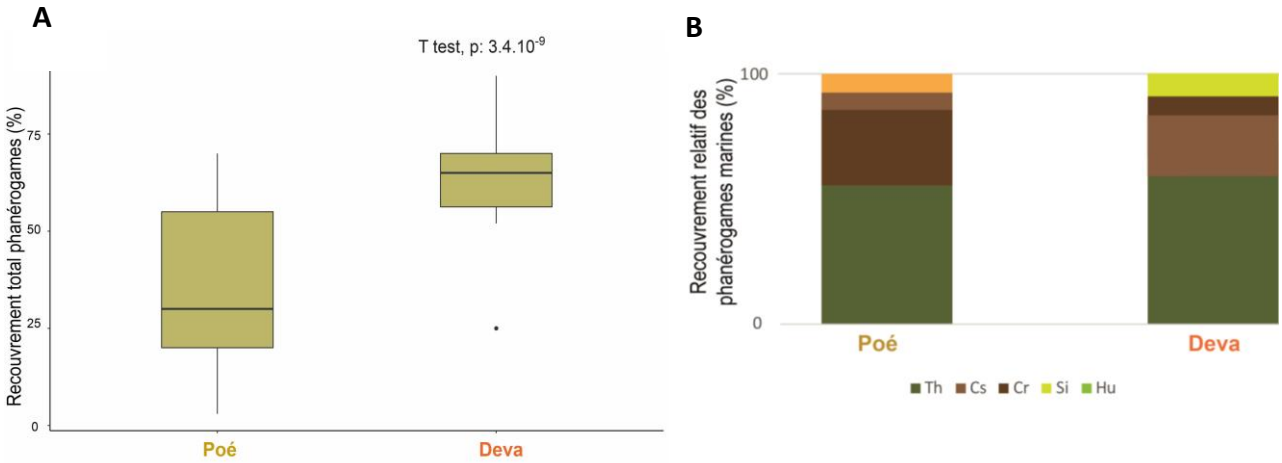


Figure 115. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Thalassia hemprichii* et D : biomasse foliaire par plant de *T. hemprichii* des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de Bourail.

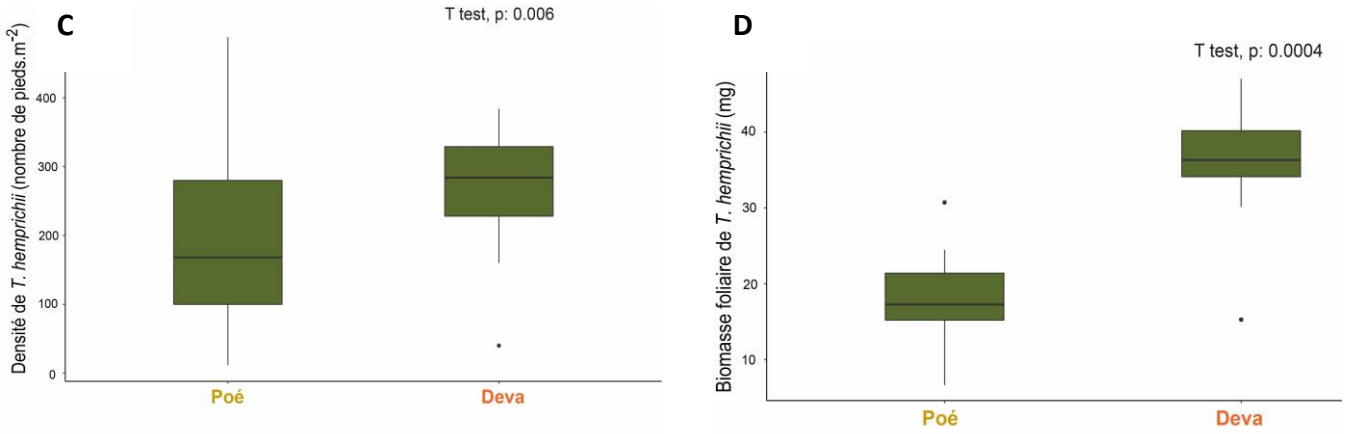


Figure 116. Paramètres structuraux (A : recouvrement total en phanérogames marines, B : recouvrement relatif en phanérogames marines (Th = *Thalassia hemprichii*, Cs = *Cymodocea serrulata*, Cr = *Cymodocea rotundata*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Hu = *Halodule uninervis*), C : densité de *Thalassia hemprichii* et D : biomasse foliaire par plant de *T. hemprichii* des deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de Bourail.

9.1.2.2. *Paramètres physiologiques*

- **Ratios isotopiques, nutriments, éléments traces métalliques dans les tissus de *Cymodocea serrulata* (secteurs de l'îlot Maître et de Bourail)**

Les mesures de nutriments (N, P), carbone (C) et des isotopes ($\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$) sont présentées dans la Figure 116 (A à E). Les valeurs en $\delta^{13}C$ dans les feuilles et les rhizomes de *C. serrulata* sont respectivement comprises entre -10,89 et -9,03 ‰, et, entre -11,74 et -8,93 ‰. Les valeurs de $\delta^{13}C$ obtenues dans les feuilles ne révèlent pas de différence à l'échelle des quatre stations échantillonnées (ANOVA, $p > 0,05$, Figure 117A). La signature du $\delta^{13}C$ mesurée est significativement inférieure sur l'herbier côtier de Deva en comparaison à la zone de l'îlot Maître (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 117A). Les valeurs en $\delta^{15}N$ dans les feuilles et les rhizomes de *C. serrulata* sont respectivement comprises entre 0,55 et 3,00 ‰, et, -0,91 et 1,63 ‰, et, sont fortement corrélées ($R^2 = 0,92$). Les valeurs en $\delta^{15}N$ feuilles et les rhizomes de *C. serrulata* de la station de l'Îlot Maître bungalows sont significativement plus élevées que celles relevées sur les échantillons collectés au large de l'îlot ; les valeurs obtenues sur le secteur de Bourail sont médianes à celles de l'Îlot Maître (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 117B). Les valeurs en azote sont comprises entre 1,39 et 1,85 % dans les feuilles, et, entre 0,44 et 0,74 % dans les rhizomes. Il n'y a aucune différence significative des teneurs en azote dans les feuilles entre les stations (ANOVA, $p > 0,05$, Figure 117C). Les rhizomes des herbiers de l'Îlot Maître présentent des valeurs enrichies en azote par rapport à ceux de l'herbier côtier de Deva (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 117C). Les ratios C/N des herbiers de l'Îlot Maître sont inférieurs à ceux de Deva (ANOVA, $p < 0,001$, Figure 117).

Les valeurs en phosphore sont comprises entre 0,18 et 0,85 % dans les feuilles, et, entre 0,09 et 0,49 % dans les rhizomes. Les feuilles de *C. serrulata* à proximité immédiate des bungalows de l'Îlot Maître sont significativement plus riches que celles collectées au large de l'îlot ; les valeurs obtenues sur le secteur de Bourail sont médianes aux valeurs mesurées au niveau des deux stations de l'îlot (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 117E). Il n'y a aucune différence significative des teneurs en phosphore dans les rhizomes à l'échelle de l'ensemble des stations (ANOVA, $p > 0,05$, Figure 117E).

Les valeurs des éléments traces métalliques mesurés à l'échelle des quatre stations étudiées sont présentées en Figure 117F à Figure 117N. Les feuilles et les rhizomes des plants collectés dans la zone anthropisée située à proximité immédiate des bungalows de l'Îlot Maître révèlent tous deux des valeurs plus élevées en zinc (ANOVA, $p < 0,01$ pour les feuilles, $p < 0,05$ pour les rhizomes, Figure 117H), cuivre (ANOVA, $p < 0,05$ pour les feuilles et rhizomes, Figure 117I), chrome (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 117K, plomb (ANOVA, $p < 0,001$ pour les feuilles, $p < 0,01$ pour les rhizomes, Figure 117L) et cadmium (ANOVA, $p < 0,001$ pour les feuilles, $p < 0,01$ pour les rhizomes, Figure 117N). Les rhizomes des spécimens collectés à Deva présentent des concentrations significativement supérieures en fer, manganèse et arsenic par rapport aux autres stations (ANOVA, $p < 0,001$, Figure 117G, Figure 117F, Figure 117M). Pour l'ensemble des échantillons analysés, les concentrations en mercure sont inférieures aux seuils fixés à 0,01 $\mu g.g^{-1}$par l'instrument pour une détection fiable.

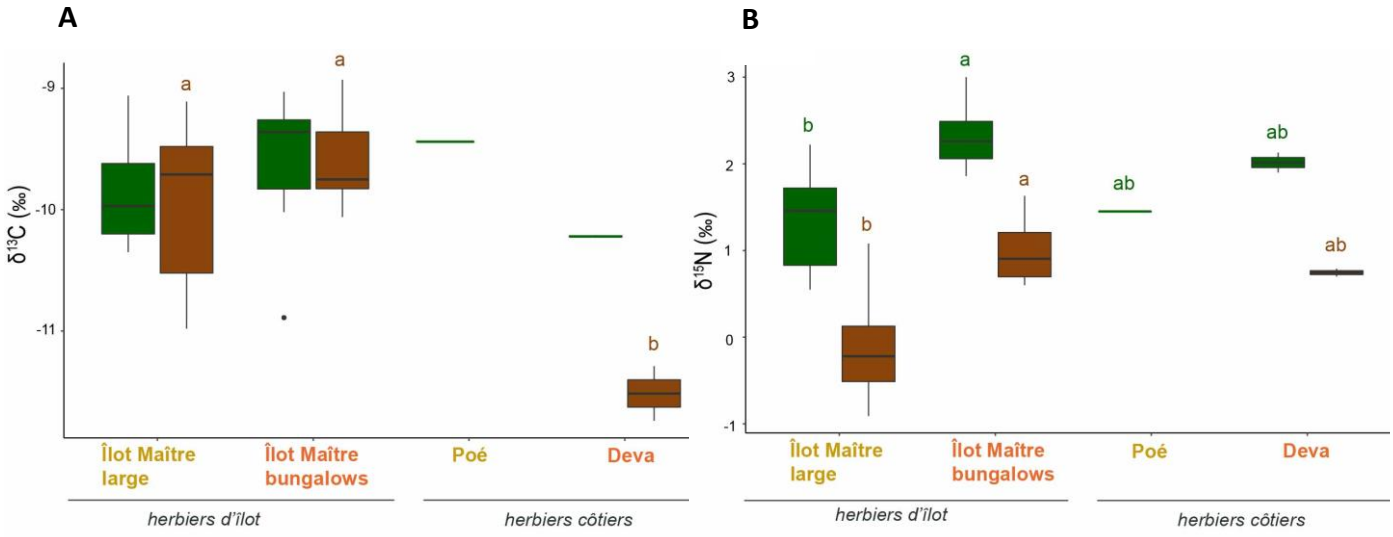


Figure 117. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Cymodocea serrulata*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

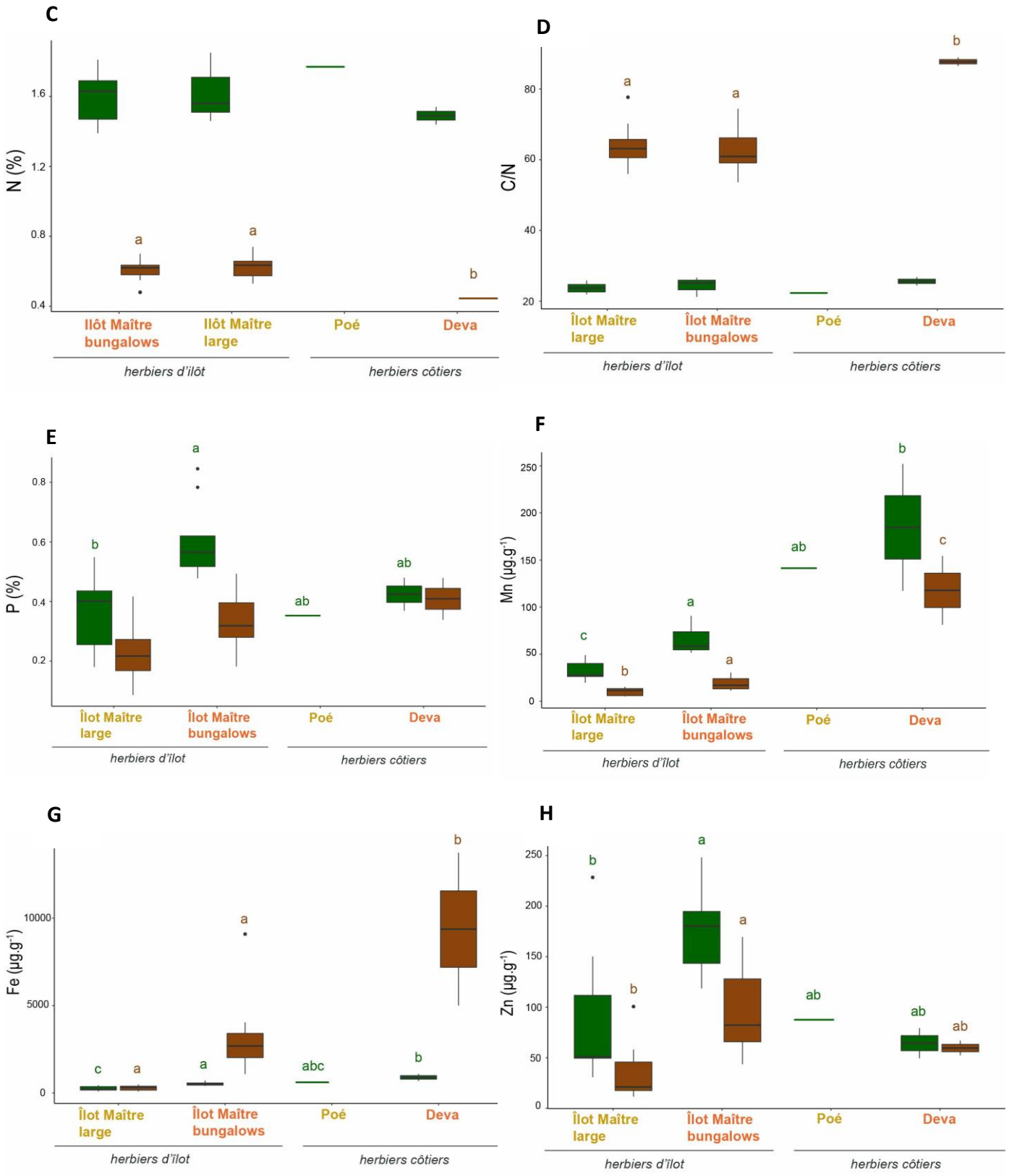


Figure 117 (suite). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Cymodocea serrulata*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

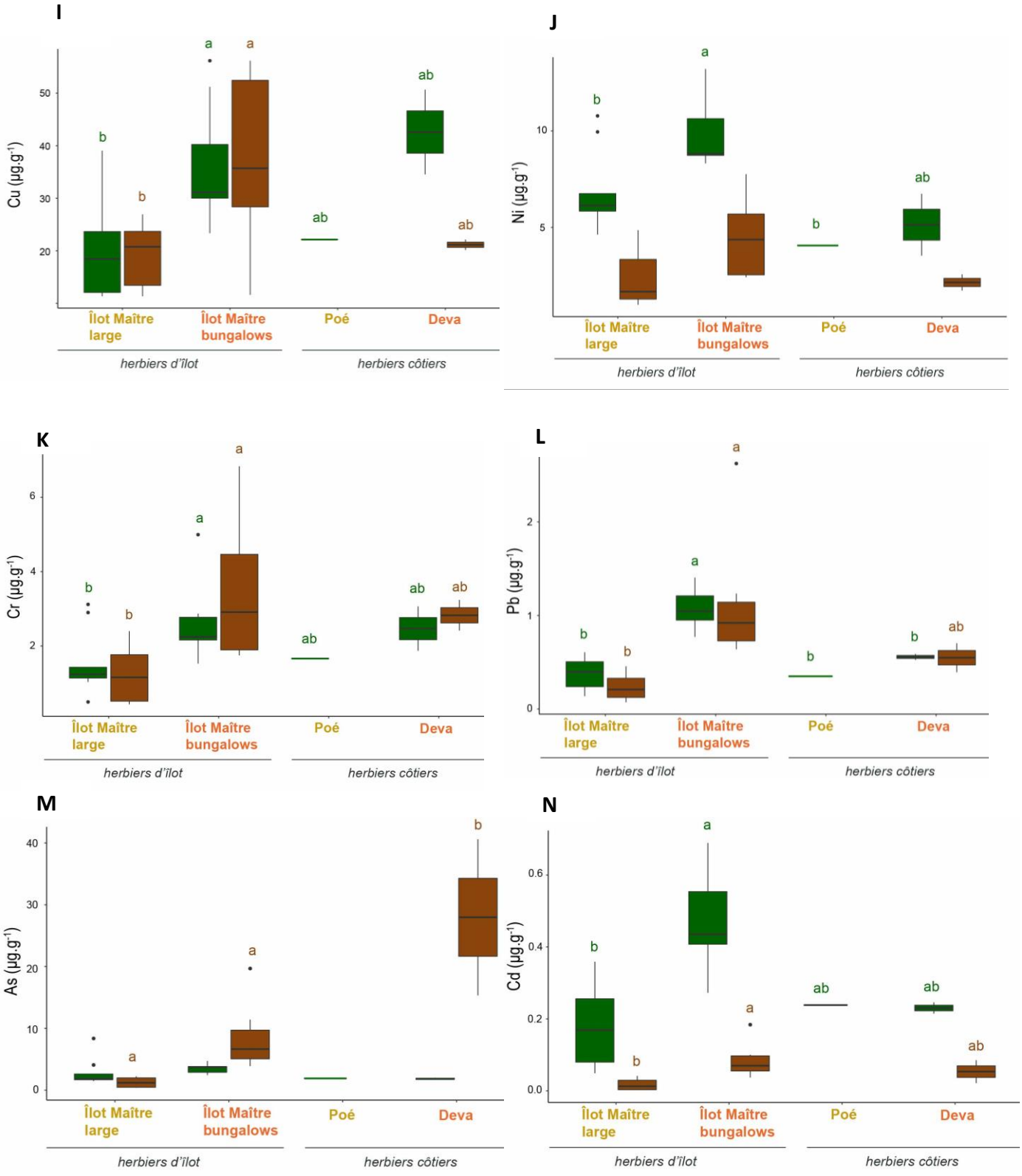


Figure 117 (fin). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), δ^{15N} (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Cymodocea serrulata*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

Afin de visualiser ces données dans leur ensemble et de combiner les valeurs en un seul indice, une ACP a été réalisée sur ces paramètres physiologiques mesurés dans les tissus de *C. serrulata* présentant des différences significatives entre les stations (Figure 118, Tableau 44). L'azote, le ratio C/N, le $\delta^{13}C$ et l'arsenic dans les feuilles ne sont ainsi pas retenus, de même que le phosphore et le nickel dans les rhizomes ; ces éléments ne présentant pas de différences significatives entre les stations (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 117).

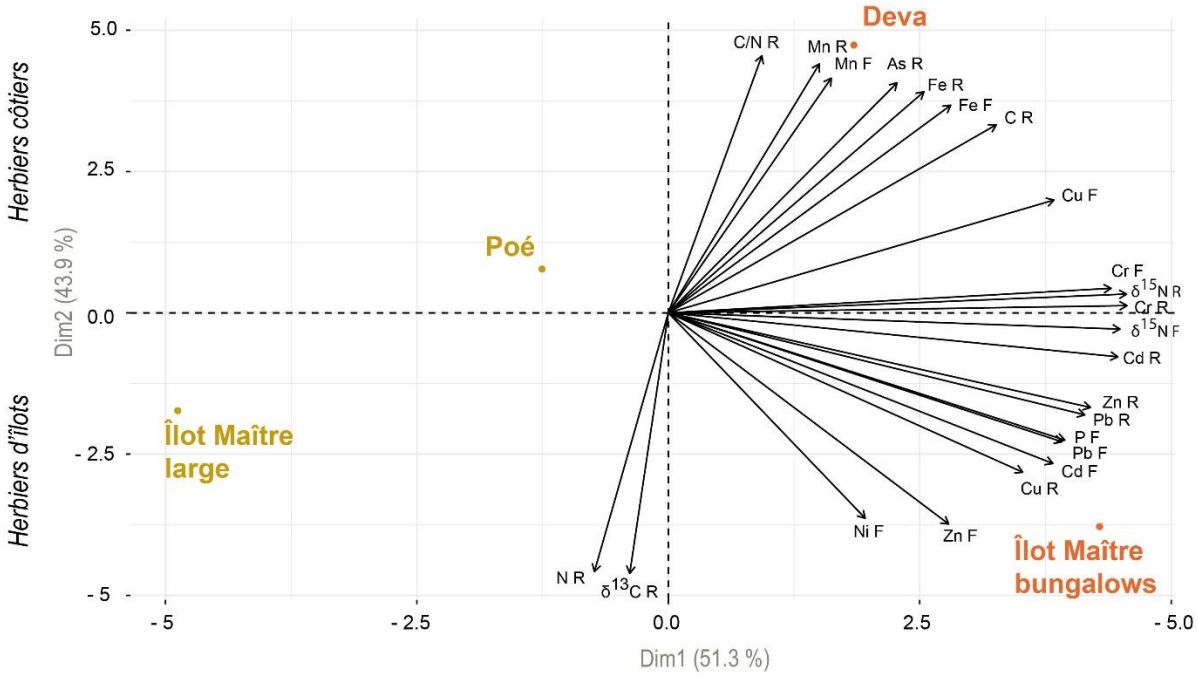


Figure 118. ACP Biplot, représentant les corrélations entre les 23 paramètres sélectionnés (incluant les feuilles (F) et les rhizomes (R)) et les stations (pressions anthropiques présumées : modérées (jaune) et élevées (rouge)) et les contributions des paramètres aux axes.

Tableau 44. Corrélation des paramètres analysés dans les tissus de *Cymodocea serrulata* aux composantes de l'ACP. Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I ($r \leq 0,70$) sont notés en gras.

Paramètres	Composante I	Composante II
δ^{15}N F	**0,96**	-0,06
P F Cs	**0,84**	-0,48
Cr F Cs	**0,94**	0,09
Mn F Cs	0,35	0,89
Ni F Cs	0,42	-0,78
Fe F Cs	0,60	0,79
Cu F Cs	**0,82**	0,43
Zn F Cs	0,60	-0,80
Cd F Cs	**0,82**	-0,57
Pb F Cs	**0,84**	-0,49
δ^{15}N R Cs	**0,98**	0,07
δ^{13}C R Cs	-0,08	-0,99
N R Cs	-0,16	-0,98
C R Cs	**0,70**	0,71
C/N R Cs	0,20	0,97
Mn R Cs	0,32	0,94
Cr R Cs	**0,98**	0,03
Fe R Cs	0,54	0,84
Zn R Cs	**0,90**	-0,36
Cu R Cs	**0,76**	-0,60
As R Cs	0,49	0,87
Cd R Cs	**0,96**	-0,17
Pb R Cs	**0,89**	-0,39

Cette analyse révèle des variations spatiales significatives entre les stations. Les deux premières composantes de l'ACP, expliquent 51,3 % (composante I) et 43,9 % (composante II) de la variabilité totale. Cette analyse permet de classer les stations le long du premier axe qui semble corrélé à l'influence des facteurs anthropiques. Le δ^{15}N (contribution à l'axe 1 de 92,67 % pour les feuilles et de 95,34 % pour les rhizomes) et le chrome (contribution à l'axe 1 de 89,05 % pour les feuilles et de 95,54 % pour les rhizomes) sont particulièrement corrélés à cette première composante (Figure 118, Tableau 44).

- **Ratios isotopiques, nutriments, éléments traces métalliques dans les tissus de *Thalassia hemprichii* (secteur de Bourail)**

Les mesures des nutriments (N, P), du carbone (C) et des isotopes (δ^{13}C et δ^{15}N) réalisées dans les tissus de *T. hemprichii* du secteur de Bourail sont présentées sur la Figure 119 (A à E). Les valeurs moyennes en δ^{13}C dans les échantillons de feuilles de Poé (-7,13 ± 0,29 ‰) et Deva (-7,02 ± 0,35 ‰) ne montrent

pas de différence significative (T test, $p > 0,05$, Figure 119A) ; de même pour les rhizomes (Poé : -9,55 ± 0,44 ‰, Deva : -6,93 ± 0,46 ‰ ; T test, $p > 0,05$, Figure 119A). Les ratios isotopiques moyens de l'azote dans les feuilles collectées à Poé (0,99 ± 1,29 ‰) et à Deva (1,36 ± 0,44 ‰) ne présentent pas de différence significative (Wilcoxon, $p > 0,05$, Figure 119B) ; la tendance est également similaire pour les rhizomes (Poé : 1,22 ± 0,98 ‰, Deva : 1,19 ± 1,07 ‰ ; Wilcoxon $p > 0,05$, Figure 119B). Les feuilles sont plus riches en azote à Poé (2,62 ± 0,24 %) qu'à Deva (2,33 ± 0,17 %) (T test, $p < 0,01$, Figure 119C). De manière générale, les teneurs en azote dans les rhizomes sont inférieures à celles mesurées dans les feuilles (Figure 119C). Les ratios moyens C/N sont compris entre 13,46 et 19,11 dans les feuilles (Figure 119C), et, entre 22,82 et 55,62 dans les rhizomes (Figure 119D). Les valeurs en phosphore dans les feuilles (de 0,37 à 0,58 %) sont supérieures à celles enregistrées dans les rhizomes (de 0,09 à 0,41 %) ; pour ces deux compartiments de la plante il n'y a pas de différence significative entre les stations (feuilles : Wilcoxon, $p > 0,05$, rhizomes : T test, $p > 0,05$, Figure 119E).

Les valeurs des éléments traces métalliques mesurés au sein des feuilles de *T. hemprichii* des herbiers côtiers de Bourail sont présentées sur la Figure 119F à Figure 119N . Les concentrations en manganèse dans les feuilles sont significativement plus élevées à Deva (93,98 ± 17,41 $\mu g.g^{-1}$) qu'à Poé (57,19 ± 4,13 $\mu g.g^{-1}$) (Wilcoxon, $p < 0,001$, Figure 119F). Comparativement aux feuilles, les rhizomes sont nettement plus riches en manganèse (Figure 119F). Les feuilles des spécimens collectés à Poé sont plus riches en zinc (T test, $p < 0,05$, Figure 119H) et en cadmium (T test, $p < 0,05$, Figure 119N). Les teneurs en chrome sont plus élevées dans les rhizomes de Deva que dans ceux de Poé (Wilcoxon, $p < 0,001$, Figure 119K). Les résultats dans les tissus ne révèlent pas de différence significative entre les stations pour le fer (feuilles : T test, $p > 0,05$; rhizomes : Wilcoxon, $p > 0,05$, Figure 119G), le nickel (feuilles : T test, $p > 0,05$; rhizomes : T test, $p > 0,05$, Figure 119J), le cuivre (feuilles : T test, $p > 0,05$; rhizomes : T test, $p > 0,05$, Figure 119I), le plomb (feuilles : T test, $p > 0,05$; rhizomes : Wilcoxon, $p > 0,05$, Figure 119L) et l'arsenic (feuilles : T test, $p > 0,05$; rhizomes Wilcoxon, $p > 0,05$, Figure 119M).

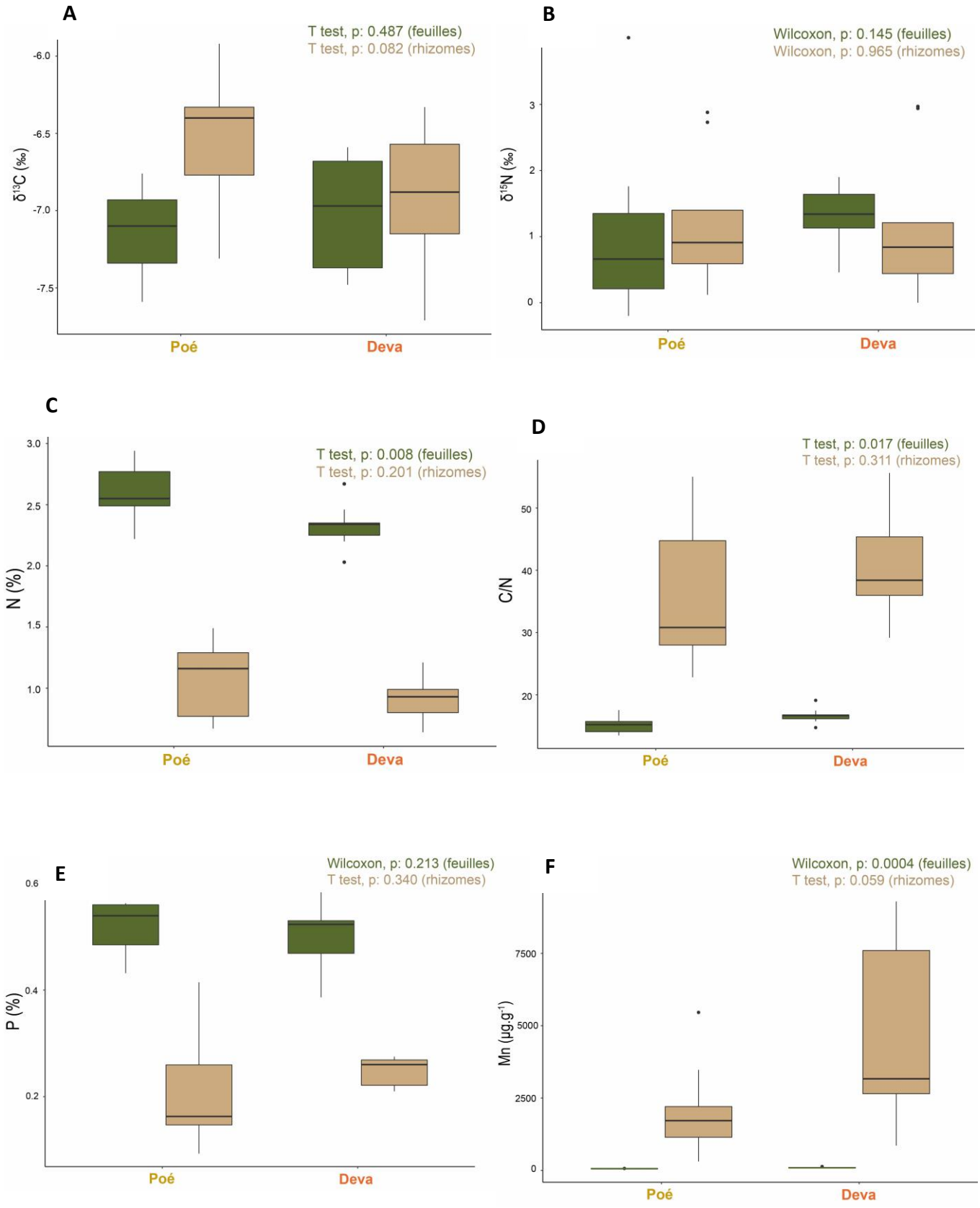


Figure 119. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Thalassia hemprichii*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

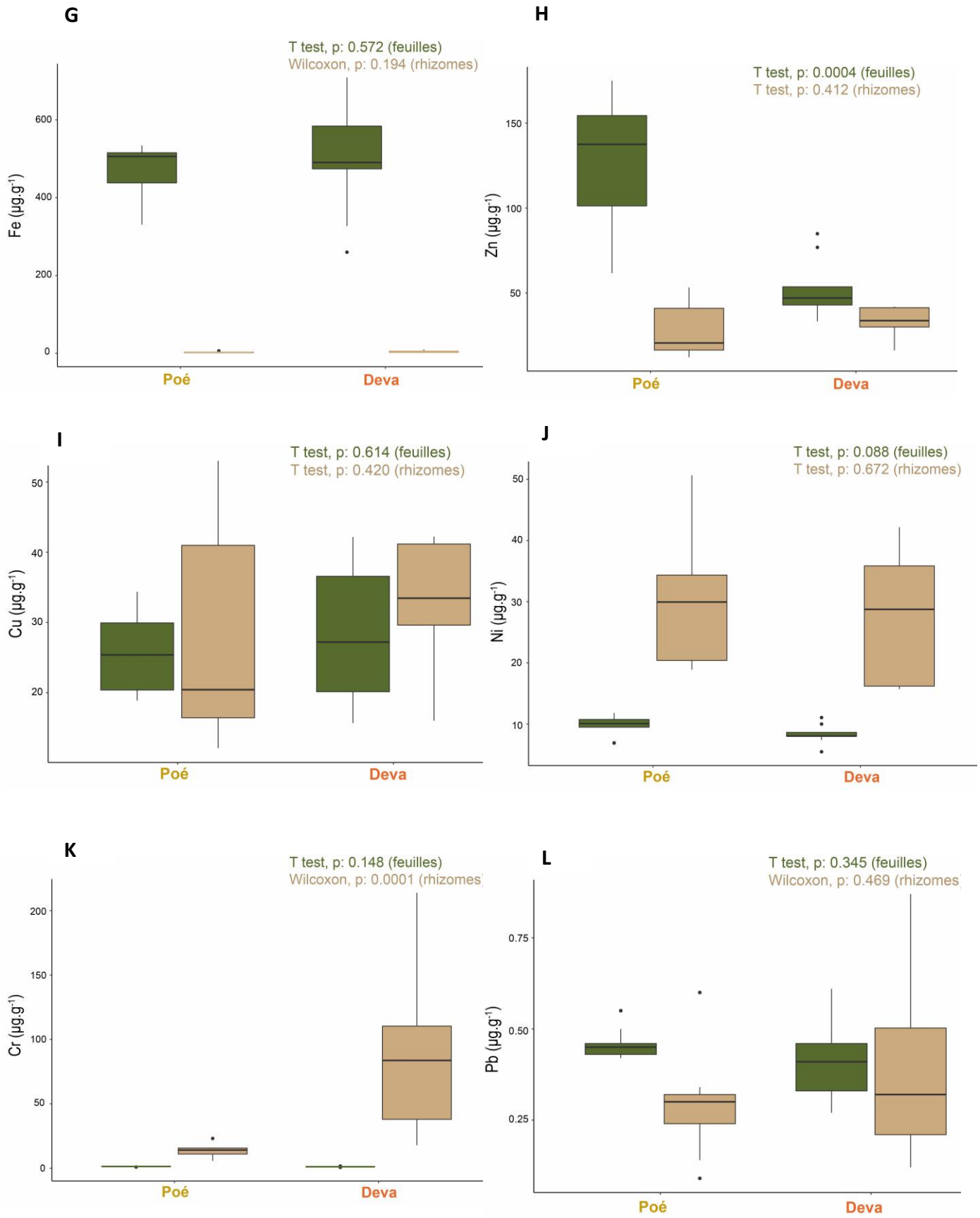


Figure 119 (suite). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Thalassia hemprichii*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

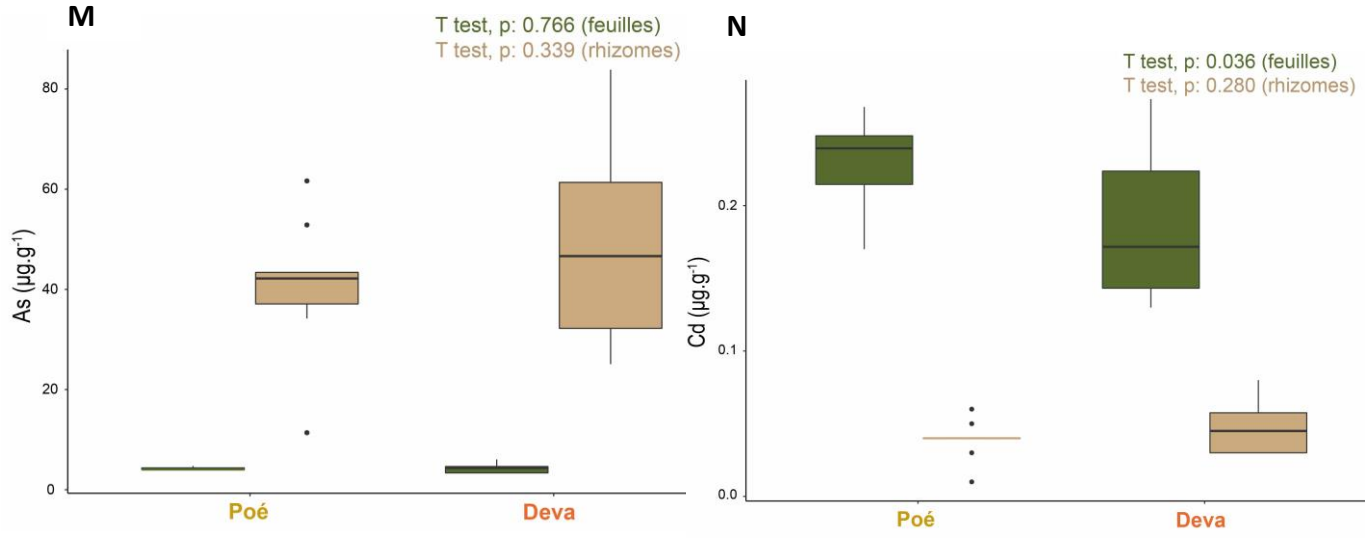


Figure 119 (fin). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles (en vert) et les rhizomes (en marron) de *Thalassia hemprichii*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($p < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

9.1.2.4. Paramètres abiotiques

- **Données du sédiment**

Les résultats des analyses sédimentaires des zones d'herbiers étudiées sont présentés dans le Tableau 45. Les deux zones d'herbiers échantillonnées dans le secteur de l'Îlot Maître présentent des valeurs proches en matière organique (Îlot Maître bungalows : 2,66 %, Îlot Maître large : 2,82 %). L'herbier côtier de Deva présente les taux de matière organique (4,34 ± 1,09 %) et de pélites (6,96 ± 4,38 %) les plus importants (Tableau 45). Les sédiments sont majoritairement carbonatés (taux moyens > 75 %, Tableau 45).

Tableau 45. Caractéristiques des sédiments des stations étudiées de Nouvelle-Calédonie.

Station	Description du substrat	Matière organique (%)	Carbonates (%)	Pélites (%)
Îlot Maître bungalows	Sableux	2,66 ± 0,27	84,63 ± 1,66	1,04 ± 0,91
Îlot Maître large	Sableux	2,82 ± 0,21	85,83 ± 1,21	0,3 ± 0,28
Poé	Sable, dalle	3,14 ± 0,2	75,64 ± 11,33	2,15 ± 0,58
Deva	Sablo-vaseux	4,34 ± 1,09	81,40 ± 1,42	6,96 ± 4,38

9.1.2.5. Classification de l'état écologique des herbiers selon une approche mutlimétrique : test dans le secteur de l'Îlot Maître

Afin de présenter les perspectives potentielles de l'approche multimétrique pour l'évaluation de l'état écologique des herbiers de Nouvelle-Calédonie, une ACP a été réalisée à l'échelle des différents transects réalisés dans le secteur de l'Îlot Maître. Ce secteur est retenu du fait de l'effet gradient avéré sur la majorité des paramètres étudiés (§ 9.2.2.). L'analyse est réalisée par transect afin de présenter spatialement cette analyse intégrative selon six zones. Les paramètres physiologiques et morphologiques montrant des différences significatives entre les stations sont retenus, ainsi que le recouvrement total en phanérogames marines du fait de son importance dans la description structurelle de l'herbier (Tableau 44). Les deux premières composantes de l'ACP, expliquent 70,1 % (composante I) et 13,2 % (composante II) de la variabilité totale (Figure 120). Cette analyse permet de classer les transects, et indirectement les stations, le long du premier axe, corrélé à l'influence anthropique. Le manganèse dans les tissus (contribution à l'axe 1 de 99,04 % pour les feuilles et de 78,89 % pour les rhizomes) ainsi que le phosphore dans les feuilles (contribution à l'axe 1 de 97,58 %) et le cadmium dans les feuilles (contribution à l'axe 1 de 95,22 %) sont positivement corrélés à cette première composante (Tableau 44, Figure 120). A l'inverse, les caractères morphologiques (p.ex. longueur et largeur des feuilles, biomasse foliaire), sont négativement corrélés à cet axe.

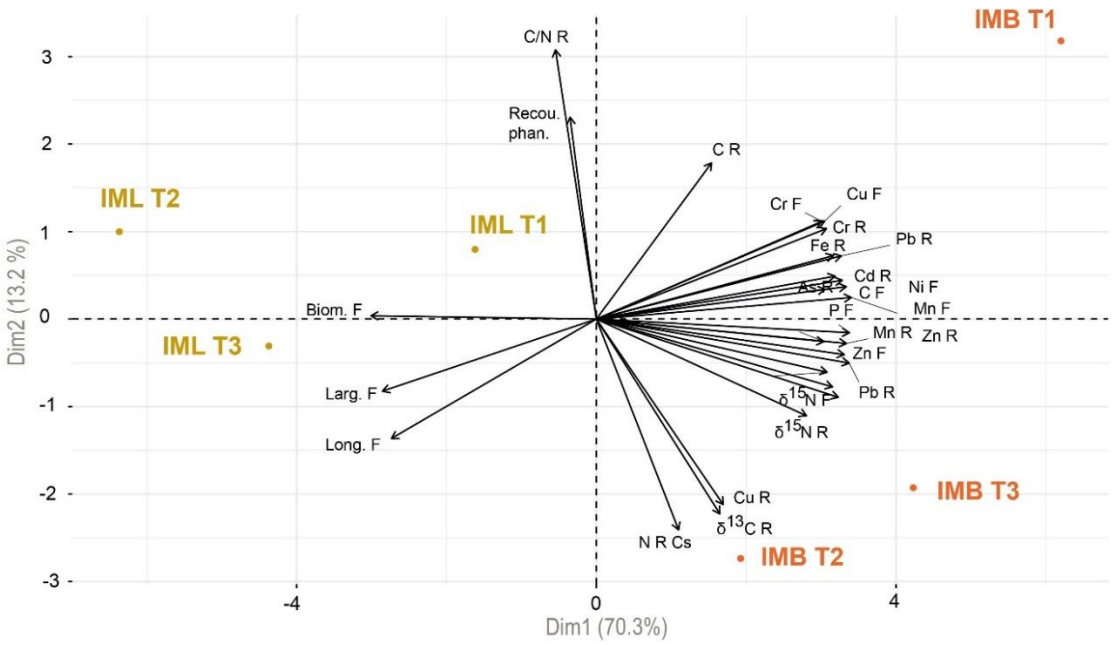


Figure 120. Diagramme Biplot, combinant le tracé d'ordination des sites d'échantillonnage (les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pression anthropique présumée : modérée (jaune) et élevée (rouge)) et des contributions des 23 paramètres sélectionnés pour l'ACP. IMB = Îlot Maître bungalows, IML = Îlot Maître large.

Tableau 46. Corrélation des paramètres physiologiques analysés dans les feuilles (F) et rhizomes (R) de *Cymodocea serrulata* (Cs), des paramètres morphologiques et structuraux. Les paramètres présentant la corrélation la plus élevée avec la composante I (r ≤ 0,70) sont notés en gras.

Paramètres	Composante I	Composante II
δ^{15}N F Cs	**0,92**	-0,23
C F Cs	**0,89**	0,10
P F Cs	**0,99**	-0,05
Cr F Cs	**0,88**	0,33
Mn F Cs	**1,00**	0,07
Fe F Cs	**0,99**	-0,15
Ni F Cs	**0,96**	0,13
Cu F Cs	**0,89**	0,33
Zn F Cs	**0,97**	-0,12
Cd F Cs	**0,98**	-0,08
Pb F Cs	**0,94**	-0,26
δ^{15}N R Cs	0,82	-0,32
δ^{13}C R Cs	0,48	-0,65
N R Cs	0,32	-0,70
C/N R Cs	-0,16	0,90
C R Cs	0,45	0,52
Cr R Cs	**0,93**	0,21
Mn R Cs	**0,89**	-0,08
Fe R Cs	**0,90**	0,30
Cu R Cs	0,50	-0,62
Zn R Cs	**0,90**	-0,18
As R Cs	**0,93**	0,14
Cd R Cs	**0,98**	0,11
Pb R Cs	**0,96**	0,21
Recouvrement phanérogames	-0,10	0,67
Biomasse foliaire Cs	**-0,88**	0,01
Longueur des feuilles Cs	**-0,80**	-0,40
Largeur des feuilles Cs	**-0,83**	-0,24

9.1.3. Discussion

9.1.3.1. Paramètres structuraux et morphologiques

Les herbiers des deux secteurs étudiés diffèrent par la composition spécifique en phanérogames marines (Figure 113, Figure 116).

Bien que le résultat du test de Wilcoxon montre une différence significative entre la densité de *C. serrulata* entre les deux stations étudiées de l'Îlot Maître ($p < 0,01$, Figure 113), celui-ci est à prendre

avec précaution étant donné l'hétérogénéité des données, résultant de l'hétérogénéité structurelle inhérente aux herbiers mixtes. L'herbier étudié de la zone de Poé est installé sur une dalle corallienne, expliquant potentiellement la densité hétérogène des plants. L'herbier de Deva se démarque de Poé par des herbiers particulièrement denses et étendus installés sur une zone sédimentaire plus importante et dominé par les espèces climaciques *T. hemprichii* et *C. serrulata*.

A noter que les conditions de marées ont rendu le comptage des plants parfois difficile. Il conviendrait de faire ces relevés à plusieurs à marée basse ou en plongée bouteille à marée haute, cette dernière option étant toutefois plus lourde à mettre en œuvre. Par ailleurs, selon le mode de collecte choisi, les valeurs des taux de recouvrement peuvent varier (limbes couchés sur le substrat à marée basse *vs.* dressés à marée haute).

9.1.3.2. Paramètres physiologiques

Les analyses physiologiques et biochimiques menées dans les tissus de *C. serrulata* et de *T. hemprichii* contribuent à la connaissance du fonctionnement des herbiers de la Province Sud. Elles apportent des éléments concrets sur leurs capacités de bioindication et sur les perspectives de l'utilisation de ces indicateurs comme outil de diagnostic et d'alerte précoce pour le suivi des herbiers et des eaux lagonaires de Nouvelle-Calédonie.

- **Analyses dans les tissus de *Cymodocea serrulata* (secteur de Bourail et de l'Îlot Maître)**

Il existe peu de données de référence concernant les paramètres physiologiques pour *C. serrulata* (p.ex. Arthur et al., 2008 ; Ashikin et al., 2020). A l'échelle des quatre stations étudiées, les teneurs en azote dans les feuilles ne révèlent pas de différences significatives entre les stations et sont inférieures au seuil de limitation fixé à 1,8 % selon Duarte (1990). Les teneurs en phosphore dans les feuilles de *C. serrulata* de l'Îlot Maître bungalows sont supérieures à celles mesurées dans la zone échantillonnée au large de l'îlot (ANOVA, $p < 0,05$, Figure 117) et sont nettement supérieures au seuil de limitation de cet élément (0,4 % selon Duarte, 1990). Ces plus fortes teneurs peuvent être liées aux activités humaines du complexe hôtelier de l'Îlot Maître et aux rejets d'eaux possiblement plus chargées en phosphore qu'en azote.

De manière similaire aux résultats obtenus pour les secteurs des Antilles et de Mayotte (**Chapitres 5** et **6**), la corrélation significative entre les valeurs de $\delta^{15}N$ dans les feuilles et les rhizomes ($R^2 = 0,92$) reflète la capacité des herbiers marins à assimiler l'azote par les feuilles et les rhizomes. A l'échelle des quatre stations étudiées, les valeurs de $\delta^{15}N$ et de chrome dans les tissus semblent révélatrices des conditions anthropisées de l'Îlot Maître bungalows et de Deva (Tableau 45). Comme discuté dans les **Chapitres 5** et **6**, le $\delta^{15}N$ mesuré dans les feuilles des herbiers est un indicateur pertinent comme

traceur des sources locales d'azote inorganique (Yamamuro et al., 2003 ; Fourqurean et al., 1997 ; Schubert et al., 2013 ; Jones et al., 2018). Le chrome, quant à lui, est un élément présent dans certaines peintures dites « chromées » et anticorrosives (Berto et al., 2012). L'entretien des infrastructures touristiques ou l'utilisation de peintures anti-salissures marines en zone littorale peut être à l'origine des concentrations importantes observées dans les tissus des phanérogames marines. On peut ainsi émettre l'hypothèse que l'augmentation de la charge des rejets domestiques et touristiques par les eaux usées le long de ce gradient anthropique est à l'origine de ces tendances élevées sur les stations anthropisées (Schubert et al., 2013 ; Jones et al., 2018).

Des tendances singulières se dégagent également à l'échelle des deux secteurs étudiés (Figure 118). En effet, l'influence anthropique sur la zone lagonaire située à proximité immédiate du complexe hôtelier de l'Îlot Maître semble se traduire par des teneurs significativement plus élevées en certains éléments toxiques dans les tissus des herbiers, tels que le cadmium, le cuivre, le plomb, le zinc et le nickel (Figure 117, Figure 118). Le cadmium, le zinc et le cuivre sont des éléments fréquemment présents dans certaines peintures anticorrosion et antifouling (Singh et Turner, 2009 ; Berto et al., 2012). Le plomb est quant à lui présent dans certains carburants (Burnett et Patterson, 1980). L'entretien des bungalows soumis à la corrosion, de par leur situation directe sur le lagon, ainsi que l'entretien de la coque des bateaux, ou encore l'alimentation électrique par des groupes électrogènes sur l'îlot ainsi que la fréquentation nautique, constituent des facteurs de rejets de ces éléments toxiques dans le milieu marin. On peut ainsi émettre l'hypothèse que les concentrations observées dans les tissus de *C. serrulata* au niveau de la zone hôtelière de l'Îlot Maître ont probablement pour origine les usages et activités anthropiques s'y déroulant.

L'herbier de Deva semble davantage influencé par des apports en fer, manganèse et arsenic, reflet potentiel de la géologie particulière de l'île de Grande Terre. En effet, la Nouvelle-Calédonie est une terre de minerais latéritiques, riche en nickel, cuivre, chrome, cobalt, fer, manganèse (Robineau et al., 2012 ; Jeanpert et al., 2016 ; L'Huillier et al., 2010). L'exploitation minière de ces sols engendre des phénomènes d'érosion, et le charriage de sédiments contaminés dans le lagon est source de phénomène de bioaccumulation chez certains organismes marins (Fernandez et al., 2006 ; Hédouin et al., 2007).

De ce fait, bien que ces analyses ont toutes été réalisées sur la même espèce, la comparaison des herbiers côtiers sous influence terrigène avec les herbiers situés sur les îlots coralliens isolés de cette influence des bassins versants et où prédominent les éléments carbonatés présente sans doute une certaine limite. Enfin, comme évoqué précédemment, du fait du manque de données quantitatives sur les pressions, les notions de gradients théoriques appliquées à ces quatre stations (Tableau 42) doivent

être prises avec précaution. En effet, si la distance d'1 Km de la principale source de pressions située sur l'Îlot Maître permet d'avoir une certaine assurance de la pertinence du gradient à l'échelle des deux stations, le gradient est potentiellement moins pertinent sur le secteur de Bourail, les deux sites étant tous deux fréquentés dans le cadre d'activités nautiques partageant le même bassin versant.

- **Analyse dans les tissus de *T. hemprichii* (secteur de Bourail)**

Les isotopes stables du carbone et de l'azote, ainsi que le nickel, le fer et le cuivre ne présentent pas de variations entre les deux stations, quel que soit le compartiment étudié ($p > 0,05$, Figure 119). Les résultats du $\delta^{15}N$ chez *T. hemprichii* sont fluctuants, laissant entrevoir une variation spatio-temporelle dans la source des apports azotés. Les herbiers de Deva sont particulièrement riches en chrome et manganèse (Figure 119). De manière générale, ces résultats à Grande Terre se situent dans la même gamme de valeur que celles obtenues sur la même espèce à Mayotte, excepté pour certains éléments. A titre d'exemple, les valeurs en manganèse ici mesurées dans les rhizomes (de 305,34 à 9 292,14 $\mu g.g^{-1}$) sont nettement supérieures aux valeurs mesurées à Mayotte (de 2,20 à 1322,2 $\mu g.g^{-1}$) (Figure). A noter que la géologie des deux îles étant différente (ultramafique *vs* volcanique) et, comme le témoigne les résultats de l'effort d'échantillonnage conséquent mené à Mayotte sur 18 stations (**Chapitre 5**), les gammes de valeurs de ces paramètres peuvent être très étendues au sein d'un même territoire.

9.1.3.3. Paramètres abiotiques

L'analyse des carbonates à l'échelle des quatre stations révèlent la nature carbonatée du substrat. La variation des valeurs de carbonates relevées à Poé pourrait s'expliquer par la structure hétérogène du substrat formé d'une dalle corallienne recouverte de sédiments. Il est intéressant de noter que l'herbier côtier de Deva présentant des taux de matière organique et de pélites significativement plus importants est aussi l'un des herbiers les plus denses échantillonnés (Payri *in* Hily et al., 2010). L'herbier se trouve à proximité de petits cours d'eau qui charrient des éléments terrigènes piégés et accumulés par la rhizosphère, illustrant le rôle écologique des herbiers présenté en **Chapitre 1**.

9.1.3.4. Vers une classification des stations selon leur état écologique : exemple du secteur de l'Îlot Maître

L'objectif de l'approche multimétrique, appliquée aux analyses des paramètres collectés à l'Îlot Maître, était de proposer une première classification des herbiers échantillonnés à l'échelle des six transects selon leur état écologique, étape préliminaire au développement d'indicateurs. De manière générale, les deux stations sont bien discriminées selon les deux axes de l'ACP, notamment selon l'axe 1 : la zone des bungalows étant significativement plus riche en éléments traces métalliques et en nutriments que la zone échantillonnée au large (Figure 120). Il est important de préciser que le développement d'indicateurs multimétriques ne peut pas se baser sur un nombre aussi réduit de stations, ainsi les conclusions de ces analyses ne doivent pas dépasser le cadre de la présente étude. Par ailleurs, selon les paramètres inclus dans l'ACP, les résultats peuvent varier de manière significative (**Chapitre 8**), leur sélection se doit d'être clairement justifiée tout en limitant les redondances. Il conviendra par la suite de ne sélectionner que les paramètres les plus fortement corrélés aux pressions afin d'optimiser les protocoles de collecte et d'analyse. Une multiplication du nombre de stations étudiées permettrait de progresser dans l'étape de construction des indicateurs par le calcul des EQR (**Chapitre 8**).

9.1.4. Conclusion et perspectives

La Nouvelle-Calédonie abrite des écosystèmes marins riches et diversifiés aux enjeux de gestion et de préservation importants. Le maintien de l'intégrité de ces milieux est au centre des plans de gestion (réserves naturelles marines, zones du patrimoine mondial de l'Unesco, plans nationaux d'action tortues et dugongs, Parc marin de la mer de Corail). La mise en œuvre de suivis écologiques des herbiers qui en découle nécessite ainsi l'utilisation de protocoles adaptés pour être efficients selon les problématiques posées (**Chapitre 7**). Bien que le territoire soit vaste et peuplé de manière hétérogène, les écosystèmes marins ne sont pas épargnés par les impacts anthropiques, localisés dans les secteurs à plus forte densité démographique (p. ex. Grand Nouméa) et où les activités industrielles sont présentes (p. ex. Voh). L'accroissement démographique et le développement des activités touristiques (Gonson et al., 2016, 2017) sont générateurs d'une augmentation des rejets en nutriments et polluants vers le milieu marin. S'agissant des causes majeures du déclin des herbiers à l'échelle mondiale (**Chapitres 1** et **3**), ces rejets anthropiques représentent également des menaces pour l'état de santé des herbiers de Nouvelle-Calédonie. Ainsi, l'évaluation des impacts générés par la mise en œuvre de projets d'aménagements ou émanant de l'exploitation minière devenue obligatoire en Province sud

depuis l'inscription des herbiers dans la liste des espèces protégées (Code de l'environnement de la province sud 2009 ; **Chapitre 2**) est cruciale.

Cette étude a permis de tester des paramètres allant de la physiologie des phanérogames marines à l'écosystème formé par les herbiers, en prenant en compte des configurations différentes (herbiers d'îlots *vs* herbiers côtiers). Les indicateurs testés dans le cadre de cette étude, notamment les indicateurs physiologiques, contribuent à l'amélioration des connaissances du fonctionnement des herbiers à l'échelle du territoire. Il s'agit d'outils de diagnostics performants dans un contexte d'anthropisation des zones côtières et littorales. Ils sont plus robustes que des mesures de biomasses, car ces dernières ne répondent pas toujours de manière linéaire à la charge en nutriments (Burkholder et al., 2007). Les données acquises constituent une première base de référence pour le secteur (des analyses des teneurs en éléments traces dans certaines phanérogames marines avaient été précédemment réalisées par G. Losefeld mais non publiées, C. Grison com. pers.). L'utilisation des deux espèces climaciques ici étudiées, reconnues par ailleurs pour leurs capacités intégratrices des conditions environnementales (**Chapitre 6** ; Arthur et al., 2008), ouvre des perspectives intéressantes et nouvelles de bioindication pour le suivi du lagon néo-calédonien. L'espèce *C. serrulata*, dont la distribution à l'échelle de la Nouvelle-Calédonie est plus étendue que *T. hemprichii* (Andréfouët et al., 2010), pourrait être privilégiée comme espèce cible pour ces analyses physiologiques. Au vu des capacités de bioindication démontrées par *H. uninervis* à Mayotte (**Chapitre 6**), les réponses aux pressions anthropiques de cette espèce, localement abondante (Andréfouët et al., 2010), seraient également très intéressantes à investiguer. Il conviendrait au préalable de calibrer ces outils en étendant ces mesures sur un nombre plus conséquent de sites, afin de prendre en considération les différentes conditions environnementales des herbiers néocalédoniens. D'autres secteurs pourraient ainsi être échantillonnés tels que des sites isolés des sources de pressions anthropiques (p. ex. îlots isolés de sources d'enrichissement) et des sites diversement anthropisés (p. ex. Ducos, baie des citrons, embouchure du creek salé à Poé, Voh), tout en caractérisant les pressions.

Par ailleurs, bien que la mise en œuvre des paramètres physiologiques nécessite des prélèvements *in situ* et une phase d'analyse en laboratoire (**Chapitre 4**), ils pourraient ainsi constituer des éléments utiles dans le cadre de la surveillance de l'état de santé des herbiers, en particulier dans un contexte d'évaluation des impacts des projets d'aménagements urbains et de l'industrie minière. Utilisés en complément des paramètres structuraux déjà relevés dans les études d'impact (p. ex. CORTEX et Sea Coast., 2016), et les suivis des herbiers à proximité des sites miniers (Van Wynsberge et al., 2013 ; Vale, 2017 ; Ginger Soproner, 2019), ces paramètres physiologiques (p. ex. Cu, Ni,) apporteraient des éléments d'alerte précoces de diagnostic afin d'évaluer les sources et la charge en polluants (nutriments et éléments traces) et d'eutrophisation, menaçant le maintien de l'état de santé des

herbiers. En effet, bien que saisonnier, le développement d'algues vertes (marées vertes à Ulvales) à Deva (p. ex. janvier 2018) en début de saison des pluies, atteste d'un enrichissement du milieu (C. Payri com. pers.). La préoccupation des populations locales face à ces phénomènes témoigne de l'importance d'une gestion intégrative selon un continuum terre-mer. Par ailleurs, dans le cadre de la mise à jour du guide milieu marin centré sur les études d'impact et les suivis liés à l'industrie du nickel (Lasne et al. *in prep*), des recommandations particulières en faveur de l'utilisation de ces paramètres physiologiques en complément des paramètres structuraux (**Chapitre 7**) pourraient être proposées.

A terme, une optimisation des protocoles de suivi des herbiers apporterait des éléments pour améliorer la gestion, la préservation de cet écosystème d'intérêt patrimonial et bénéficiant d'une protection particulière dans certains secteurs. Par la proposition de protocoles adaptés aux herbiers de Nouvelle-Calédonie selon les objectifs de gestion, l'initiation du développement des suivis (suivis participatifs, suivi global de l'état de santé notamment à l'échelle des AMP) pourrait par ailleurs être favorisée.

9.2. Etude de la capacité de bioindication des herbiers de Wallis

9.2.1. Matériel et méthodes

9.2.1.1. Description de la zone d'étude et des sites d'échantillonnage

L'île de Wallis se situe dans la zone ouest du Pacifique sud (latitude : 13°18'0 S, longitude : 176°12'O). D'une superficie de 75,64 km², elle fait partie du territoire de Wallis et Futuna, collectivité française d'outre-mer. Ce territoire est constitué de trois îles principales volcaniques : Wallis, Futuna et Alofi. Wallis est localisée à environ 230 km de Futuna et d'Alofi, elles-mêmes séparées par un chenal d'une distance de 1,7 km. A l'échelle de ce territoire, seule Wallis abrite des herbiers de phanérogames marines, où trois espèces sont recensées : *Syringodium isoetifolium*, présente de manière dominante, ainsi que *Halodule pinifolia* (pouvant être regroupée avec *H. uninervis,* d'après Waycott et al., 2018, **Chapitre 1**) et *Halophila ovalis* présentent de façon bien plus irrégulières (Payri et al., 2002). La superficie de ces herbiers a été estimée à 24 Km² en 2006 (Dirberg et Andréfouet, 2006). Dans le cadre du suivi FEO (« récifs » en Wallisien), un suivi de l'état de santé des herbiers de l'île est en place depuis 2014. Trois stations situées sur la partie ouest de l'île ont été mises en place par le service territorial de l'environnement (STE) sur : Lano, Mata utu et Halalo (Figure 121, Tableau 47) font l'objet d'un suivi (Job et al., 2014 ; Bosserelle et Kerninon, 2015 ; Job et al., *in prep*). Leur positionnement selon des conditions environnementales théoriquement contrastées représentait ainsi une bonne opportunité d'explorer les capacités de bioindication de ces herbiers. C'est pourquoi, ces trois stations de suivi ont été retenues pour cette étude et le gradient d'anthropisation présumé formé par ces stations a été complété par l'ajout de l'îlot saint-Christophe, isolé de la côte (Figure 121, Tableau 47).

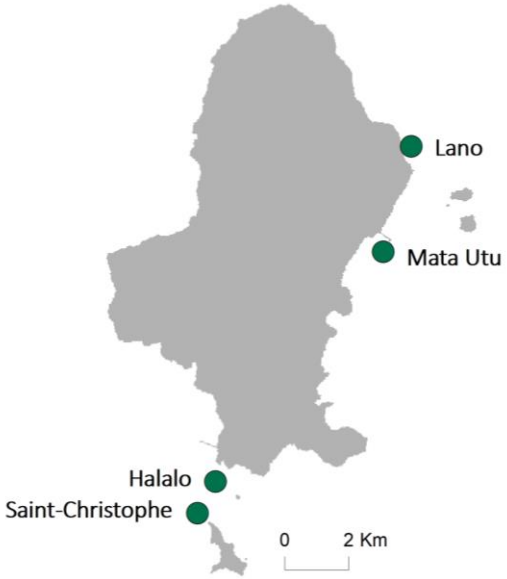


Figure 121. Présentation des stations d'échantillonnage de Wallis.

Tableau 47. Caractéristiques des stations d'échantillonnage (le niveau de pressions anthropiques a été estimé en fonction de la proximité et de l'intensité des perturbations présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et fortes (rouge)). Les coordonnées géographiques sont présentées en WGS 84, UTM 58. Abréviations des espèces : Si = *Syringodium isoetifolium*, Ho = *Halophila ovalis*, Hp = *Halodule pinifolia*.

Nom station	Date d'échantillonnage	Nombre d'échantillons	Coordonnées géographiques (WGS84 UTM 58)				Cap à suivre	Profondeur (m)	Espèces de phanérogames marines	Type de perturbations locales (et niveau de pressions anthropiques présumées)
St-Christophe	26/10/2019	3	Prélèvement point unique		13° 21.762' S	176°13.468' O		1 – 1,5	Si	Îlot isolé (faible)
Lano	12/09/2019	9	Transect 1	Début	13° 15.521'S	176° 09.755'O	240°	1 - 1,5	Si, Hp, Ho	Proximité zone côtière non anthropisée (faible)
				Fin	13° 15.529'S	176° 09.781'O				
			Transect 2	Début	13° 15.549'S	176° 09.760'O	250°			
				Fin	13° 15.553'S	176° 09.788'O				
			Transect 3	Début	13° 15.575'S	176° 09.767'O	260°			
				Fin	13° 15.576'S	176° 09.794'O				
Halalo	10/09/2019	9	Transect 1	Début	13° 21.244'S	176° 13.108'O	270°	1 - 1,5	Si	Rejets eaux usées, prélèvement de sable et pêche récréative (modérée)
				Fin	13° 21.238'S	176° 13.134'O				
			Transect 2	Début	13° 21.228'S	176° 13.160'O	310°			
				Fin	13° 21.206'S	176° 13.180'O				
			Transect 3	Début	13° 21.188'S	176° 13.201'O	330°			
				Fin	13° 21.163'S	176° 13.212'O				
Mata Utu	11/09/2019	9	Transect 1	Début	13° 17.349'S	176° 10.254'O	300°	1 - 1,5	Si	Rejets eaux usées et urbains, circulation maritime (forte)
				Fin	13° 17.331'S	176° 10.274'O				
			Transect 2	Début	13° 17.323'S	176° 10.260'O	300°			
				Fin	13° 17.305'S	176° 10.280'O				
			Transect 3	Début	13° 17.298'S	176° 10.269'O	300°			
				Fin	13° 17.279'S	176° 10.291'O				

9.2.1.2. Selection des paramètres pour l'étude et procédure de collecte des données

Dans le cadre de cette étude exploratoire, 16 paramètres descriptifs de la biochimie et de la physiologie des feuilles de *S. isoetifolium* ont été analysés : les ratios des isotopes stables du carbone ($\delta^{13}C$) et de l'azote ($\delta^{15}N$), l'azote (N), le carbone (C), le ratio C/N, le phosphore (P), le cuivre (Cu), le plomb (Pb), le fer (Fe), le nickel (Ni), le zinc (Zn), le chrome (Cr), le manganèse (Mn), le cadmium (Cd), l'arsenic (As) et le mercure (Hg). La collecte des échantillons a été réalisée par le STE en septembre 2019 à l'occasion du troisième suivi des herbiers de l'île selon la méthode présentée au **Chapitre 4**. Une cinquantaine de plants a été prélevée en début, milieu et fin de chaque transect (soit neuf lots de plants par station, excepté pour la station de Saint-Christophe ou ce nombre de lot est de trois). Ce nombre a été estimé afin de recueillir une biomasse sèche suffisante (200 mg) pour mener à bien les analyses ICP-MS et EA-IRMS (**Chapitre 4**).

Les tests statistiques réalisés sont également présentés au **Chapitre 4**. En parallèle de ces collectes, d'autres paramètres (p. ex. hauteur de canopée, recouvrement des phanérogames marines et des macroalgues, abondance et diversité de la faune benthique) ont aussi été relevés par le STE (Job et al., *in* prep).

9.2.2. Résultats

Les éléments mesurés sont présentés dans la Figure 122. Les valeurs en $\delta^{13}C$ et $\delta^{15}N$ dans les feuilles de *S. isoetifolium* sont respectivement comprises entre -6,62 et -3,63 ‰, et, 0,36 et 3,89 ‰. Les valeurs en $\delta^{15}N$ de Lano (1,26 ± 0,41 ‰), Halalo (2,16 ± 0,37 ‰) et Mata Utu (2,97 ± 0,42 ‰) sont significativement différentes (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 122A, Figure 122B). Les valeurs en $\delta^{15}N$ dans les feuilles des herbiers de l'îlot Saint-Christophe (1,76 ± 0,35 ‰) sont médianes aux valeurs observées à Lano et Halalo (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 122B). Les valeurs les plus faibles en azote sont observées à l'îlot Saint-Christophe (0,90 ± 0,02 %) et les plus élevées à Lano (1,13 ± 0,14 %), les valeurs de ces deux stations étant significativement différentes (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 122C). Les ratios C/N sont compris entre 18,7 et 28 (Figure 122D). Les gammes des valeurs obtenues pour les micronutriments sont les suivantes : manganèse (de 2,09 à 15,61 $\mu g.g^{-1}$), fer (de 141,84 à 613,67 $\mu g.g^{-1}$), zinc (de 0,51 à 3, 68 $\mu g.g^{-1}$), nickel (de 0,17 à 0,73 $\mu g.g^{-1}$). Les gammes de valeurs pour les éléments toxiques se déclinent comme suit : chrome (de 0,04 à 0,3 $\mu g.g^{-1}$), cadmium (de 0,002 à 0,031 $\mu g.g^{-1}$), plomb (de 0,01 à 0,44 $\mu g.g^{-1}$) et arsenic (de 0,09 à 0,42 $\mu g.g^{-1}$) (Figure 122E à N). Il n'y a aucune différence significative entre

les stations concernant les valeurs en cuivre (ANOVA, $p > 0,05$) comprises entre 11,34 et 50,66 $\mu g.g^{-1}$.

Les concentrations en mercure sont inférieures aux seuils de détection fixés à 0,01 $\mu g.g^{-1}$.

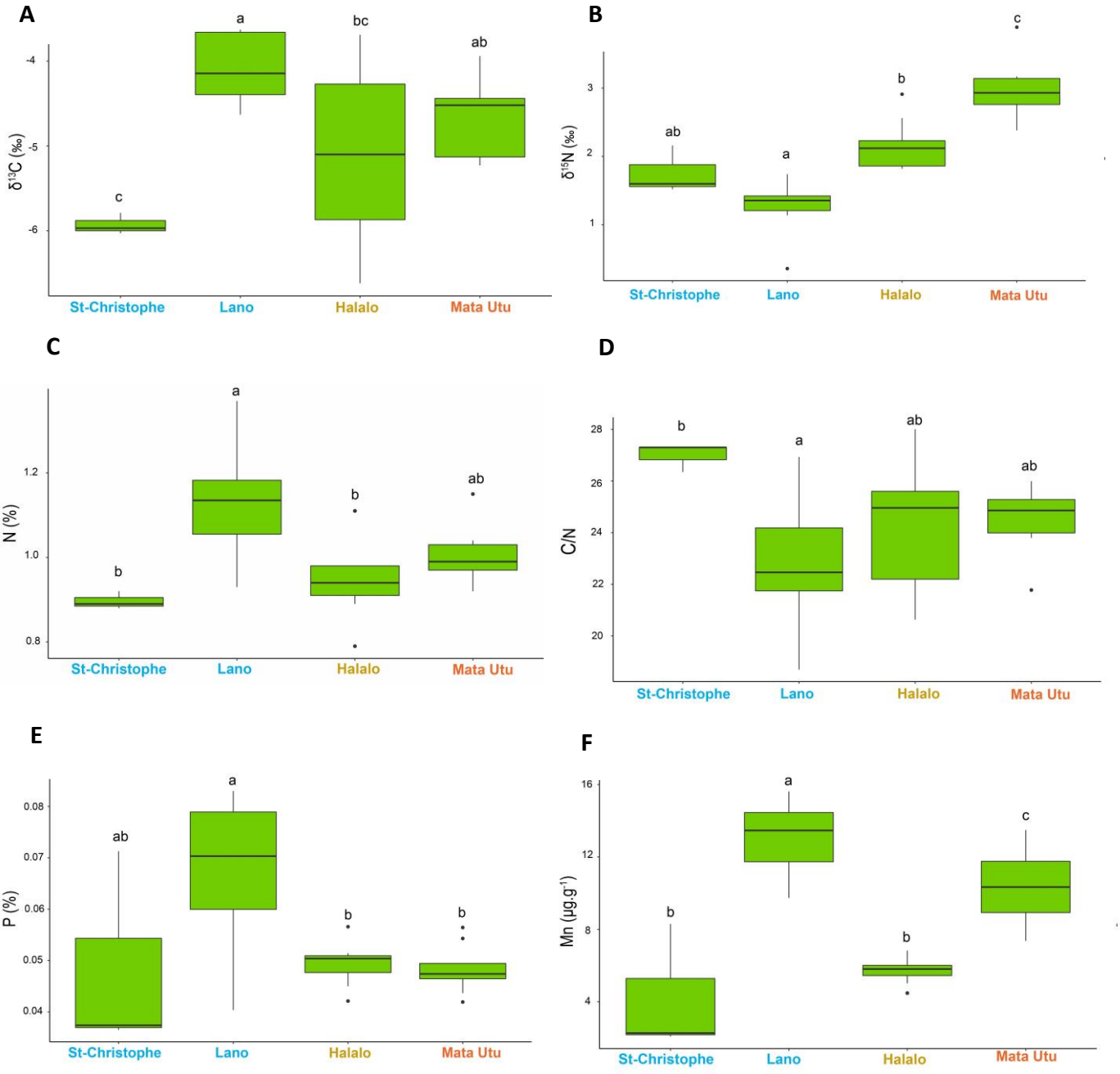


Figure 122. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles de *Syringodium isoetifolium*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

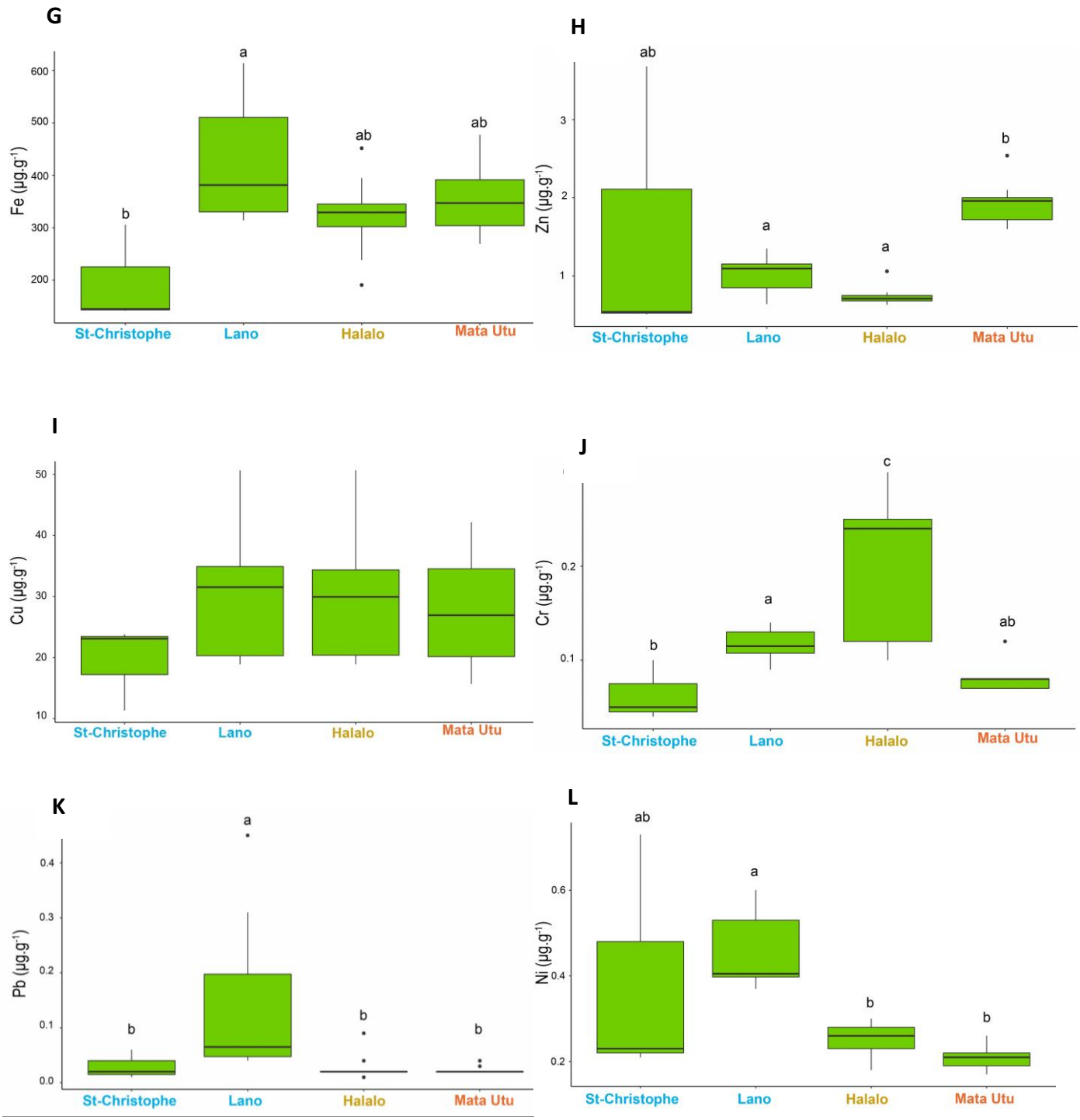


Figure 122 (suite). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles de *Syringodium isoetifolium*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

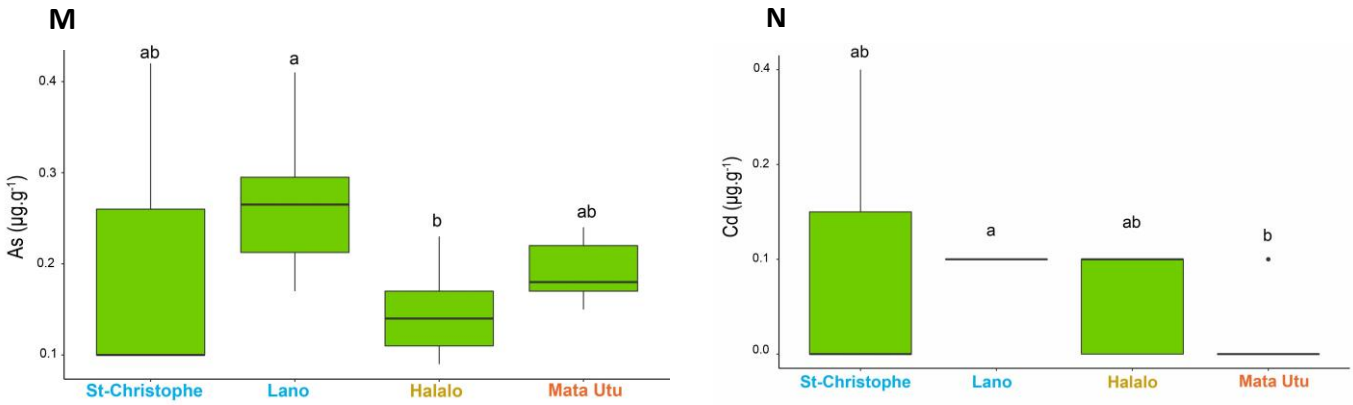


Figure 122 (fin). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K), du plomb (L), de l'arsenic (M) et du cadmium (N) dans les feuilles de *Syringodium isoetifolium*. Les stations sont classées selon le degré de pressions anthropiques présumées (faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)). Les lettres en minuscules sur les graphiques indiquent des différences significatives ($P < 0,05$) entre les stations au sein des feuilles et des rhizomes.

De manière similaire à l'étude menée en Nouvelle-Calédonie (§ 9.2.2.) et sur les deux régions pilotes (Antilles et Mayotte, **Chapitre 8**), une ACP a été appliquée aux 14 paramètres présentant des différences significatives entre les stations (le cuivre et le mercure étant exclus, ANOVA, $p > 0,05$) afin de combiner les valeurs en un seul indice (Figure 123, Tableau 48). Cette analyse révèle des variations spatiales significatives entre les stations. Les deux premières composantes de l'ACP, expliquent 55 % (composante I) et 27,3 % (composante II) de la variabilité totale.

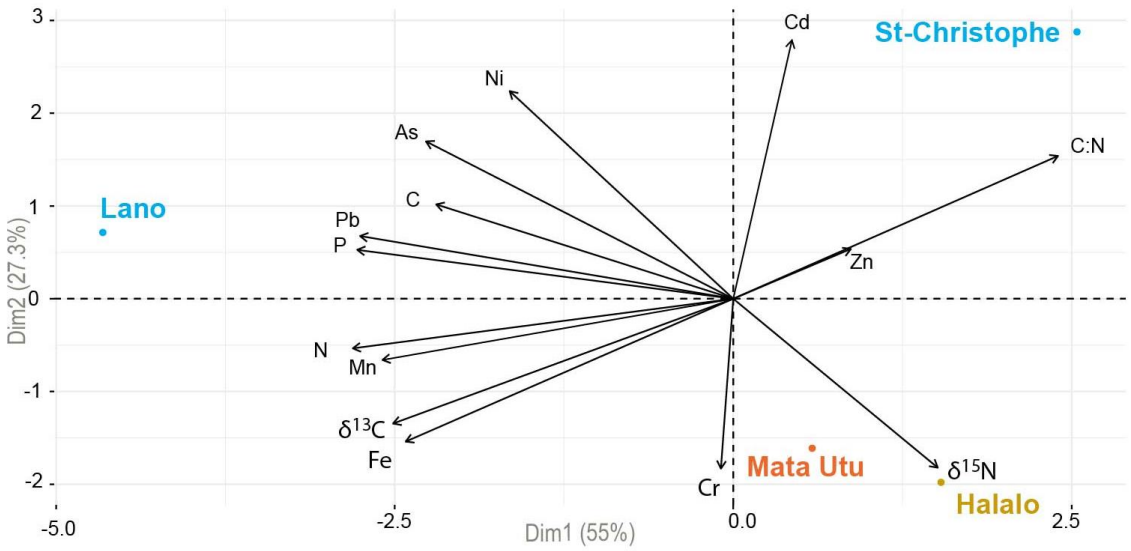


Figure 123. Diagramme Biplot, combinant le tracé d'ordination des sites d'échantillonnage (les différentes couleurs correspondent à la classification initiale des stations (pressions anthropiques présumées : faibles (bleu), modérées (jaune) et élevées (rouge)) et les contributions des 14 paramètres sélectionnés.

Tableau 48. Corrélation des paramètres des paramètres physiologiques analysés dans les feuilles (F) de *Syringodium isoetifolium* (Si).

Paramètres	Composante I	Composante II
δ^{15}N F Si	0,52	-0,63
N F Si	-0,98	-0,19
δ^{13}C Si	-0,87	-0,47
C F Si	-0,76	0,35
C/N F Si	0,83	0,54
P F Si	-0,97	0,18
Cr F Si	-0,03	-0,64
Mn F Si	-0,90	-0,23
Fe F Si	-0,84	-0,53
Ni F Si	-0,57	0,78
Zn F Si	0,30	0,19
As F Si	-0,79	0,59
Cd F Si	0,15	0,97
Pb F Si	-0,96	0,24

9.2.3. Discussion

Ces analyses physiologiques et biochimiques réalisées pour la première fois sur les feuilles de *Syringodium isoetifolium* des herbiers de Wallis situés en milieux contrastés apportent des éléments nouveaux sur les conditions environnementales de l'écosystème lagonaire. Les valeurs en δ^{15}N sont en adéquation avec les données disponibles dans la littérature : comprises entre -0,56 et 4,71 ‰ (Christiaen et al., 2014 ; Cuvillier 2016). L'augmentation de la signature en δ^{15}N le long du gradient d'anthropisation, représenté par les stations de Lano (pressions anthropiques présumées faibles), Halalo (pressions anthropiques présumées modérées) et Mata Utu (pressions anthropiques présumées importantes), est significative (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 122B). Comme discuté dans le point précédent (§ 9.2.3.2.) et dans les **Chapitres 5** et **6**, le δ^{15}N mesuré dans les feuilles des herbiers est un indicateur des sources locales d'azote inorganique dissous (Fourqurean et al., 1997 ; Yamamuro et al., 2003). On peut ainsi supposer que l'augmentation de la charge des rejets urbains (eaux usées et ou industrielles) et/ou agricoles (p.ex. élevage porcin) le long de ce gradient anthropique est à l'origine de ces tendances (Udy et al., 1999 ; Fourqurean et al., 1997 ; Schubert et al., 2013 ; Jones et al., 2018). De la même manière, la valeur moyenne en δ^{15}N mesurée à l'îlot Saint-Christophe, intermédiaire aux valeurs observées sur Halalo et Lano, pourrait s'expliquer par la situation géographique de l'îlot, situé au large d'Halalo, éloigné des influences anthropiques directes tout comme Lano (Tableau 47, Figure 121).

Les valeurs en azote et phosphore des feuilles *de S. isoetifolium* prélevées à Wallis varient respectivement entre 0,79 et 1,37 %, et, entre 0,04 et 0,08 %. Ces valeurs sont en concordance avec la gamme des valeurs référencées dans la littérature, bien que limitée pour cette espèce (Duarte, 1990 ; Vonk et al., 2018). En effet, les seules informations disponibles concernent des herbiers subtidaux Indonésiens présentant des gammes de valeurs en azote allant de 1,46 à 2,25 %, et, de 0,002 à 1,41 % en phosphore (revue dans Vonk et al., 2018). Néanmoins, les résultats obtenus à Wallis semblent traduire des conditions limitées des phanérogames marines pour ces nutriments ; les valeurs étant inférieures aux seuils généraux de limitation établis à 1,8 % pour l'azote et à 0,2 % pour le phosphore selon Duarte (1990). Du fait de ces conditions potentiellement oligothrophes, on peut supposer qu'une augmentation de ces nutriments dans la colonne d'eau se traduirait par leur absorption accrue par les plantes et une teneur plus importante dans les tissus. A l'échelle des quatre stations étudiées, Lano se distingue par des valeurs en nutriments significativement plus élevées (ANOVA, $p < 0,01$, Figure 122C, Figure 122E) et de manière concomitante par une charge d'épibiose importante (Job et al., 2014 ; Figure 124), traduisant un niveau d'eutrophisation plus important sur cette zone, pourtant préidentifiée comme faiblement anthropisée.

Figure 124. A et B : Illustrations de la charge en épibioses sur les feuilles des herbiers de Lano (Crédit photo : S. Job, 2014).

La zone d'herbiers échantillonnée à Lano étant située dans une partie étroite du lagon, sans passe, est possiblement plus confinée que les autres secteurs étudiés ce qui pourrait expliquer cette charge plus importante des éléments étudiés. La présence d'habitations en zone littorale fait que Lano n'est sans doute pas exempt d'influences anthropiques. Néanmoins, considérant la faible signature isotopique azotée mesurée dans les feuilles des herbiers de Lano (1,26 ± 0,41 ‰, la plus faible des quatre stations) ; l'hypothèse que les conditions d'enrichissement observées soit d'origine(s) naturelle(s) pourrait

également s'avérer plausible. Il serait ainsi intéressant de croiser les résultats des éléments ici mesurés, d'une part avec des données satellitaires à fines échelles de chlorophylle-a des eaux de surface afin d'évaluer leur enrichissement, et d'autre part, avec des informations sur la géologie de l'île, Lano étant situé à proximité d'une zone de tuf volcanique (Comte, 2012).

Les résultats de l'ACP fournissent une première classification des sites étudiés basée sur les teneurs des différents éléments au sein des feuilles de *S. isoetifolium*. A l'échelle de ces quatre stations, Lano apparaît comme la plus enrichie pour la majorité des éléments étudiés (Figure 123). Si leurs concentrations dans les tissus des herbiers tend à augmenter en réponse à des concentrations environnementales plus élevées de ces éléments dans la colonne d'eau (Prange et Dennison, 2000 ; Govers et al., 2014 ; Bonanno et Raccuia, 2018), il convient de noter que les macronutriments (azote et phosphore) et la majorité des micronutriments (fer, manganèse, zinc, cuivre et nickel) ont des fonctions nécessaires pour le métabolisme et la physiologie des plantes (Marschner, 2011 ; Vonk et al., 2018). Ce n'est pas le cas des éléments toxiques (chrome, plomb, cadmium et arsenic), dont la présence dans les tissus peut révéler une influence anthropique (Stanković et al., 2015 ; Baldantoni et al., 2018 ; Vonk et al., 2018). En dehors des apports atmosphériques diffus, sources notables d'introduction de ces éléments toxiques dans le milieu marin, leur présence à des concentrations élevées (seuils, dépendant des espèces et du compartiment de la plantes), peut être signe de l'influence proche d'activités agricoles et/ou industrielles. Ces éléments mettent ainsi davantage en évidence le degré de pollution d'une région, que les micro ou macronutriments (Baldantoni et al., 2018). Ainsi, comme évoqué au § 9.2.3.2., la présence du chrome (Figure 122K) dans les tissus des phanérogames marines, et ici de *S. isoetifolium* et particulièrement sur la station de Mata Utu, peut résulter de l'utilisation ou du dépôt en zone littorale de composés incluant cet élément tel que certaines peintures ou produit lustrant et anticorrosion (Berto et al., 2012). Leur accumulation dans les tissus des phanérogames marines peut s'avérer nocive pour l'ensemble des organismes marins supérieurs par accumulation au sein des réseaux trophiques (Prange et Dennison, 2000 ; Lin et al., 2016).

Au regard de la contribution des différents éléments et du positionnement des stations sur l'ACP (Figure 123), on peut émettre l'hypothèse que l'axe 1 reflète des phénomènes d'enrichissements naturels et/ou anthropiques sur Lano (p.ex. azote, phosphore), l'axe 2 étant uniquement influencé par des sources anthropiques (Cr, $\delta^{15}N$). Afin de vérifier cette hypothèse, il serait pertinent d'étendre ces analyses aux rhizomes que l'on sait accumulateurs, également collectés lors de cette étude. Enfin, il serait intéressant d'analyser ces données de manière conjointe avec les paramètres morphologiques, structuraux et paysagers relevés à l'échelle des stations de Lano, Halalo et Mata Utu, suivies par le STE. Les données de longueur des feuilles permettraient d'investiguer divers facteurs potentiellement utiles

à l'interprétation de ces résultats. Par exemple, la hauteur de canopée peut être, d'une part conditionnée par l'âge des plants et la dynamique de l'herbier, des plants plus petits pouvant être plus jeunes et donc plus riches en nutriments et éléments essentiels (Alcoverro et al., 2001 ; Alcoverro et Mariani, 2002 ; Bjorndal, 1980). D'autre part, ce paramètre peut varier en fonction de la pression de broutage exercée par certains megaherbivores, tels que la tortue verte (Bjorndal, 1980 ; Aragones et al., 2006 ; Moran et Bjorndal, 2007). Enfin, l'analyse de la diversité spécifique (présence d'espèces pionnières et opportunistes sur le site de Lano) et de l'abondance en macroalgues, pourraient fournir des éléments utiles à l'interprétation des résultats de ces analyses. De manière générale il conviendra de mieux caractériser les pressions environnantes anthropiques et naturelles pour aider à l'interprétation de ces résultats, informations jusqu'à présent peu disponibles à l'échelle du territoire. Malgré ces manques et incertitudes sur l'origine des pressions et notamment de la charge en nutriments observée à Lano, il semblerait pertinent de réviser le gradient des conditions environnementales utilisé pour le suivi des herbiers de Wallis.

9.2.4. Conclusion et perspectives

Cette étude a permis de tester localement la faisabilité de mise en œuvre d'un protocole de collecte et de préparation des échantillons pour les analyses physiologiques et biochimiques. Le STE de Wallis dispose des moyens humains et techniques (laboratoire avec une étuve) pour la réalisation ponctuelle de ce genre d'étude. Ces analyses physiologiques, réalisées sur les feuilles de *S. isoetifolium* d'herbiers situés en milieux contrastés, fournissent des informations nouvelles pour la compréhension de l'état et de l'influence anthropique des herbiers wallisiens. Les résultats obtenus permettent d'apporter des données de références sur les paramètres physiologiques étudiés, jusqu'alors inexistantes pour ce secteur. Ces analyses, notamment celles du $\delta^{15}N$ et du chrome semblent potentiellement révélatrices de l'influence anthropique sur le lagon. Il conviendrait de caractériser davantage les conditions environnementales et d'évaluer la réponse des paramètres aux différents facteurs d'enrichissements en nutriments (naturels et anthropiques) et éléments toxiques. Le gradient des conditions environnementales pourrait être étendu par la prise en compte de sites situés sur la côte ouest de l'île, très peu peuplée avec un lagon ouvert couplé à des zones plus proches des sources de rejets (port de Mata Utu) ; ces derniers pouvant être rapidement dilués sous l'effet de l'hydrodynamisme des marées recyclant l'eau du lagon. Ceci permettrait notamment de mieux comprendre la situation particulière des herbiers de Lano. Ces résultats soulèvent par ailleurs la question du positionnement de la station dite de « référence » pour le suivi de l'état de santé de ces herbiers. Lano, station de référence, considérée par le STE comme non anthropisée du fait de la faible présence humaine sur cette frange

littorale, est la plus enrichie des stations au regard des analyses réalisées. L'origine de cet enrichissement est inconnue. Il conviendrait de disposer d'information sur la géologie de l'île ainsi que sur la courantologie, cette zone du lagon étant étroite et fermée. On peut supposer que cet enrichissement influence la structure de l'herbier, compartiment de l'écosystème faisant l'objet du suivi des herbiers. La recherche d'une nouvelle station de référence pourrait apporter un complément utile pour la compréhension du statut de ces herbiers et contribuer à une meilleure évaluation de leur état dans un contexte d'anthropisation.

Ainsi, l'utilisation de *S. isoetifolium* comme bioindicateur des rejets urbains, portuaires et agricoles (p. ex. élevage porcin) dans le milieu pourrait s'avérer prometteur, notamment au regard des réponses de l'espèce sœur Caribéenne *S. filiforme* (**Chapitre 5**). Comme présenté dans les **Chapitres 3**, **5**, **6** et **7**, les indicateurs ici testés peuvent ainsi constituer des outils de diagnostic performants pour informer rapidement sur les changements d'état (dégradation ou amélioration), mesures utiles dans le cadre de la surveillance de l'état de santé des herbiers, de l'évaluation des impacts et de l'évaluation de l'efficacité mesures de gestion (Figure 95, **Chapitre 7**). L'utilisation à Wallis de ces bioindicateurs permettrait, d'une part, d'apporter des éléments probants utiles à la gestion des herbiers, soumis aux effluents (urbains, domestiques et agricoles), et d'autre part, de sensibiliser la population locale qui fréquente cet écosystème, notamment pour la pêche récréative.

9.3. Perspectives générales pour l'utilisation de ces outils méthodologiques dans les territoires du Pacifique sud

Ce travail constitue une première étape vers l'optimisation des outils de suivi et d'évaluation de l'état de santé et de l'environnement des herbiers à l'échelle des territoires ultramarins français du Pacifique sud, notamment sur les perspectives d'utilisation des herbiers pour la bioindication. De manière générale, à l'échelle des huit stations étudiées, les paramètres physiologiques, notamment le $\delta^{15}N$ et le chrome, semblent répondre aux influences anthropiques, qu'il conviendrait de mieux caractériser. Bien que situés au sein du même océan, les herbiers de Nouvelle-Calédonie et de Wallis diffèrent par plusieurs aspects (Figure 125). Ainsi, les trois espèces étudiées à l'échelle de ces deux territoires (*T. hemprichii*, *C. serrulata* et *S. isoetifolium*) semblent, à ce stade, d'utilisation prometteuse pour leur capacité de bioindication. La gestion environnementale et les enjeux de préservation à l'échelle de ces territoires y sont spécifiques, et les espèces différentes qu'ils abritent rendent complexe le développement d'un indicateur unique. Néanmoins ceci ne constitue pas un frein à une

d'harmonisation aux échelles régionale et nationale, celles-ci pouvant se faire selon un protocole harmonisé selon des méthodes communes, mais des paramètres adaptés.

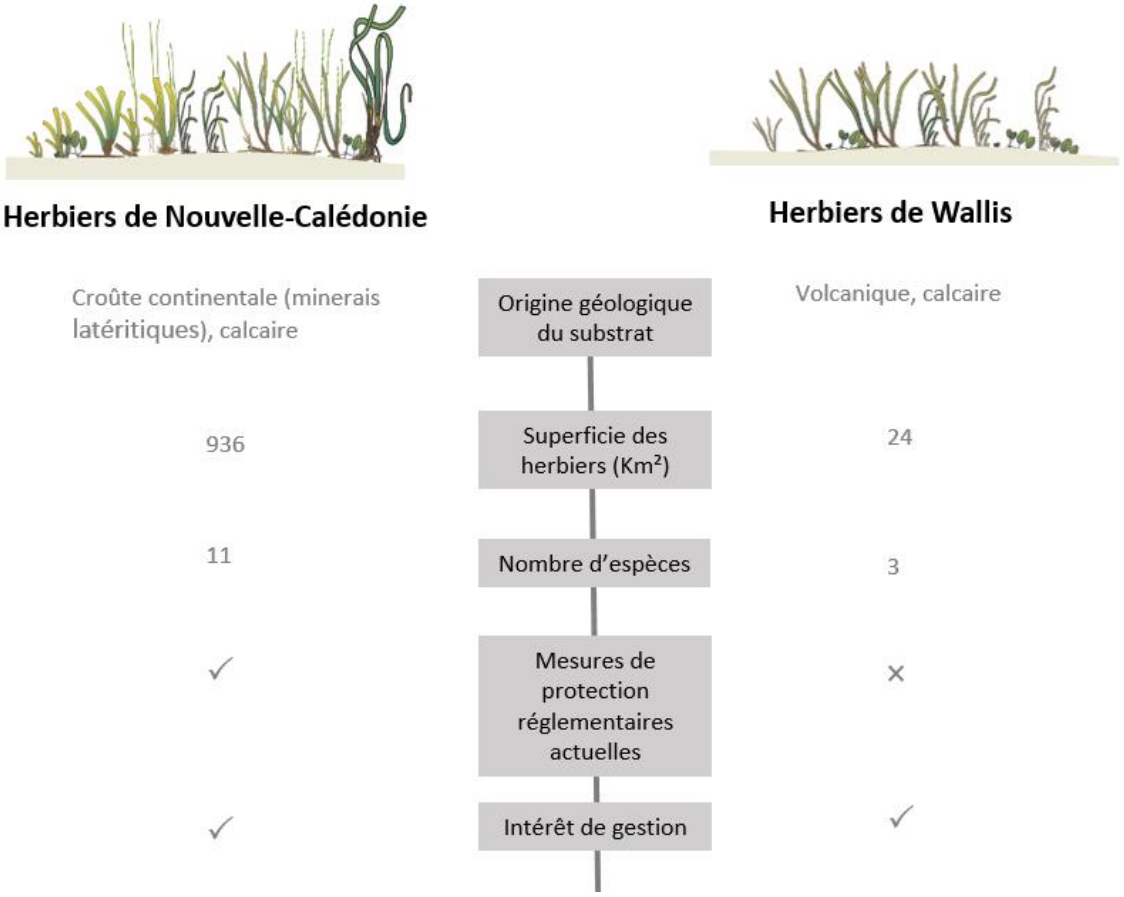


Figure 125. Synthèse des caractéristiques et enjeux de gestion des herbiers de Nouvelle-Calédonie et de Wallis.

Discussion générale et perspectives

- **Bilan de ce travail de thèse et principaux résultats**

Synthèse des objectifs des différents chapitres

Cette étude doctorale s'est structurée autour de cinq principaux objectifs, rappelés ci-dessous.

1) Apporter une information synthétique et actualisée sur les caractéristiques des herbiers ultramarins français ;
2) Etudier les réponses des herbiers, de la physiologie à l'écosystème ;
3) Déterminer les paramètres les plus pertinents pour répondre aux objectifs de gestion et de rapportage des différentes politiques publiques en évaluant notamment la pertinence des herbiers pour la bioindication ;
4) Développer des premières bases d'indicateurs écologiques intégrés pour les Antilles et Mayotte ;
5) Réaliser une première évaluation de l'état écologique des herbiers étudiés

La première partie fut l'occasion de faire une description de l'écosystème formé par les herbiers marins et de synthétiser les connaissances et les enjeux de conservation de ces habitats à l'échelle des territoires ultramarins français.

Le **Chapitre 1**, a permis de caractériser l'écosystème formé par les herbiers marins à travers l'ensemble de ses composantes. Il décrit brièvement l'histoire évolutive des phanérogames marines, seules plantes à fleurs adaptées aux contraintes du milieu marin. Les stigmates de cette évolution se traduisent par une anatomie et des besoins physiologiques particuliers. Certains genres se caractérisent par une plasticité importante générant des difficultés de classification (p. ex. *Halodule*, *Halophila*). Ce premier chapitre a également permis de décrire leurs rôles et leurs fonctions écologiques essentiels, notamment dans les zones côtières qui les abritent. Le **Chapitre 2** a permis de synthétiser les connaissances et les principaux enjeux de conservation des herbiers marins à l'échelle des territoires ultramarins français. Dans ce cadre, la mise à jour des connaissances a apporté une information récente sur les espèces et les superficies des herbiers par territoire. Il en ressort que les herbiers marins sont toujours moins étudiés et moins pris en compte dans les politiques de préservation que d'autres écosystèmes tropicaux (p. ex. récifs coralliens et mangroves), ce qui rejoint les conclusions des analyses globales antérieures (Orth et al., 2006a ; Duarte et al., 2008). L'analyse intégrée des menaces pesant sur cet écosystème au regard des mesures de protection a également permis de faire ressortir les enjeux et les besoins de conservation.

Après la description du milieu, la seconde partie du manuscrit a présenté les expérimentations *in situ* conduites dans les deux régions pilotes d'outre-mer (Antilles et Mayotte) pour étudier les relations

entre les pressions anthropiques et l'état de l'écosystème, étape clé dans la démarche de développement d'outils de suivi. Le **Chapitre 3** a posé le cadre théorique des réponses biologiques des herbiers aux pressions les plus communes auxquelles ils sont soumis, par une analyse des informations disponibles dans la littérature. Sur cette base, différents paramètres ont été sélectionnés, puis testés selon les modalités méthodologiques présentées dans le **Chapitre 4**, ceci afin d'étudier leurs réponses le long de gradient de pressions anthropiques. Le **Chapitre 5** et l'Annexe 5 exposent les résultats obtenus à partir des expérimentations menées à l'échelle des Antilles françaises. La description intégrée de ces herbiers a permis de mieux comprendre leur fonctionnement selon les conditions environnementales et de présélectionner les paramètres d'intérêts pour les suivis écologiques et la construction des indicateurs.

Les résultats des expérimentations menées à Mayotte, selon le même protocole, sont présentés dans le **Chapitre 6**. L'étude a permis de caractériser les herbiers intertidaux mahorais sous influences multiples (naturelles et anthropiques) et d'apporter des éléments décisifs sur le choix et la priorisation des paramètres à retenir pour les suivis en cours de mise en œuvre localement ainsi que pour la construction des indicateurs.

Ces deux derniers chapitres apportent, par ailleurs, de nouvelles connaissances sur différents compartiments biologiques (physiologie, individu, population et communautés associées) des herbiers de ces territoires.

La troisième partie du manuscrit ouvre sur des perspectives opérationnelles de développement d'indicateurs sur la base des résultats acquis dans la deuxième partie. Elle débute au **Chapitre 7** par une étude de synthèse des indicateurs disponibles pour l'évaluation du statut des herbiers dans des contextes de gestion variés. Dans le **Chapitre 8**, une sélection de paramètres pour le suivi des herbiers des Antilles françaises et de Mayotte a été proposée et discutée. Elle a permis de proposer une première classification des herbiers, selon leur état défini à partir d'indicateurs multimétriques préliminaires. Au **Chapitre 9**, les outils de bioindication en cours de développement proposés à partir de l'étude des herbiers des Antilles ont été testés en Nouvelle-Calédonie et à Wallis. Les résultats obtenus sont prometteurs pour le développement d'indicateurs dans ces territoires. Cette troisième partie a ainsi permis d'apporter des informations clés pour l'évaluation de l'état des herbiers tropicaux, thématique jusque-là peu explorée à l'échelle des territoires ultramarins.

Réponse des herbiers marins aux pressions environnementales

Les herbiers subissent des pressions diverses, comme cela a pu être illustré dans les **Chapitres 3**, **5** et **6**. L'effet de ces pressions sur le milieu peut se mesurer selon différents critères et paramètres indicateurs (**Chapitres 3**, **5**, **6** et **7**). La compréhension des mécanismes de réponse (p. ex. sensibilité ou valence (degré plus ou moins marqué de réponse à la ou à des pression(s)), spécificité (capacité à répondre plus ou moins spécifiquement à une pression) et temps de réponse) est nécessaire pour sélectionner et mettre en œuvre les outils de suivi des herbiers et interpréter correctement les résultats obtenus (**Chapitre 8**, voir plus loin). En effet, certains indicateurs ont des réponses très génériques, tandis que d'autres sont spécifiques d'une pression particulière (Roca et al., 2016 ; **Chapitres 3** et **8** ; Annexe 5). Ces derniers sont notamment très utiles dans un contexte de bioindication, visant à identifier les sources de pressions. Le temps de réponse, la sensibilité et la spécificité de réponse de ces paramètres se traduisent à des pas de temps variables selon le niveau d'organisation biologique de l'écosystème et la taille de la plante (Martínez-Crego et al., 2008 ; McMahon et al., 2013 ; Roca et al., 2016 ; **Chapitres 3**, **5** et **8** ; Annexe 5). Ainsi en analysant de manière globale les données issues de la littérature (**Chapitre 3**) et d'un nombre élevé de sites situés en conditions environnementales contrastées (**Chapitres**, **5**, **6** et **9**), nous avons pu identifier les paramètres de bioindication les plus pertinents pour le suivi et l'évaluation générique de l'état des herbiers (**Chapitre 8**).

Si les expérimentations en milieu contrôlé sont adaptées à l'étude des modalités de réponse des paramètres aux différentes pressions de manière indépendantes (p. ex. temps de réponse, sensibilité, seuil de toxicité : Prange et Dennison, 2000 ; Govers et al., 2014a, Roca et al., 2016), le travail *in situ* en milieu ouvert est préférable dans une optique d'application opérationnelle des indicateurs. Ceci permet d'évaluer localement leur pertinence en les testant en amont dans des situations contrastées (Hering et al., 2006 ; Marbà et al., 2013). En effet, le(s) impact(s), ou leurs résultantes peuvent se traduire de manière complexe (Hughes et al., 2013 ; Soria et al., 2020 ; **Chapitre 3**). L'intérêt de cette démarche, ici appliquée sur une vingtaine de stations dans chacune des deux principales régions pilotes (**Chapitres 5** et **6**), est ainsi démontré. En effet, le long d'un gradient de pressions anthropiques, certains paramètres peuvent ne pas répondre de la manière attendue (**Chapitre 3**), comme l'illustrent les résultats de la concentration en nutriments obtenus dans les tissus de *Thalassia hemprichii* à Mayotte (**Chapitre 6**). De plus, cet effort d'échantillonnage permet de prendre en compte la réalité du terrain dans la collecte de ces paramètres, en considérant notamment le type d'herbier et les conditions environnementales locales.

En effet, certains paramètres tels que le $\delta^{15}N$ révèlent des réponses très diverses, en reflet de la diversité des sources d'azote inorganique dans le milieu (Fourqurean et al., 1997 ; Udy et al., 1999 ;

Yamamuro et al., 2003). Lorsqu'à fine échelle spatiale ces sources se mélangent, peut-on conclure qu'il en résulterait une valeur moyennée dans les tissus des phanérogames marines ? Les données de la littérature, sont peu explicites sur ces aspects.

L'évaluation des gammes de valeurs des paramètres selon les espèces et les régions (p. ex. paramètres physiologiques présentés sur la Figure 126) est essentielle pour le choix et l'interprétation de ces descripteurs. Ceci est également clé pour définir les seuils de changement d'état et pour identifier les sites de référence (voir plus loin). Les résultats des analyses de nutriments révèlent notamment que les herbiers des Antilles sont majoritairement limités en azote et en phosphore alors qu'à Mayotte, la situation est inverse (**Chapitres 5** et **6** ; Figure 126). Néanmoins, ces seuils de limitation selon les conclusions des travaux de Duarte (1990) sont basés sur des données anciennes et ne prennent pas correctement en considération les différences interspécifiques.

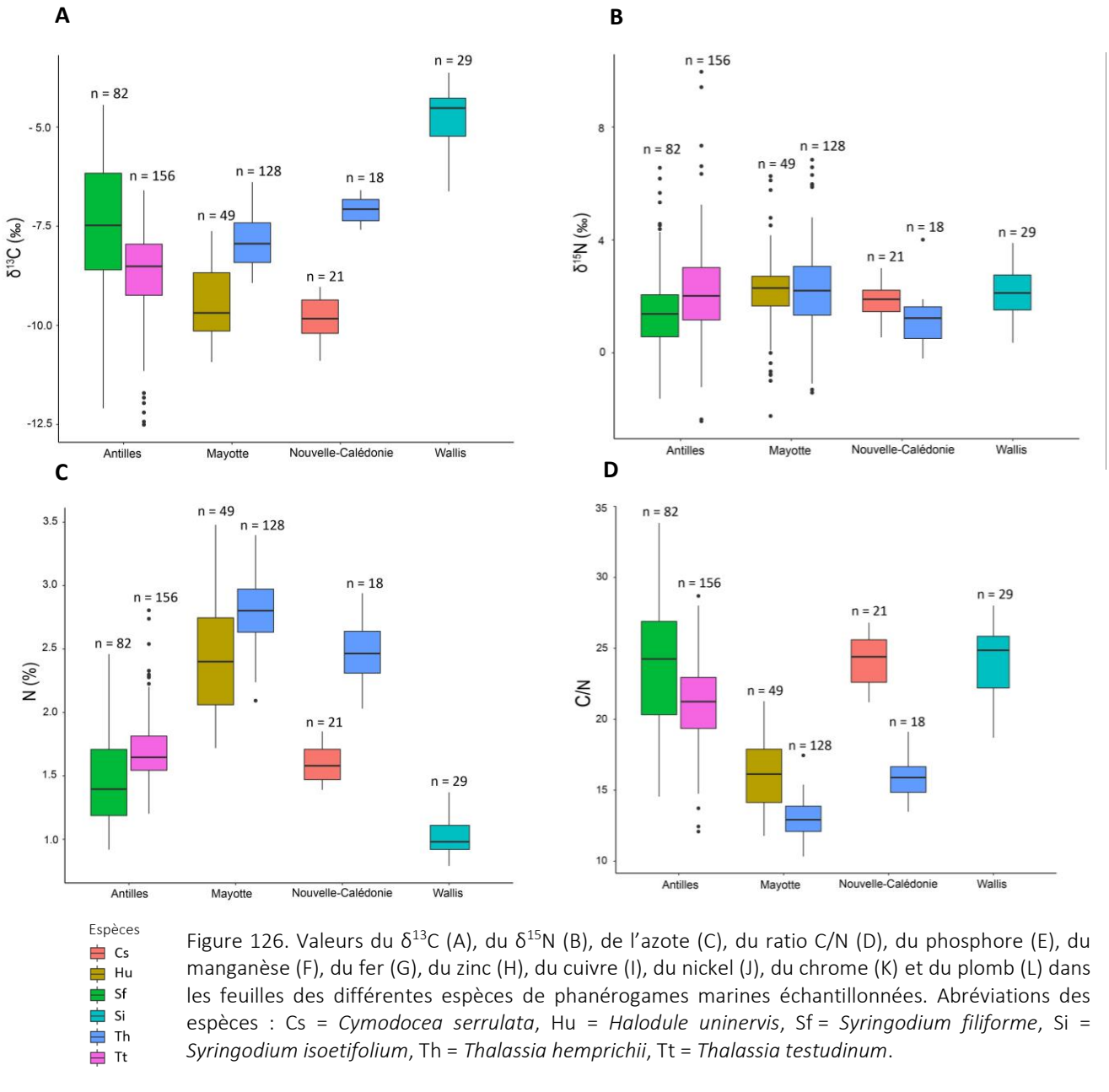


Figure 126. Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), du $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K) et du plomb (L) dans les feuilles des différentes espèces de phanérogames marines échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Hu = *Halodule uninervis*, Sf = *Syringodium filiforme*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Th = *Thalassia hemprichii*, Tt = *Thalassia testudinum*.

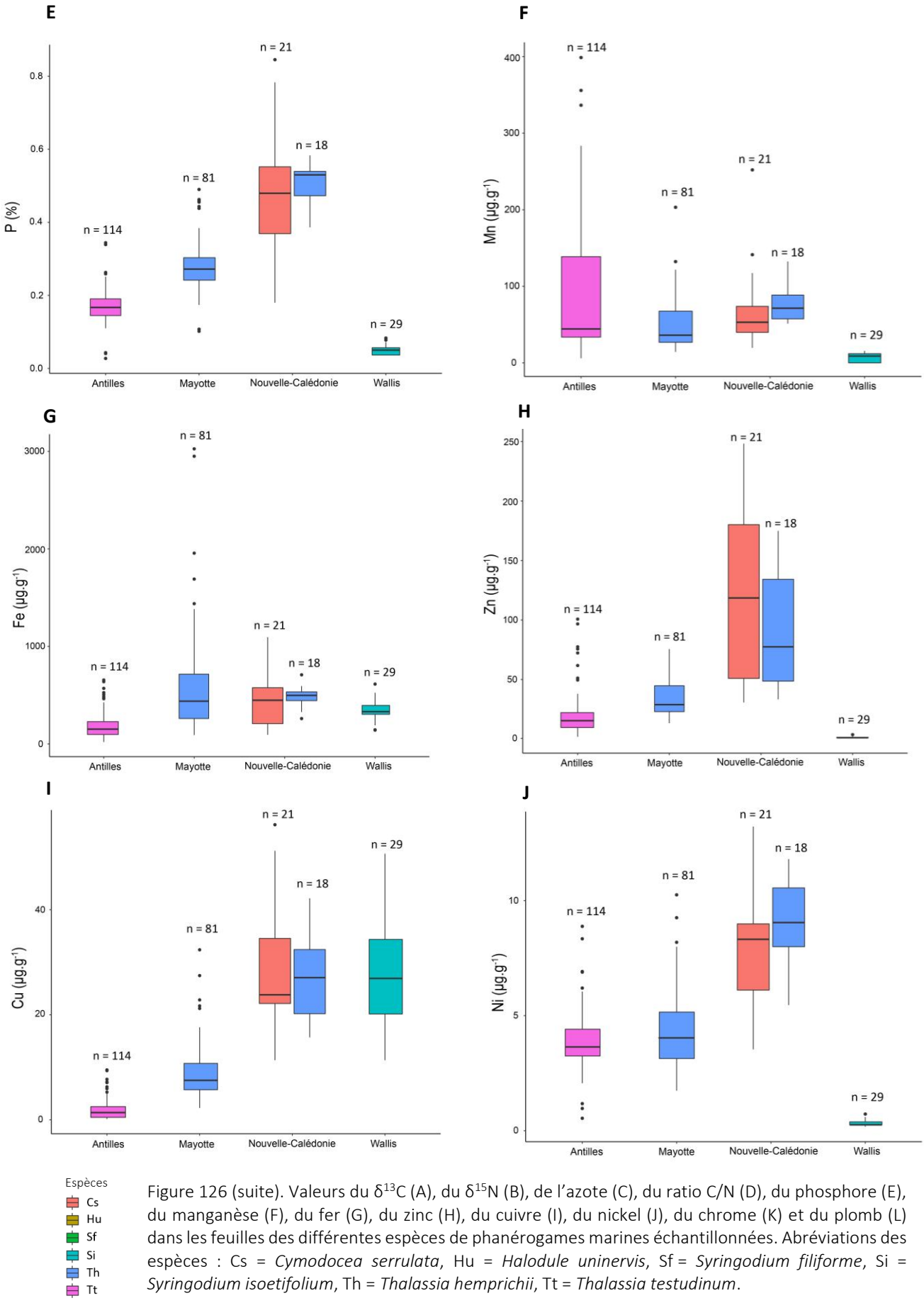


Figure 126 (suite). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), du $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K) et du plomb (L) dans les feuilles des différentes espèces de phanérogames marines échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Hu = *Halodule uninervis*, Sf = *Syringodium filiforme*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Th = *Thalassia hemprichii*, Tt = *Thalassia testudinum*.

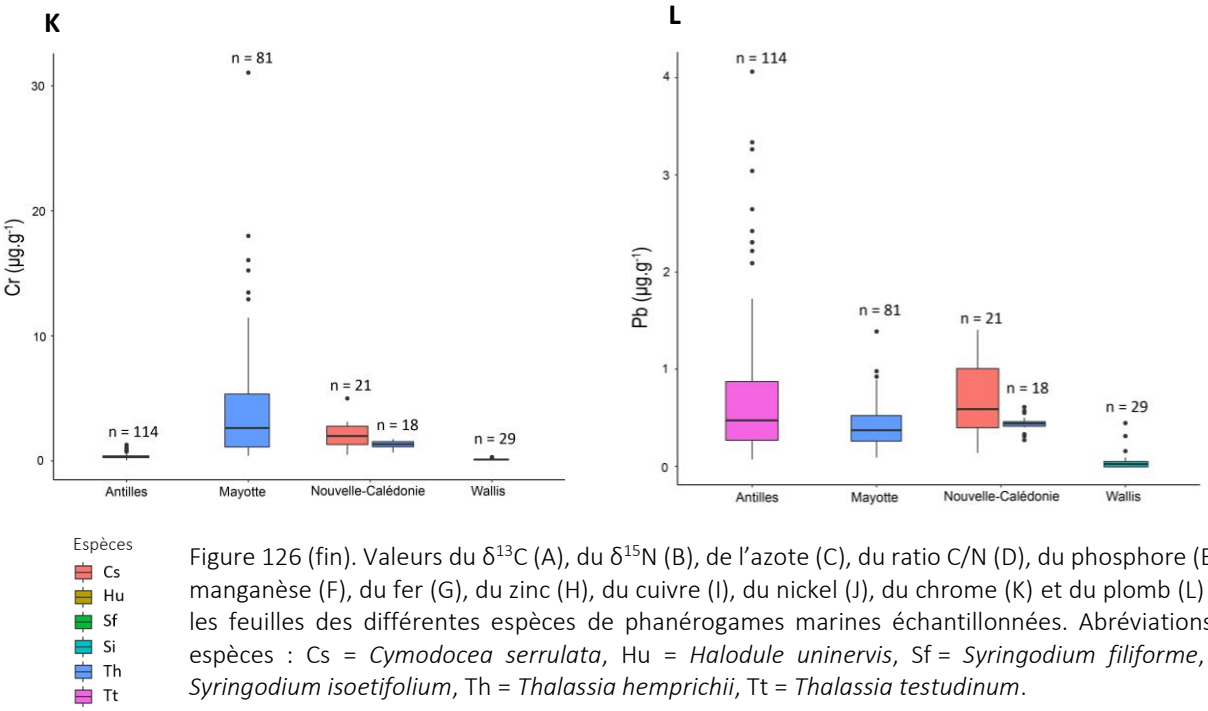


Figure 126 (fin). Valeurs du $\delta^{13}C$ (A), du $\delta^{15}N$ (B), de l'azote (C), du ratio C/N (D), du phosphore (E), du manganèse (F), du fer (G), du zinc (H), du cuivre (I), du nickel (J), du chrome (K) et du plomb (L) dans les feuilles des différentes espèces de phanérogames marines échantillonnées. Abréviations des espèces : Cs = *Cymodocea serrulata*, Hu = *Halodule uninervis*, Sf = *Syringodium filiforme*, Si = *Syringodium isoetifolium*, Th = *Thalassia hemprichii*, Tt = *Thalassia testudinum*.

Limite de l'étude et difficultés rencontrées

Comme pour de nombreuses études portant sur les relations pressions-état, la principale limite de ce travail est le **manque de données quantitatives sur les pressions** (anthropiques et naturelles) à l'échelle des stations étudiées. En effet, les données sur la qualité de l'eau ne sont disponibles que pour certains secteurs étudiés (p. ex pour les stations de surveillance DCE, ce qui représente quatre stations sur onze dans les Antilles). De plus, lorsque la donnée est disponible, elle est souvent restreinte à des secteurs situés dans des zones profondes en conditions de pressions modérées et géographiquement éloignés des stations d'herbiers peu profonds de notre étude (p. ex. Créocéan, 2019) et selon une fréquence ne permettant pas de traduire réellement la qualité des eaux. Par exemple les nutriments peuvent y être rapidement dilués (Gartner et al., 2002 ; Yamamuro et al., 2003). Evaluer la variabilité inhérente des paramètres physico-chimiques dans la colonne d'eau nécessiterait par ailleurs un plan d'échantillonnage onéreux et complexe (p. ex. Roca, 2015).

De plus, il a été difficile dans le temps imparti de développer totalement des indices de pressions homogénéisés (p. ex. Orlando-Bonaca et al., 2015 ; Blanfuné et al., 2017) à l'échelle de l'ensemble des stations d'étude pour valider le gradient anthropique défini. De même, ces limites ont constitué une difficulté majeure dans cette étude et chercher à les dépasser sera une part importante du travail à venir afin de valider la réponse des indicateurs développés aux pressions environnementales (voir perspectives). Néanmoins, en démultipliant au sein de chaque station l'utilisation de bioindicateurs

physiologiques sur plusieurs espèces et dans les deux compartiments de la plante (feuilles et les rhizomes), les principales influences anthropiques ont pu être évaluées a postériori.

On peut noter également que l'accessibilité aux nombreuses études d'impacts, dont les données ne sont pas toujours publiées, permettrait d'apporter des informations utiles à la démarche. Les travaux en cours concernant l'état des lieux des menaces anthropiques dans les outre-mer par l'OFB, permettront potentiellement d'enrichir la démarche.

Pour pouvoir corréler significativement un changement observé à l'impact d'une pression et définir les sites de références, il est utile d'avoir accès à une **série temporelle de données** robustes et d'avoir une bonne connaissance de la variabilité naturelle des herbiers étudiés (Taylor et Rasheed, 2010 ; Rombouts et al., 2013). Ainsi, davantage de recul temporel sera utile pour affiner les conclusions, les choix des paramètres proposés dans notre étude et affiner les indicateurs au fil des cycles de gestion.

Cette étude, pointe également les **manques en termes de cartographie des herbiers**, les informations spatiales à l'échelle des zones étudiées étant souvent hétérogènes et anciennes (**Chapitre 2**) alors qu'elles constituent une source de données importante sur la distribution géographique des herbiers et leur occupation de l'espace. Cet écosystème étant naturellement dynamique, les évolutions peuvent être rapides (p. ex. extension d'*H. stipulacea* dans les Caraïbes ; DEAL Martinique et DEAL Guadeloupe, 2011 ; Willette et al., 2014 ; Smulders et al., 2017). Ainsi dans le cadre de l'évaluation de l'état écologique, l'approche stationnelle et surfacique est utilisée conjointement (p. ex. DCE, DCSMM). Afin d'homogénéiser l'acquisition des données cartographiques, les démarches unifiées sont très utiles pour fournir des données comparables (Nicet et al., 2015 ; Bajouk et al., 2019).

Par ailleurs, certains sites, pourtant d'intérêt, n'ont pu être échantillonnés selon la fréquence souhaitée en raison des **conditions météorologiques** lors des campagnes de terrain ou de la **difficulté d'accès**.

- **Perspectives à l'échelle du projet**

Ajustement et validation des outils

Ce travail de recherche doctorale a permis de produire des versions préliminaires d'indicateurs pour le suivi et l'évaluation des herbiers pour les secteurs des Antilles et de Mayotte, qu'il conviendra d'ajuster (**Chapitre 8**). Un premier **choix des paramètres** a été réalisé en fonction des enjeux et des échelles de temps de gestion et d'évaluation des différents programmes au sein desquels s'intègre le suivi des herbiers.

Il conviendra par exemple, de déterminer l'influence de la maturité des feuilles et des nécroses dans les valeurs obtenues (Romero et al., 2007 ; Arthur et al., 2008) afin de définir si les analyses doivent se baser sur les feuilles jeunes uniquement ou sur l'ensemble des feuilles, comme cela a été réalisé ici. De plus, il serait intéressant de compléter les analyses physiologiques réalisées durant la thèse par l'analyse des éléments traces dans les tissus de *S. filiforme* et d'*H. uninervis* également collectés. Ceci permettrait de réfléchir au développement d'un indicateur indépendant de l'espèce. Cette perspective est d'autant plus intéressante, que les analyses ont été majoritairement réalisées sur les espèces climaciques présentant les capacités de bioindication les plus élevées, mais potentiellement en déclin dans les deux biorégions étudiées des Caraïbes et de l'océan Indien (Kelkar et al., 2013ab ; van Tussenbroek et al., 2014 ; Christianen et al., 2019). La prise en compte de certaines espèces opportunistes et colonisatrices, bien que moins intégratrices (**Chapitres 5** et **6**), serait pertinente dans une perspective de suivi à long terme.

Idéalement, les indicateurs doivent être validés à l'aide d'un **jeu de données indépendant** de celui utilisé pour leur création (p. ex. Borja et Dauer, 2008 ; OFB et MTES, 2020). Telles que présentées dans le **Chapitre 5** et en Annexe 5, deux séries temporelles (2017 et 2018) ont été acquises dans le cadre de cette thèse sur neuf stations entre la Guadeloupe, Saint-Martin et Saint-Barthélemy. Ceci permet donc d'ores et déjà de réserver un jeu de données dédié à l'étape de validation des indicateurs pour la région Antilles. Il sera complété par l'acquisition de données sur des sites particuliers, tels que les fonds de baie de Martinique afin de prendre en compte ces conditions environnementales spécifiques ainsi que le gradient latitudinal. Cette acquisition sera réalisée durant la même période que les deux premières campagnes terrain en fin de saison sèche (prévue sur la période avril-juin 2021). En effet, des variations latitudinales peuvent être détectées sur certains paramètres, tels que la production foliaire (Cortés et al., 2019) et le δ^{15}N (Christiaen et al., 2014) qu'il convient de prendre en compte. De plus, la Martinique étant plus proche des effluents enrichis de l'Amazone, il est nécessaire d'évaluer si cette position géographique est à l'origine de taux plus élevés de nutriments dans les tissus des phanérogames marines. Pour certains paramètres, l'utilisation des données historiques disponibles aux Antilles,

notamment sur les paramètres de densités seront utilisées (p. ex. Mège et Delloue, 2007 ; Aliaume et al., 1990). Pour le secteur de Mayotte, les deux campagnes terrain réalisées dans le cadre de cette thèse ont eu pour principal objectif de multiplier le nombre de sites en conditions contrastées afin de couvrir spatialement le gradient de pression anthropique. Un nouveau jeu de données sera ainsi nécessaire pour la validation des outils (campagne d'acquisition des données prévue en octobre 2020). Pour ces deux régions, des données en saison des pluies, alimenteront dans la mesure du possible, cette étape de validation. En plus de l'acquisition de ces nouveaux jeux de données, la corrélation des paramètres et des indicateurs aux **pressions** devra être réalisée de manière plus précise (voir plus haut). Enfin la publication scientifique des indicateurs développés constituera une étape clé dans le processus de validation (OFB et MTES, 2020).

Vers le développement d'une boîte à outils harmonisée pour le suivi des herbiers

De par leur répartition au sein des trois océans, les herbiers tropicaux forment des écosystèmes diversifiés, soumis à des conditions environnementales variées (**Chapitres 2**, **5**, **6** et **8**). Les pressions et menaces pesant sur ces écosystèmes sont variées. Ceci conditionne ainsi largement le choix des espèces indicatrices et les paramètres à relever. Par exemple, sur la base des données physiologiques recueillies sur les *Thalassia*, les feuilles constituent le compartiment le plus pertinent pour les analyses pour les Antilles alors qu'à Mayotte les rhizomes se sont révélés plus intégrateurs de ces paramètres. Dans le Pacifique, les analyses préliminaires réalisées en Nouvelle-Calédonie révèlent la capacité de bioindication des deux espèces étudiées (*Cymodocea serrulata* et *Thalassia hemprichii*), espèce non présentes à Wallis et Futuna où les herbiers sont dominés par *Syringodium isoetifolium*. Par ailleurs, si aux Antilles les herbiers intègrent les nutriments présents dans le milieu (**Chapitre 5**), ce n'est pas le cas à Mayotte (**Chapitre 6**).

La diversité des réponses des indicateurs obtenus à l'échelle des territoires étudiés constitue ainsi une base solide pour élaborer une boîte à outils méthodologique harmonisant les méthodes pour le suivi et l'évaluation des herbiers ultramarins adaptés aux principaux enjeux de gestions et aux caractéristiques du milieu. En regroupant les indicateurs, les protocoles et les interprétations à l'instar des travaux de Roca et al. (2016), elle apportera une réelle plus-value pour la gestion de cet écosystème.

A ce stade, il n'est pas possible de proposer un indicateur unique pour évaluer l'état des herbiers d'outre-mer, du fait de la complexité d'harmonisation de ces outils préliminaires à large échelle (Hayes et al., 2015). La poursuite des analyses et l'investigation de paramètres indépendants des espèces pourront constituer des perspectives intéressantes.

Identification des seuils et des états des références

Comme discuté régulièrement au cours de cette thèse, les seuils de changement d'état sont cruciaux pour détecter les changements dans les temps et actionner la mise en œuvre d'action de gestion (**Chapitres 3**, **6**, **7** et **8**). L'identification et le choix de sites de référence s'avèrent complexes (Rice, 2003). Certaines stations ont été sélectionnées en supposant qu'elles n'étaient pas anthropisées et ont révélé des valeurs élevées de nutriments signe d'enrichissement (**Chapitres 5**, **6** et **9**).

Transfert des outils

Une fois ces outils validés, une phase de transfert auprès des acteurs en charge de la surveillance des herbiers ultramarins sera réalisée au travers de la réalisation de **guides méthodologiques** et de séminaires de **formation**. Enfin, pour assurer la mise en application de certains paramètres dont la pertinence pour les herbiers d'outre-mer est ici démontrée (azote, éléments traces dans les tissus), l'organisation de sessions d'**intercalibration** entre les laboratoires et plateformes d'analyses potentiellement concernées permettront de garantir une homogénéité dans les mesures.

Vers une mutualisation des actions de suivi ?

Comme exposé dans le **Chapitre 8**, la mutualisation des actions de suivi des herbiers représente une solution intéressante pour faciliter les modifications de protocoles et la mise en œuvre des indicateurs. Cela permettrait d'atteindre pleinement les objectifs de chaque programme de suivi, tout en optimisant les coûts humains et financiers. En effet, certaines stations sont étudiées autant de fois qu'il y a de suivis, selon des protocoles peu différents et sans que cela ne se justifie (Kerninon, 2012 ; Le Moal et al., 2013, 2016 ; GTN Ifrecor-DCE, 2017). Cette mutualisation faciliterait également les besoins de rapportage aux échelles, locales, régionales, nationales et européennes.

Evaluation et rapportage de l'état des herbiers

Les besoins d'évaluation de l'état des écosystèmes, notamment des herbiers tropicaux sont importants, qu'ils soient réglementaires ou non (**Chapitre 2**). La collecte de données permettant la description fine des herbiers échantillonnés pendant la thèse (**Chapitres 5**, **6** et **9**) contribue à cette démarche par l'acquisition de données à l'échelle de 43 stations d'herbiers d'outre-mer, représentant un nombre équivalent aux stations d'herbiers suivies dans ces territoires. La mise en application des indicateurs DCE permettra de répondre aux exigences réglementaires européennes. Il conviendra de définir le nombre de suivis nécessaires par cycle d'évaluation d'une durée de six ans. Ces indicateurs seront également utiles pour renseigner les tableaux de bords des AMP (AAMP, 2014).

- **Perspectives générales pour la recherche**

Ce projet de thèse avait pour objectif de comprendre le mécanisme de réponse d'un jeu de paramètres représentant les différents compartiments de l'écosystème formé par les herbiers, dans l'optique de proposer des outils de suivis et d'évaluation. Cependant cette étude intégrative ouvre de nombreuses perspectives pour la recherche, tant dans le domaine appliqué que fondamental.

Perspectives d'utilisation de la génétique pour préciser le statut taxonomique ou populationnel des herbiers

Les avancées de la recherche en phylogénie moléculaire permettront à terme de clarifier la **nomenclature et la taxonomie** de certaines espèces, éléments indispensables pour une évaluation cohérente de la diversité spécifique (Kilminster et al., 2015 ; Waycott et al., 2018). Par ailleurs, les outils de recherche en génétique (p. ex. microsatellites polymorphiques) permettent d'ores et déjà d'évaluer la **diversité clonale et la structure des herbiers** (van Dijk et Van Tussenbroek, 2010 ; Digiantonio et al., 2020). Il serait ainsi intéressant d'investiguer les caractéristiques génétiques de certains herbiers ici étudiés afin d'apporter une analyse complémentaire aux résultats obtenus. En effet, à l'échelle des trois stations étudiées dans la zone abritée du Grand-cul-de-sac Marin en Guadeloupe (Ilet Christophe, Bouée verte et Passe à Colas), qui héberge l'herbier le plus étendu des Antilles françaises (Chauvaud et al., 2005), les données physiologiques révèlent une très faible variabilité intra-station (azote, certains éléments traces métalliques, **Chapitre 5**). Ces réponses, très similaires des plants prélevés dans les neuf zones réparties sur une surface maximale de 100 m² formant les stations (**Chapitre 4**), pourraient s'expliquer par la présence de clones. Sur les côtes Mexicaines, l'âge d'une zone d'herbiers s'étendant sur 230 mètres constituée de clones a été évalué à près de 600 ans (van Dijk et van Tussenbroek, 2010). De manière générale cette information sur l'âge des herbiers serait également utile pour discuter de l'hétérogénéité de la faune benthique associée aux herbiers observée à l'échelle régionale des Antilles françaises (**Chapitre 5**) : la diversité et l'abondance pourraient également s'expliquer selon ces traits historiques (Hyman et al., 2019). De plus, si une faible richesse clonale signifie également un plus faible potentiel pour la production d'une descendance viable et le développement des banques de graines (McMahon et al., 2017), certains herbiers sous forte influence anthropique révèlent une diversité génétique réduite, supposant une sélection des individus les plus résistants (Jahnke et al., 2015 ; Connolly et al., 2018). Ainsi, comme évoqué dans le **Chapitre 3**, la diversité génétique est une composante clé dans la compréhension des **mécanismes de résilience** des herbiers face aux changements globaux (Hughes et Stachowicz, 2004 ; Reusch et al., 2005 ; Ehlers et al., 2008 ; Reynolds et al., 2012 ; Salo et al., 2015 ; Sasaki et al., 2015),

éléments également utiles pour la gestion conservatoire (Procaccini et al., 2007 ; Jahnke et al., 2015, 2018) et la restauration de l'écosystème (Reynolds et al., 2012).

Perspectives pour l'étude de la physiologie comme outil d'alerte précoce

L'étude des réponses des herbiers aux pressions anthropiques à l'échelle de la physiologie des phanérogames marines comme outil d'alerte précoce entraine des questionnements scientifiques, notamment sur les **seuils de toxicité** des phanérogames marines à la charge en polluants nutritifs et métalliques. Ces données apporteraient des informations pertinentes pour l'établissement des seuils de changement d'état écologique. Il s'agit d'une des limites évoquées plus haut. Souvent étudiées en milieu contrôlé sur un nombre restreint d'espèces (Prange et Dennison, 2000 ; Govers et al., 2014a), les informations sont peu transposables entre espèces et peu adaptées aux évaluations de la réponse *in situ*. De plus, ces questions de seuils restent complexes, considérant les mécanismes de résilience propres aux espèces et à l'historique de leurs conditions environnementales (**Chapitre 3**, voir ci-après). De plus, les phanérogames marines absorbant des éléments de la colonne d'eau (via les feuilles) et par le sédiment (via la rhizosphère), il serait intéressant d'investiguer **l'allocation des éléments** nutritifs et traces métalliques entre les feuilles et les rhizomes selon les espèces (Alcoverro et al., 1999 ; Terrados et al., 1999 ; Lee et Dunton, 2000 ; Govers et al., 2014b ; Bonanno et Raccuia, 2018). L'analyse de la composition chimique des sédiments semble plus importante (voir plus haut) que la biodisponibilité des métaux, et leur mobilité dans les sédiments est conditionnée par leur spéciation chimique (Morillo et al., 2004). Par ailleurs, lorsque que les conditions sont oligothrophes (p. ex. zones éloignées des côtes), les caractéristiques des sédiments influencent la limitation des nutriments pour les plantes marines, notamment en azote, lorsque les substrats sont de nature terrigène, ou en phosphore lorsqu'ils sont de nature carbonatée (Short et al., 1990 ; Erftemeijer et Middelburg, 1993 ; Erftemeijer, 1994 ; Burkholder et al., 2007). Dans ce cadre, l'analyse plus fine des ratios entre carbone, azote et phosphore pourrait également apporter des informations utiles. De plus, dans un contexte de surabondance de méga-herbivores, l'étude des réserves de glucides pourrait informer sur l'état de l'herbier (p. ex. Eklöf et al., 2008). Enfin l'étude de **l'activité photosynthétique** peut apporter des informations utiles sur l'état photochimique de la plante, lorsque la morphologie des plants le permet (Gobert et al., 2015 ; Richir et al., 2016 ; Wang et al., 2010). Des données sur l'activité photosynthétique du complexe *Halophila ovalis* sur certaines stations échantillonnées à Mayotte durant cette thèse (**Chapitres 4**, **6** et **8**) ont été collectées par Olivé et al. (2019).

Perspectives pour l'étude du rôle du microbiome associé aux herbiers dans la réponse des plantes aux pressions

Si la caractérisation et le rôle du microbiome associé aux herbiers est de mieux en mieux connu (Mejia et al., 2016 ; Liu et al., 2017 ; Ugarelli et al., 2017, 2019 ; Hurtado-McCormick et al., 2019), il reste encore de nombreuses perspectives de recherche afin d'évaluer les potentielles synergies dans les **modalités de réponse de la plante** face aux contraintes environnementales croissantes (Seymour et al., 2018). Dans ce contexte, et, afin d'analyser les variations de la microflore de surface en réponse aux pressions anthropiques, l'analyse de la composition de la flore microbienne présente sur les feuilles et rhizomes de *Thalassia testudinum* par pyroséquençage est envisagée à titre exploratoire. Dans cette optique, des échantillons conservés à l'Université des Antilles ont été prélevés en avril 2018 dans trois des stations de Guadeloupe (Petite-Terre, Petit-Bourg et Ilet Fortune), soumis à des influences anthropiques contrastées. De plus, mis en perspective des données déjà acquises durant la thèse (p. ex. catégories et recouvrement des épibioses), la réalisation de tests d'activités biologiques (des tests ont été réalisés dans le cadre de la thèse) et l'analyse des **composés phénoliques** sur les échantillons végétaux collectés durant la thèse permettraient d'évaluer les mécanismes de défense, notamment face à l'herbivorie et à la colonisation des feuilles (Vergés et al., 2007, 2011 ; Iyapparaj et al., 2014). L'investigation de ces processus serait particulièrement intéressante à Mayotte dans le contexte de surpâturage des herbiers par les tortues marines (**Chapitre 6**).

- **Perspectives générales pour la gestion et la conservation**

Les herbiers marins, des sentinelles pour évaluer les impacts anthropiques à plus large échelle?

Selon les objectifs et les priorités de surveillance globale, il pourrait être intéressant d'investiguer les capacités des herbiers ici démontrées à l'échelle locale (notamment dans les **Chapitres 5**, **6** et **8**), à intégrer des perturbations se déroulant à des échelles plus globales. De récentes études ont notamment révélé l'accumulation de **microplastiques** au sein de l'écosystème (piégés dans les sédiments ou en adhérence sur les feuilles) (Goss et al., 2018 ; Renzi et al., 2018 ; Huang et al., 2020 ; Jones et al., 2020). Outre le témoin d'une contamination du milieu marin, cette information pourrait être utile pour évaluer les potentiels transferts et accumulations au sein des réseaux trophiques (p. ex. nanoplastiques). Par ailleurs, dans un contexte de changement global, la composition et le recouvrement des épiphytes calcaires et les concentrations en substances phénoliques des phanérogames marines (l'augmentation du CO_2 des eaux pourrait modifier les flux de carbone en affectant les taux de la décomposition, l'herbivorie et le développement de maladies) pourraient

constituer des **témoins de l'acidification** des océans (Fabricius et al., 2011 ; Arnold et al., 2012 ; Campbell et Fourqurean, 2014). Pour les herbiers denses et subtidaux (p.ex. herbiers à *Thalassodendron ciliatum* des îles Eparses) le suivi de l'étendue des herbiers en profondeur pourrait apporter des éléments sur **l'augmentation du niveau des océans** (p. ex. Pergent et al., 2015).

L'intérêt de l'interface « science-gestion »

Les herbiers, n'échappent pas aux constats à travers le monde du manque de **liens entre la recherche scientifique et la gestion** (Kilminster et al., 2015 ; Roca, 2015 ; Fortes, 2018). A travers la mobilisation et la concertation de l'ensemble des parties prenantes aux différentes étapes du projet, les efforts de vulgarisation et de mise en réseau des acteurs (Ifrecor, 2016 ; Le Moal et al., 2016 ; Feuille marine 2013, 2016, 2019), et de transfert favorisant l'autonomie des acteurs (voir perspectives), les actions menées dans le cadre du projet herbiers Ifrecor-DCE s'incluent pleinement selon un mode de **gestion adaptative** (Allen et al., 2011 ; Dale et al., 2019). Ce mode de gestion est utile pour apporter les modifications de stratégies lorsqu'elles s'avèrent nécessaires (Häggroth, 2013 ; voir plus bas). A l'échelle de certaines régions telles que les Antilles, la surveillance des herbiers est assurée à travers la DCE et par les gestionnaires d'AMP, malgré les contraintes budgétaires. Ce qui ouvre des perspectives plutôt encourageantes pour la gestion et la préservation future des herbiers ultramarins français, dans un contexte de ressources humaines dédiées à la gestion du milieu marin dans ces territoires très contraint (GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017). Souvent considérée comme un frein à la production et à la valorisation scientifique, la recherche appliquée, positionnée au plus près des besoins des gestionnaires et des décideurs, n'est pas toujours incompatible avec les attentes de la recherche, comme le démontrent les résultats des **Chapitres 5**, **6** et **8** en cours de publication. En effet, la recherche s'évalue en partie sur le nombre et le facteur d'impact des publications. Ces critères ne sont pas toujours compatibles avec le développement et la validation d'indicateurs en écologie marine qui nécessitent du temps (acquisition, traitement et transformation de la donnée, etc.). Le bénéfice de cette recherche appliquée apporte pourtant une réelle plus-value pour la société non académique et civile pour la gestion et la préservation de l'environnement (voir plus loin). La science a dans une certaine mesure une responsabilité d'information et de recherche de solution envers les besoins de la société (Stilgoe et al., 2013). La mise en place plus tardive de certaines politiques publiques dans les outre-mer français peut rendre également plus difficile la valorisation de ces démarches de recherche et développement selon des critères très novateurs et contextualisées localement du fait des besoins de ces territoires. C'est pourquoi, certains prônent une « réconciliation » entre excellence scientifique et pertinence à l'échelle des outre-mer (Claireaux et al., 2020). Plus généralement, des changements dans le fonctionnement de la recherche pourraient être opérés pour optimiser ses apports (Pendleton et al., 2020).

La gestion adaptative pour atteindre les objectifs de gestion sur le long terme

Les liens entre science, gestion et politiques publiques sont parfois complexes à instaurer (voir paragraphe précédent ; Wallington et al., 2005 ; Weichselgartner et Kasperson, 2010 ; Bednarek et al., 2018). Afin d'atteindre des objectifs communs fixés sur le long terme, l'utilisation de stratégies innovantes et un changement des cultures peuvent-être nécessaires (Kotter, 1996). Dans le cadre de la mise en œuvre des mesures de gestion et de l'évaluation de leur efficacité, un des freins de la gestion adaptative se situe dans la nécessité d'instaurer un changement de stratégie, parfois essentiel pour atteindre pleinement les objectifs de gestion fixés (Häggroth, 2013 ; State and Federal Contractors Water Agency et Connor, 2013). Les incertitudes inhérentes aux changements des pratiques ne doivent pas favoriser la réutilisation d'outils préexistants si ces derniers ne répondent pas aux objectifs de gestion. Dans ce cas les **approches transdisciplinaires** (p. ex. Pendleton et al., 2020) se basant sur les retours d'expériences sont essentielles. Si le maintien d'une temporalité est crucial pour les suivis à long terme, des **ajustements** doivent pouvoir se faire en cas de nécessité (p. ex. abandon ou ajustement de la fréquence d'acquisition de certains paramètres) afin d'atteindre les objectifs établis. Par ailleurs, lorsqu'une action de suivi se rajoute à un suivi déjà existant, il convient d'éviter au maximum les redondances et favoriser la complémentarité. Ceci nécessite des échanges basés sur des relations de confiance et une vision commune entre toutes les parties prenantes (Häggroth, 2013 ; State and Federal Contractors Water Agency et Connor, 2013 ; Dale et al., 2019), ce qui facilitera la transition vers le changement (Kotter, 1996). Il convient de maintenir la **science, au cœur de ces démarches**, notamment pour la prise de décision (Birch et Reyes, 2018). Enfin, il ne faut pas porter trop loin les attentes des actions de suivis dont les objectifs doivent rester réalistes et en cohérence avec les capacités des outils mis en œuvre.

Vers une application plus large de cette démarche intégrative ?

Les approches méthodologiques mises en œuvre dans ce projet, ainsi que les perspectives pour le développement d'outils de suivi et d'évaluation des herbiers à l'échelle de territoires d'outre-mer français, pourraient être utiles pour **d'autres régions, tant tropicales que tempérées**. Dans le cadre de l'application des directives européennes en métropole, pour lesquelles l'identification des relations pression-impact est au centre de l'évaluation de l'état des écosystèmes (p. ex. DCE, DCSMM ; **Chapitres 2** et **7**), la prise en compte des paramètres du compartiment physiologique, pourrait être intéressante. En effet, en complément des paramètres morphologiques, structuraux et des communautés associées relevés dans le cadre du suivi des herbiers de ces programmes, l'utilisation de bioindicateurs d'alerte précoce permettrait d'apporter des données ciblées sur les pressions auxquelles sont soumis les herbiers, à l'instar de ce qui est déjà mis en pratique en Espagne (Romero et al., 2007 ; Oliva et al., 2012 ; García-Marín et al., 2013 ; **Chapitre 7**). Ces outils de diagnostic pourraient par ailleurs être utiles

dans des secteurs abritant des herbiers soumis à des pollutions chroniques du milieu marin, tels que la Rade de Brest, réceptacle de rejets anthropiques divers (Bulskaya et Volchek, 2014 ; Lambert et al., 2018 ; Ragueneau et al., 2018). Enfin, ce projet pourrait aussi servir de modèle pour le développement d'outils de **gestion pour d'autres écosystèmes**.

La nécessité d'une meilleure prise en compte de la biodiversité et de sa préservation

Comme l'atteste les résultats des **Chapitres 5**, **6** et **9**, nombreux sont les herbiers ultramarins français sous forte influence anthropique et plusieurs d'entre eux sont en déclin (p.ex. Ifrecor, 2016 ; Créocéan 2017 ; Vaslet et ATE, 2018). Ainsi les outils de gestion employés doivent être réellement efficients, testés et évalués (**Chapitre 8**) ; il ne s'agit pas de mettre en œuvre des suivis écologiques dans l'objectif unique de répondre aux besoins des politiques publiques ou d'appliquer directement les résultats de la recherche fondamentale pour répondre à ces enjeux. Par ailleurs, dans un contexte de perturbations multiples, le meilleur levier pour limiter cette tendance au déclin reste la limitation des impacts anthropiques (p.ex. Coles et al., 2015). Ainsi, les outils de limitation des rejets anthropiques et de protection des écosystèmes doivent être à la hauteur des enjeux et appliqués aux échelles adéquates. Leur mise en œuvre peut prendre néanmoins un certain temps. A titre d'exemple, constatant la destruction des herbiers de Posidonies par les activités nautique et maritime (Abadie et al., 2016 ; Deter et al., 2017), un arrêté visant l'interdiction de mouillage de gros navires (supérieurs à 24 mètres) dans les herbiers Méditerranéens français devrait bientôt permettre de renforcer la préservation de cet habitat d'intérêt communautaire (DHFF,92/43/CEE du 21 mai 1992). Si l'attestation formelle d'impact peut servir d'argument au renforcement des mesures de protection, la détection de l'amélioration de l'état des milieux à l'issue de leur mise en œuvre constitue également un levier particulièrement utile et encourageant pour les gestionnaires et décideurs (p.ex. Roca et al., 2015). De manière générale, il convient de ne pas tomber dans une gestion et protection d'affichage, de type « *paper parks* » (Bonham et al., 2008 ; Matz-Lück et Fuchs, 2014). De plus, certains outils comme l'actualisation de la Liste rouge d'espèces menacées, constitue également des informations clés sur le statut des espèces en fonction du degré de menace auquel elles sont soumises. Ceci est particulièrement utile pour appuyer les décideurs dans les stratégies de protection de la biodiversité (p. ex. travail en cours de Liste rouge nationale des coraux constructeurs des Antilles et de l'océan Indien par l'UICN et le MNHN, arrêté du 25 avril 2017 fixant la liste des coraux protégés en Guadeloupe, en Martinique et à Saint-Martin et les modalités de leur protection). Les actions de sensibilisation, notamment au travers du développement des sciences participatives contribuent également à la reconnaissance de l'intérêt de préserver cet habitat (McKenzie et al., 2000 ; Foster et al., 2017 ; Jones et al., 2018).

Plus généralement, dans le contexte actuel d'augmentation des pressions s'exerçant sur le vivant en déclin (Barnosky et al., 2011 ; Hooper et al., 2012 ; Doney et al., 2012 ; Halpern et al., 2015 ; Emer et al., 2019 ; IPBES, 2019), une **meilleure considération de la biodiversité est nécessaire**. La destruction des habitats naturels, le commerce et la consommation d'animaux sauvages exotiques ainsi que l'accroissement des perturbations anthropiques sur les écosystèmes créent un déséquilibre écologique et favorisent l'émergence d'épidémies (IPBES Guest article, 2020 ; WWF, 2020). Une fois les écosystèmes altérés ou détruits, les solutions de restaurations sont souvent limitées à des surfaces bien inférieures aux surfaces dégradées, et de plus très coûteuses, et nécessitent des conditions favorables, souvent difficiles à atteindre pour leur mise en œuvre (p. ex. Bourque et Fourqurean, 2013 ; Katwijk et al., 2016 ; Statton et al., 2018 ; Léocadie et al., 2020). De ce fait, il n'existe pas de « plan de relance » garanti de la biodiversité. Si les changements progressifs sont peu générateurs de changements (Hughes et al., 2013), les crises peuvent l'être davantage ; favorisant des transformations plus radicales à la hauteur des enjeux environnementaux. L'émergence de nouvelles épidémies, comme la pandémie actuelle de Covid-19 (Kannan et al., 2019 ; Benvenuto et al., 2020 ; Lu et al., 2020 ; Sifuentes-Rodríguez et Palacios-Reyes, 2020) sera peut-être le vecteur d'un déclic salvateur vers une prise de conscience environnementale globale, cruciale pour la préservation de la biodiversité et de ses services produits comme garant de la sécurité de la société humaine (Cardinale et al., 2012 ; Oliver et al., 2015 ; Martin et Landrigan, 2016).

- **Conclusion**

Ce travail de recherche doctorale transdisciplinaire visait à initier le développement d'outils de suivi et d'évaluation de l'état des herbiers marins tropicaux dans le cadre de la mise en œuvre et de la structuration du volet surveillance des politiques publiques environnementales d'outre-mer.

Fruit de collaborations avec de nombreux gestionnaires, l'étude des relations pressions-état réalisée à l'échelle des deux régions pilotes a permis d'évaluer la réponse des herbiers marins au sein de divers compartiments biologiques de l'écosystème dans un contexte de perturbations multiples. Les résultats de cette étude, située à l'interface entre les besoins de la gestion et des décideurs publics, ont permis d'identifier les paramètres les plus pertinents selon les objectifs de gestion des herbiers ultramarins à différentes échelles spatiales (locales, régionales et nationale).

La mise en application des conclusions de ce travail permettra à court terme de proposer des ajustements des protocoles de suivis des herbiers dans les territoires où ils sont réalisés (p. ex. DCE, AMP aux Antilles) et de mettre à disposition des outils davantage harmonisés et adaptés à l'échelle des territoires où les suivis ne sont pas encore initiés. Les premières propositions d'indicateurs permettent déjà d'évaluer l'état de santé des herbiers. Ces derniers seront affinés, puis validés avant, d'être valorisés au travers de différents guides méthodologiques et de publications. De plus, les données acquises durant cette phase de recherche et de développement seront directement utiles aux gestionnaires pour renseigner sur l'état des herbiers concernés.

Le renforcement de l'efficacité des outils de suivi des herbiers et de leur mise en œuvre permettra à moyen et long termes d'améliorer la gestion de cet écosystème, ce qui est crucial à l'ère de l'anthropocène. Par le développement d'outils de diagnostics, des actions de préservation adaptées pourront être favorisées, conditions *sine qua non* pour assurer la résilience de cet écosystème menacé.

Références

Abadie, A., Gobert, S., Bonacorsi, M., Lejeune, P., Pergent, G., Pergent-Martini, C., 2015. Marine space ecology and seagrasses. Does patch type matter in *Posidonia oceanica* seascapes? Ecological Indicators 57, 435–446. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.020

Abadie, A., Lejeune, P., Pergent, G., Gobert, S., 2016. From mechanical to chemical impact of anchoring in seagrasses: The premises of anthropogenic patch generation in *Posidonia oceanica* meadows. Marine Pollution Bulletin 109, 61–71. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.022

Adams, S.M., Greeley, M.S., 2000. Ecotoxicological indicators of water quality : Using multi-response indicators to assess the health of aquatic ecosystems, in: Water, air and soil pollution. Presented at the Environmental challenges, pp. 103–115.

Agostinho, K.F.F., Lacerda, D., Tostes, E.C.L., Baldassin, P., Di Beneditto, A.P.M., Carvalho, C.E.V. de, 2020. Trace elements in green turtles (*Chelonia mydas*) from Rocas Atoll, NE Brazil: Baseline reference from a pristine nesting site. Mar. Pollut. Bull. 157, 111271. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.111271

Alcoverro, T., Zimmerman, R., Kohrs, D., Alberte, R., 1999. Resource allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 187, 121–131. https://doi.org/10.3354/meps187121

Alcoverro, T., Manzanera, M., Romero, J., 2001. Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of carbohydrate reserves.

Alcoverro, T., Mariani, S., 2002. Effects of sea urchin grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Kenyan lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 226, 255–263. https://doi.org/10.3354/meps226255

Alexandre, A., Santos, R., Serrão, E., 2005. Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 298, 115–122. https://doi.org/10.3354/meps298115

Alexandre, A., Georgiou, D., Santos, R., 2014. Inorganic nitrogen acquisition by the tropical seagrass *Halophila stipulacea*. Marine Ecology 35, 387–394. https://doi.org/10.1111/maec.12128

Aliaume, C., Lasserre, G., Louis, M., 1990. Organisation spatiale des peuplements ichtyologiques des herbiers à *Thalassia* du Grand Cul-de-Sac Marin en Guadeloupe.

Allen, C.R., Fontaine, J.J., Pope, K.L., Garmestani, A.S., 2011. Adaptive management for a turbulent future. Journal of Environmental Management 92, 1339–1345. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.11.019

Amigues, J.-P., Chevassus-au-Louis, B., 2011. Evaluer les services écologiques des milieux aquatiques : enjeux scientifiques, politiques et opérationnels, coll. Comprendre pour agir, ONEMA, Vincennes, 172 pages.

AAMP, 2014. Le tableau de bord des aires marines protégées. Livret, 16 pages.

AAMP et UICN, 2015. Actes du 3ème colloque national des aires marines protégées, 112 pages, 2015.

Andréfouët, S., Dirberg, G., 2006. Cartographie et inventaire du système récifal de Wallis, Futuna et Alofi par imagerie satellitaire Landsat 7 ETM+ et orthophotographies aériennes à haute résolution spatiale. IRD Nouméa, 56 pages.

Andréfouët, S., Payri, C., Kulbicki, Scopélitis J., Dalleau M., Mellin C., Scamps M., Dirberg G. 2010. Mesure, suivi et potentiel économique de la diversité de l'habitat récifo-lagonaire néo-calédonien : inventaire des herbiers, suivi des zones coralliennes et rôle des habitats dans la distribution des ressources en poissons de récifs. Rapport Conventions Sciences de la Mer – Biologie Marine, IRD Centre de Nouméa / ZoNéCo, 121 pages.

Aragones, L., Marsh, H., 1999. Impact of Dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. Pac. Conserv. Biol. 5, 277. https://doi.org/10.1071/PC000277

Aragones, L.V., Lawler, I.R., Foley, W.J., Marsh, H., 2006. Dugong grazing and turtle cropping: grazing optimization in tropical seagrass systems? Oecologia 149, 635–647. https://doi.org/10.1007/s00442-006-0477-1

Arber, A.R., 1920. Water plants ; a study of aquatic angiosperms. University Press, Cambridge,.

Archer, S.K., Stoner, E.W., Layman, C.A., 2015. A complex interaction between a sponge *(Halichondria melanadocia*) and a seagrass (*Thalassia testudinum*) in a subtropical coastal ecosystem. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 465, 33–40. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2015.01.003

Armiger, L.C., 1964. An occurrence of *Labyrinthula* in New Zealand *Zostera*. New Zealand Journal of Botany 2, 3–9. https://doi.org/10.1080/0028825X.1964.10428713

Arnold, T., Mealey, C., Leahey, H., Miller, A.W., Hall-Spencer, J.M., Milazzo, M., Maers, K., 2012. Ocean Acidification and the Loss of Phenolic Substances in Marine Plants. PLoS ONE 7, e35107. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035107

Arrêté du 3 juin 2011 portant identification des catégories d'aires marines protégées entrant dans le champ de compétence de l'Agence des aires marines protégées, JORF n° 0155 du 6 juillet 2011.

Arrêté n°BATDD/2017_02 portant réglementation des activités commerciales et non commerciales, dans la réserve naturelle des îles de la Petite-Terre (dite réserver naturelle des îlets de la Petite-Terre).

Arrêté du 25 avril 2017 fixant la liste des coraux protégés en Guadeloupe, en Martinique et à Saint-Martin et les modalités de leur protection. JORF n°0100 du 28 avril 2017

Arthur, R., Babu, Y., Lobo, A. S., Iyer, V., Moses, K. S., Santhankrishnan, M., Sen, S., Alcoverro, T. M., 2008. Scraping the bottom: Monitoring human impacts on benthic ecosystems of Tamil Nadu. UNDP/UNTRS and NCF. Chennai, 218 pages.

Arvam/Pareto., 2014. ZONEVOLC, étude complémentaire au programme BIOLAVE (biodiversité marine du volcan Piton de la Fournaise). Rapport final, Mars 2014, 59 pages + annexes.

Ashikin, C.N., Rozaimi, M., Arina, N., Fairoz, M., Hidayah, N., 2020. Nitrogen dynamics within an estuarine seagrass meadow under heavy anthropogenic influence. Marine Pollution Bulletin 150, 110628. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2019.110628

Assor, R., 1988. Hydrologie et sédimentologie du Grand Cul-de-Sac Marin (Guadeloupe FWI). Extr. des Ann. la société géologique du Nord. 107, 221-238.

Astrou, A., Bouchon, C., Bouchon-Navaro, Y., Reynal, L., Brugneaux, S., 2018. Inventaire des zones fonctionnelles pour les ressources halieutiques dans les eaux sous juridiction française : Les Antilles françaises. Agence française pour la Biodiversité, 120 pages.

Atwood, T.B., Connolly, R.M., Ritchie, E.G., Lovelock, C.E., Heithaus, M.R., Hays, G.C., Fourqurean, J.W., Macreadie, P.I., 2015. Predators help protect carbon stocks in blue carbon ecosystems. Nature Clim Change 5, 1038–1045. https://doi.org/10.1038/nclimate2763

Badalamenti, F., Alagna, A., D'Anna, G., Terlizzi, A., Di Carlo, G., 2011. The impact of dredge-fill on *Posidonia oceanica* seagrass meadows: Regression and patterns of recovery. Marine Pollution Bulletin 62, 483–489. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.12.011

Baelde, P., 1990. Differences in the structures of fish assemblages in *Thalassia testudinum* beds in Guadeloupe, French West Indies, and their ecological significance. Mar. Biol. 105, 163–173. https://doi.org/10.1007/BF01344282

Bainbridge, Z., Lewis, S., Bartley, R., Fabricius, K., Collier, C., Waterhouse, J., Garzon-Garcia, A., Robson, B., Burton, J., Wenger, A., Brodie, J., 2018. Fine sediment and particulate organic matter: A review and case study on ridge-to-reef transport, transformations, fates, and impacts on marine ecosystems. Marine Pollution Bulletin 135, 1205–1220. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.002

Bakker, E.S., Wood, K.A., Pagès, J.F., Veen, G.F. (Ciska), Christianen, M.J.A., Santamaría, L., Nolet, B.A., Hilt, S., 2016. Herbivory on freshwater and marine macrophytes: A review and perspective. Aquatic Botany 135, 18–36. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.04.008

Balazs, G.H., Fujioka, R., Fujioka, C., 1993. Marine turtle faeces on Hawaiian beaches. Marine Pollution Bulletin 26, 392–394. https://doi.org/10.1016/0025-326X(93)90187-O

Baldantoni, D., Bellino, A., Lofrano, G., Libralato, G., Pucci, L., Carotenuto, M., 2018. Biomonitoring of nutrient and toxic element concentrations in the Sarno River through aquatic plants. Ecotoxicology and Environmental Safety 148, 520–527. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2017.10.063

Baldwin, J.R., Loworn, J.R., 1994. Expansion of seagrass habitat by the exotic *Zostera japonica*, and its use by dabbling ducks and brant in Boundary Bay, British Columbia 9.

Balestri, E., Cinelli, F., Lardicci, C., 2003. Spatial variation in *Posidonia oceanica* structural, morphological and dynamic features in a northwestern Mediterranean coastal area: a multi-scale analysis. Marine Ecology Progress Series 250, 51–60. https://doi.org/10.3354/meps250051

Ballorain, K., 2010. Écologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l'océan Indien, 298 pages.

Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.-Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. Mar Biol 157, 2581–2590. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7

Ballorain K., Loricourt A., Ciccione S., 2012. Mayotte Island: a world major seagrass species-rich area. 32th International Sea turtle Symposium, Huatulco, Mexico, March 2012.

Ballorain, K., 2014. Mise en place d'un suivi des herbiers marins du Parc Marin de Mohéli : rapport des missions 2013-2014. CARA/KELONIA/PMM/ADSEI.

Ballorain, K., Montchamp, L., Nicet, J.B., Dalleau, M., Chambault, P., Frouin, P., Mouquet, P., Carpentier, A., 2019. Conservation et gestion intégrée des herbiers de phanérogames marines du Parc naturel marin des Glorieuses et évaluation de leurs rôles fonctionnels pour les tortues marines – Rapport technique du projet BEST2.0 COPRA 2017-2019. CEDTM / AFB.

Bajjouk, T., Cordier, C., Auby, I., Liabot, P.O, Kerninon, F., Le Bouffant, N., Trut, G. & Oger- Jeanneret, H., 2019. Cartographie des herbiers de zostères - Guide technique. Convention Ifremer-AQUAREF Thème Formation et outils 2016-2018. Edition IFREMER. REF.DYNECO/LEBCO/19-01/TB, 105 pages.

Barbier, E.B., Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C., Silliman, B.R., 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. Ecological Monographs 81, 169–193. https://doi.org/10.1890/10-1510.1

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011a. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51–57. https://doi.org/10.1038/nature09678

Barnosky, A.D., Matzke, N., Tomiya, S., Wogan, G.O.U., Swartz, B., Quental, T.B., Marshall, C., McGuire, J.L., Lindsey, E.L., Maguire, K.C., Mersey, B., Ferrer, E.A., 2011b. Has the Earth's sixth mass extinction already arrived? Nature 471, 51–57. https://doi.org/10.1038/nature09678

Baskin, C., Baskin, J., 2014. Seeds - 2nd Edition. Elsevier. https://doi.org/10.1016/C2013-0-00597-X

Bednarek, A.T., Wyborn, C., Cvitanovic, C., Meyer, R., Colvin, R.M., Addison, P.F.E., Close, S.L., Curran, K., Farooque, M., Goldman, E., Hart, D., Mannix, H., McGreavy, B., Parris, A., Posner, S., Robinson, C., Ryan, M., Leith, P., 2018. Boundary spanning at the science–policy interface: the practitioners' perspectives. Sustain Sci 13, 1175–1183. https://doi.org/10.1007/s11625-018-0550-9

Beer, S., Koch, E., 1996. Photosynthesis of marine macroalgae and seagrasses in globally changing CO2 environments. Mar. Ecol. Prog. Ser. 141, 199–204. https://doi.org/10.3354/meps141199

Beer, S., Björk, M., Hellblom, F., Axelsson, L., 2002. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). https://doi.org/10.1071/PP01185

Bell, S., Hall, M., 1997. Drift macroalgal abundance in seagrass beds: investigating large-scale associations with physical and biotic attributes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 147, 277–283. https://doi.org/10.3354/meps147277

Bell, S.S., Fonseca, M.S., Kenworthy, W.J., 2008. Dynamics of a subtropical seagrass landscape: links between disturbance and mobile seed banks. Landscape Ecol 23, 67–74. https://doi.org/10.1007/s10980-007-9137-z

Benvenuto, D., Giovanetti, M., Ciccozzi, A., Spoto, S., Angeletti, S., Ciccozzi, M., 2020. The 2019-new coronavirus epidemic: Evidence for virus evolution. Journal of Medical Virology 92, 455–459. https://doi.org/10.1002/jmv.25688

Besnard, A., 2015. Apport de la recherche aux programmes de surveillance des gestionnaires. Présentation lors du 3ème colloque national des aires marines protégées. Présentation orale, atelier 3 « Modalités d'association entre recherche et AMP ». Brest, 6-8 octobre 2015, 12 pages.

Berkenbusch, K., Rowden, A.A., Myers, T.E., 2007. Interactions between seagrasses and burrowing ghost shrimps and their influence on infaunal assemblages. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 341, 70–84. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.10.026

Berkström, C., Jörgensen, T., Hellström, M., 2013. Ecological connectivity and niche differentiation between two closely related fish species in the mangrove-seagrass-coral reef continuum. Mar. Ecol. Prog. Ser. 477, 201–215. https://doi.org/10.3354/meps10171

Berto, D., Boscolo Brusà, R., Cacciatore, F., Covelli, S., Rampazzo, F., Giovanardi, O., Giani, M., 2012. Tin free antifouling paints as potential contamination source of metals in sediments and gastropods of the southern Venice lagoon. Continental Shelf Research 45, 34–41. https://doi.org/10.1016/j.csr.2012.05.017

Bestelmeyer, B.T., 2006. Threshold Concepts and Their Use in Rangeland Management and Restoration: The Good, the Bad, and the Insidious. Restor Ecology 14, 325–329. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2006.00140.x

Bestelmeyer, B.T., Ellison, A.M., Fraser, W.R., Gorman, K.B., Holbrook, S.J., Laney, C.M., Ohman, M.D., Peters, D.P.C., Pillsbury, F.C., Rassweiler, A., Schmitt, R.J., Sharma, S., 2011. Analysis of abrupt transitions in ecological systems. Ecosphere 2, art129. https://doi.org/10.1890/ES11-00216.1

Beyer, H.L., Kennedy, E.V., Beger, M., Chen, C.A., Cinner, J.E., Darling, E.S., Eakin, C.M., Gates, R.D., Heron, S.F., Knowlton, N., Obura, D.O., Palumbi, S.R., Possingham, H.P., Puotinen, M., Runting, R.K., Skirving, W.J., Spalding, M., Wilson, K.A., Wood, S., Veron, J.E., Hoegh-Guldberg, O., 2018. Risk-sensitive planning for conserving coral reefs under rapid climate change. Conservation Letters 11, e12587. https://doi.org/10.1111/conl.12587

Biggs, R., Carpenter, S.R., Brock, W.A., 2009. Turning back from the brink: Detecting an impending regime shift in time to avert it. PNAS 106, 826–831. https://doi.org/10.1073/pnas.0811729106

Bigot, L., Chabanet, P., Cuet, P., Cauvin, B., Durville, P., Mulochau, T., Naim, O., Nicet, J.B., Tessier, E., Thomassin, B., Wickel, J., 2019. Chapter 13 - French Territories in the Western Indian Ocean, in: Sheppard, C. (Ed.), World Seas: An Environmental Evaluation (Second Edition). Academic Press, pp. 279–302. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-100853-9.00011-7

Birch, T., Reyes, E., 2018. Forty years of coastal zone management (1975–2014): Evolving theory, policy and practice as reflected in scientific research publications. Ocean & Coastal Management 153, 1–11. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.12.003

Birk, S., Bonne, W., Borja, A., Brucet, S., Courrat, A., Poikane, S., Solimini, A., van de Bund, W., Zampoukas, N., Hering, D., 2012. Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. Ecological Indicators 18, 31–41. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2011.10.009

Bishop, N., n.d. The Effects of Multiple Abiotic Stressors on the Susceptibility of the Seagrass *Thalassia Testudinum* to *Labyrinthula* sp., the Causative Agent of Wasting Disease 107.

Biodiversity Indicators Partnership, 2010. BIP Biodiversity Indicators.

Birk S., Bonne W., Borja A., Brucet S., Courrat A., Poikane S., Solimini A., van de Bund W., Zampoukas N. & Hering D., 2012. Three hundred ways to assess Europe's surface waters: An almost complete overview of biological methods to implement the Water Framework Directive. Ecological Indicators 18: 31-41.

Björk, M., McLeod, E., Short, F., Beer, S., IUCN--The World Conservation Union, IUCN Resilience Science Group, 2008. Managing seagrasses for resilience to climate change. World Conservation Union (IUCN), Gland.

Bjorndal, K.A., 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. Mar. Biol. 56, 147–154. https://doi.org/10.1007/BF00397131

Blanfuné, A., Thibaut, T., Boudouresque, C.F., Mačić, V., Markovic, L., Palomba, L., Verlaque, M., Boissery, P., 2017. The CARLIT method for the assessment of the ecological quality of European Mediterranean waters: Relevance, robustness and possible improvements. Ecological Indicators 72, 249–259. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2016.07.049

Blott, S.J., Pye, K., 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Earth Surf. Process. Landforms 26, 1237–1248. https://doi.org/10.1002/esp.261

Boese, B.L., 2002. Effects of recreational clam harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) and associated infaunal invertebrates: in situ manipulative experiments. Aquatic Botany 73, 63–74. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00004-9

Bonanno, G., Raccuia, S.A., 2018a. Seagrass *Halophila stipulacea*: Capacity of accumulation and biomonitoring of trace elements. Science of The Total Environment 633, 257–263. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.196

Bonanno, G., Raccuia, S.A., 2018b. Comparative assessment of trace element accumulation and bioindication in seagrasses Posidonia oceanica, *Cymodocea nodosa* and *Halophila stipulacea*. Marine Pollution Bulletin 131, 260–266. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.04.039

Bonham, C.A., Sacayon, E., Tzi, E., 2008. Protecting imperiled "paper parks": potential lessons from the Sierra Chinajá, Guatemala. Biodivers Conserv 17, 1581–1593. https://doi.org/10.1007/s10531-008-9368-6

Bonola, M., Girondot, M., Robin, J.-P., Martin, J., Siegwalt, F., Jeantet, L., Lelong, P., Grand, C., Chambault, P., Etienne, D., Gresser, J., Hielard, G., Arqué, A., Régis, S., Lecerf, N., Frouin, C., Lefebvre, F., Sutter, E., Vedie, F., Barnerias, C., Thieulle, L., Bordes, R., Guimera, C., Aubert, N., Bouaziz, M., Pinson, A., Flora, F., Duru, M., Benhalilou, A., Murgale, C., Maillet, T., Andreani, L., Campistron, G., Sikora, M., Rateau, F., George, F., Eggenspieler, J., Woignier, T., Allenou, J.-P., Louis-Jean, L., Chanteur, B., Béranger, C., Crillon, J., Brador, A., Habold, C., Maho, Y.L., Chevallier, D., 2019. Fine scale geographic residence and annual primary production drive body condition of wild immature green turtles (*Chelonia mydas*) in Martinique Island (Lesser Antilles). Biology Open 8. https://doi.org/10.1242/bio.048058

Borja, A., Bricker, S.B., Dauer, D.M., Demetriades, N.T., Ferreira, J.G., Forbes, A.T., Hutchings, P., Jia, X., Kenchington, R., Marques, J.C., Zhu, C., 2008. Overview of integrative tools and methods in assessing ecological integrity in estuarine and coastal systems worldwide. Marine Pollution Bulletin 56, 1519–1537. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.07.005

Borja, A., Dauer, D.M., 2008. Assessing the environmental quality status in estuarine and coastal systems: Comparing methodologies and indices. Ecological Indicators 8, 331–337. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.05.004

Borja, A., Elliott, M., Andersen, J.H., Berg, T., Carstensen, J., Halpern, B.S., Heiskanen, A.-S., Korpinen, S., Lowndes, J.S.S., Martin, G., Rodriguez-Ezpeleta, N., 2016. Overview of Integrative Assessment of Marine Systems: The Ecosystem Approach in Practice. Front. Mar. Sci. 3. https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00020

Borowitzka, M.A., Lavery, P.S., van Keulen, M., 2006. Epiphytes of Seagrasses, in: LARKUM, A.W.D., ORTH, R.J., DUARTE, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 441–461. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_19

Bortolus, A., Iribarne, O.O., Martínez, M.M., Martinez, M.M., 1998. Relationship between Waterfowl and the Seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern Atlantic Coastal Lagoon. Estuaries 21, 710. https://doi.org/10.2307/1353275

Bosley, K.L., Wainright, S.C., 1999. Effects of preservatives and acidification on the stable isotope ratios (15N:14N, 13C:12C) of two species of marine animals 56, 5.

Boström, C., Jackson, E.L., Simenstad, C.A., 2006. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. Estuarine, Coastal and Shelf Science 68, 383–403. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.026

Bouchon, C., Lemoine, S., Dromard, C., Bouchon-Navaro, Y., 2016. Level of contamination by metallic trace elements and organic molecules in the seagrass beds of Guadeloupe Island. Environ Sci Pollut Res 23, 61–72. https://doi.org/10.1007/s11356-015-5682-1

Bouchon, C., Bouchon-Navarro, Y., Louis, M., Portillo, P., 2003. Manuel technique d'étude des récifs coralliens de la région Caraïbe. Université des Antilles et de la Guyane, 56 pages.

Bouchon, C., Mellinger J., Bouchon-Navaro, Y., 2015. *Halophila stipulacea* : une espèce invasive de Phanérogame marine dans les Antilles, 18 pages.

Bosserelle, P., Kerninon, F., 2015. Suivi des herbiers de phanérogames marines de Wallis. Compte-rendu de la mission terrain réalisée en septembre 2015. Rapport interne STE, 53 pages.

Bourjea, J., Frappier, J., Quillard, M., Ciccione, S., Roos, D., Hughes, G., Grizel, H., 2007. Mayotte Island: another important green turtle nesting site in the southwest Indian Ocean. Endang. Species. Res. 3, 273–282. https://doi.org/10.3354/esr00053

Bourque, A.S., Fourqurean, J.W., 2013. Variability in herbivory in subtropical seagrass ecosystems and implications for seagrass transplanting. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 445, 29–37. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2013.03.014

Boyé, A., Legendre, P., Grall, J., Gauthier, O., 2017. Constancy despite variability: Local and regional macrofaunal diversity in intertidal seagrass beds. Journal of Sea Research 130, 107–122. https://doi.org/10.1016/j.seares.2017.06.004

Brackup, I., Capone, D.G., 1985. The effect of several metal and organic pollutants on nitrogen fixation (acetylene reduction) by the roots and rhizomes of *Zostera marina* L. Environmental and Experimental Botany 25, 145–151. https://doi.org/10.1016/0098-8472(85)90020-6

Brandano, M., Cuffaro, M., Mateu-Vicens, G., Petricca, P., Stagno, V., gaglianone, giovanni, 2018. Quantifying the contribute of seagrass carbonate factory from Paleocene to Present 20, 4947.

Brodie, J., Williamson, C.J., Smale, D.A., Kamenos, N.A., Mieszkowska, N., Santos, R., Cunliffe, M., Steinke, M., Yesson, C., Anderson, K.M., Asnaghi, V., Brownlee, C., Burdett, H.L., Burrows, M.T., Collins, S., Donohue, P.J.C., Harvey, B., Foggo, A., Noisette, F., Nunes, J., Ragazzola, F., Raven, J.A., Schmidt, D.N., Suggett, D., Teichberg, M., Hall-Spencer, J.M., 2014. The future of the northeast Atlantic benthic flora in a high CO 2 world. Ecol Evol 4, 2787–2798. https://doi.org/10.1002/ece3.1105

Bulskaya, I., Volchek, A., 2014. Inorganic constituents in surface runoff from urbanised areas in winter: the case study of the city of Brest, Belarus. Oceanologia 56, 373–383. https://doi.org/10.5697/oc.56-2.373

Bunn, S.E., Loneragan, N.R., Kempster, M.A., 1995. Effects of acid washing on stable isotope ratios of C and N in penaeid shrimp and seagrass: Implications for food-web studies using multiple stable isotopes. Limnol. Oceanogr. 40, 622–625. https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.3.0622

Burger, J., 2006. Bioindicators: A Review of Their Use in the Environmental Literature 1970–2005. Environmental Bioindicators 1, 136–144. https://doi.org/10.1080/15555270600701540

Burkett, V.R., Wilcox, D.A., Stottlemyer, R., Barrow, W., Fagre, D., Baron, J., Price, J., Nielsen, J.L., Allen, C.D., Peterson, D.L., Ruggerone, G., Doyle, T., 2005. Nonlinear dynamics in ecosystem response to climatic change: Case studies and policy implications. Ecological Complexity 2, 357–394. https://doi.org/10.1016/j.ecocom.2005.04.010

Burkholder, J.M., Tomasko, D.A., Touchette, B.W., 2007. Seagrasses and eutrophication. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 46–72. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024

Burkholder, D.A., Heithaus, M.R., Fourqurean, J.W., Wirsing, A., Dill, L.M., 2013. Patterns of top-down control in a seagrass ecosystem: could a roving apex predator induce a behaviour-mediated trophic cascade? Journal of Animal Ecology 82, 1192–1202. https://doi.org/10.1111/1365-2656.12097

Burnett, M., Patterson, C.C., 1980. Analysis of Natural and Industrial Lead in Marine Ecosystems, in: Lead in the Marine Environment. Elsevier, pp. 15–30. https://doi.org/10.1016/B978-0-08-022960-7.50007-5

Cabaço, S., Alexandre, A., Santos, R., 2005. Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 298, 123–129. https://doi.org/10.3354/meps298123

Cambridge, M.L., McComb, A.J., 1984. The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. Aquatic Botany 20, 229–243. https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90089-5

Camp, D.K., Cobb, S.P., van Breedveld, J.F., 1973. Overgrazing of Seagrasses by a Regular Urchin, "*Lytechinus variegatus*." BioScience 23, 37–38. https://doi.org/10.2307/1296366

Campbell, S.J., McKenzie, L.J., Kerville, S.P., 2006. Photosynthetic responses of seven tropical seagrasses to elevated seawater temperature. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 330, 455–468. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2005.09.017

Campbell, S.J., McKenzie, L.J., Kerville, S.P., Bité, J.S., 2007. Patterns in tropical seagrass photosynthesis in relation to light, depth and habitat. Estuarine, Coastal and Shelf Science 73, 551–562. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.02.014

Campbell, J.E., Fourqurean, J.W., 2014. Ocean acidification outweighs nutrient effects in structuring seagrass epiphyte communities. Journal of Ecology 102, 730–737. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12233

Canfield, R.H. 1941. Application of the line interception method in sampling range vegetation. J. Forestry 39:388-394.

CAPSE Nord., CORTEX., EEL., 2015. Analyse de l'extension et de la dynamique des herbiers de Déva et de Kanuméra. Phase 2 : Cartographie et analyse, 68 pages + annexes.

Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67. https://doi.org/10.1038/nature11148

Carignan, V., Villard, M.-A., 2002. Selecting indicator species to monitor ecological integrity: a review. Environ Monit Assess 78, 45–61. https://doi.org/10.1023/a:1016136723584

Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Longstaff, B.J., Waycott, M., Abal, E.G., Mckenzie, L.J., Long, W.J.L., 2002. Seagrass habitats of Northeast Australia: Models of key processes and controls [WWW Document]. URL https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2002/00000071/00000003/art00002# (accessed 4.13.20).

Carruthers, T., Jacome, G., Barnes, P., 2003. Seagrass habitats of bocas del Toro, Panama. A balance between river, mangrove and coral influences. 31st scientific meeting of the association of marine laboratories of the Caribbean, Trinidad, Poster.

Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Kendrick, G.A., Waycott, M., Walker, D.I., Cambridge, M.L., 2007. Seagrasses of south–west Australia: A conceptual synthesis of the world's most diverse and extensive seagrass meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 21–45. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.036

Carruthers, T.J.B., van Tussenbroek, B.I., Dennison, W.C., 2005. Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 191–199. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015

Castro, P., Valiela, I., Freitas, H., 2007. Eutrophication in Portuguese estuaries evidenced by $\delta^{15}N$ of macrophytes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 351, 43–51. https://doi.org/10.3354/meps07173

Catalano, A.S., Lyons-White, J., Mills, M.M., Knight, A.T., 2019. Learning from published project failures in conservation. Biological Conservation 238, 108223. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2019.108223

Chalifour, J., 2017. Suivi de l'état de santé des communautés coralliennes et des herbiers de la RNN de Saint-Martin, État des lieux 2016 et évolution 2007-2016, 22 pages + annexes.

Chaloupka, M., Bjorndal, K.A., Balazs, G.H., Bolten, A.B., Ehrhart, L.M., Limpus, C.J., Suganuma, H., Troëng, S., Yamaguchi, M., 2008. Encouraging outlook for recovery of a once severely exploited marine megaherbivore. Global Ecology and Biogeography 17, 297–304. https://doi.org/10.1111/j.1466-8238.2007.00367.x

Chambault, P., Dalleau, M., Nicet, J.-B., Mouquet, P., Ballorain, K., Jean, C., Ciccione, S., Bourjea, J., 2020. Contrasted habitats and individual plasticity drive the fine scale movements of juvenile green turtles in coastal ecosystems. Mov Ecol 8, 1. https://doi.org/10.1186/s40462-019-0184-2

Chavaud, S., Le Bellour, A., Diaz, N., 2005. Cartographie des biocénoses marines côtières du lagon du Grand Cul-de-Sac Marin. Rapport du Bureau d'étude TBM, Télédection et Biologie Marine, 24 pages.

Chevassus-au-Louis, B., Salles, J.M., Bielsa, S., Richard, D., Martin, G. & Pujol, J.L., 2009. Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Contribution à la décision publique Centre d'analyse stratégique, 378 pages.

Christiaen, B., Bernard, R.J., Mortazavi, B., Cebrian, J., Ortmann, A.C., 2014. The degree of urbanization across the globe is not reflected in the $\delta^{15}N$ of seagrass leaves. Marine Pollution Bulletin 83, 440–445. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.024

Christianen, M.J.A., Govers, L.L., Bouma, T.J., Kiswara, W., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., Katwijk, M.M. van, 2012. Marine megaherbivore grazing may increase seagrass tolerance to high nutrient loads. Journal of Ecology 100, 546–560. https://doi.org/10.1111/j.1365-2745.2011.01900.x

Christianen, M.J.A., van Belzen, J., Herman, P.M.J., van Katwijk, M.M., Lamers, L.P.M., van Leent, P.J.M., Bouma, T.J., 2013. Low-Canopy Seagrass Beds Still Provide Important Coastal Protection Services. PLoS ONE 8, e62413. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0062413

Christianen, M.J.A., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., Lamers, L.P.M., van Katwijk, M.M., van der Heide, T., Mumby, P.J., Silliman, B.R., Engelhard, S.L., van de Kerk, M., Kiswara, W., van de Koppel, J., 2014. Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. Proc. R. Soc. B 281, 20132890. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2890

Christianen, M.J.A., Smulders, F.O.H., Engel, M.S., Nava, M.I., Willis, S., Debrot, A.O., Palsbøll, P.J., Vonk, J.A., Becking, L.E., 2019. Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. J Ecol 107, 45–57. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021

Claireaux, G., Saffache, P., Pamphile, R-P., 2020. « Recherche scientifique en Outre-mer : Excellence et pertinence à l'épreuve de la pandémie de covid-19 ». Outremers360. https://outremers360.com/societe/expertise-covid-19-la-recherche-scientifique-en-outre-mer-excellence-et-pertinence-a-lepreuve-de-la-pandemie-episode-14?utm_source=rss&utm_medium=rss&utm_campaign=expertise-covid-19-la-recherche-scientifique-en-outre-mer-e.

Cleguer, C., 2010. Le dugong (*Dugong dugon*), monographie de l'espèce, état des lieux des connaissances et des méthodologies d'études. Propositions d'actions en vue d'améliorer les connaissances relatives au dugong en Nouvelle-Calédonie 114.

Cleguer, C., Garrigue, C., Fuentes, M.M.P.B., Everingham, Y., Hagihara, R., Hamann, M., Payri, C., Marsh, H., 2017. Drivers of change in the relative abundance of dugongs in New Caledonia. wilr 44, 365–376. https://doi.org/10.1071/WR16133

Cleguer, C., Grech, A., Garrigue, C., Marsh, H., 2015. Spatial mismatch between marine protected areas and dugongs in New Caledonia. Biological Conservation 184, 154–162. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2015.01.007

Cloern, J., 2001. Our evolving conceptual model of the coastal eutrophication problem. Mar. Ecol. Prog. Ser. 210, 223–253. https://doi.org/10.3354/meps210223

Code de l'environnement de la Province Sud 2009, 329 pages + annexes.

Coles, R.G., Fortes, M., 2001. Protecting seagrass – approaches and methods, in: Global Seagrass Research Methods. Elsevier, pp. 445–463. https://doi.org/10.1016/B978-044450891-1/50024-4

Cole, M.L., Kroeger, K.D., Mcclelland, J.W., Valiela, I., 2006. Effects of Watershed Land use on Nitrogen Concentrations and δ^{15} Nitrogen in Groundwater. Biogeochemistry 77, 199–215. https://doi.org/10.1007/s10533-005-1036-2

Coles, R.G., Rasheed, M.A., McKenzie, L.J., Grech, A., York, P.H., Sheaves, M., McKenna, S., Bryant, C., 2015. The Great Barrier Reef World Heritage Area seagrasses: Managing this iconic Australian ecosystem resource

for the future. Estuarine, Coastal and Shelf Science 153, A1–A12. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.07.020

Coles et al., 2016. Dispersion of seagrass propagules and connectivity among meadows in The Great Barrier Reef World Heritage Area, Queensland, Australia. Oral presentation, IBSW12.

Collier, C.J., Lavery, P.S., Ralph, P.J., Masini, R.J., 2009. Shade-induced response and recovery of the seagrass *Posidonia sinuosa*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 370, 89–103. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.12.003

Collier, C.J., Waycott, M., 2009. Drivers of Change to Seagrass Distributions and Communities on the Great Barrier Reef: literature review and gaps analysis [WWW Document]. URL https://www.semanticscholar.org/paper/Drivers-of-Change-to-Seagrass-Distributions-and-on-Collier-Waycott/cfe98b58cc03aa6095e883dcea21de4b6c934d81 (accessed 4.13.20).

Collier, C.J., Waycott, M., Ospina, A.G., 2012. Responses of four Indo-West Pacific seagrass species to shading. Marine Pollution Bulletin 65, 342–354. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.06.017

Collier, C., Devlin, M., Langlois, L., Petus, C., McKenzie, L. Petus, C, Texeira da Silva, E., McMahon, K, Adams, M, O'Brien, K., Statton, J. and Waycott, M. 2014. Thresholds and indicators of declining water quality as tools for tropical seagrass management. Report to the National Environmental Research Program. Reef and Rainforest Research Centre Limited, Cairns, 46 pages.

Collier, C.J., Waycott, M., 2014. Temperature extremes reduce seagrass growth and induce mortality. Marine Pollution Bulletin 83, 483–490. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.050

Comte, 2012. Expertise hydrologique pour la gestion de la lentille d'eau douce et des captages AEP de l'île d'Uvea, territoire de Wallis et Futuna. Synthèse hydrogéologique préliminaire à la modélisation de la lentille. Rapport intermédiaire, 36 pages.

Commissariat général au développement durable, 2019. Rapport de synthèse, L'environnement en France, La Documentation Française (ed.).

Connolly, R.M., Smith, T.M., Maxwell, P.S., Olds, A.D., Macreadie, P.I., Sherman, C.D.H., 2018. Highly Disturbed Populations of Seagrass Show Increased Resilience but Lower Genotypic Diversity. Front Plant Sci 9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00894

Contamin, R., Ellison, A.M., 2009. Indicators of regime shifts in ecological systems: What do we need to know and when do we need to know it. Ecological Applications 19, 799–816. https://doi.org/10.1890/08-0109.1

Corlett, H., Jones, B., 2007. Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments. Sedimentary Geology 194, 245–262. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.06.010

Cornelisen, C.D., Thomas, F.I.M., 2002. Ammonium uptake by seagrass epiphytes: Isolation of the effects of water velocity using an isotope label. Limnology and Oceanography 47, 1223–1229. https://doi.org/10.4319/lo.2002.47.4.1223

CORTEX & CAPSE, 2014. Etat initial des herbiers de phanérogames marines de la baie de Kouéta dans le cadre de l'extension du site provincial de stockage des déchets inertes en baie de Koutio-Kouéta (Nouméa) Suivi 0 : État de référence, 16 pages.

CORTEX, 2018. Réseau d'Observation des Récifs Coralliens de Nouvelle-Calédonie (RORC) Campagne de suivi 2017-2018, 80 pages + annexes.

CORTEX et Sea Coast, 2016. Diagnostic environnemental des communautés récifales et herbiers de phanérogames marines. Suivi n°6 - Avril 2016. Suivi environnemental suite aux travaux de réhabilitation de la plage de la baie des Citrons (Nouméa), 60 pages.

Cortés, J., Fonseca, A.C., Nivia-Ruiz, J., Nielsen-Muñoz, V., Samper-Villarreal, J., Salas, E., Martínez, S., Zamora-Trejos, P., 2010. Monitoring coral reefs, seagrasses and mangroves in Costa Rica (CARICOMP). Rev. Biol. Trop. 58 Suppl 3, 1–22.

Cortés, J., Oxenford, H.A., van Tussenbroek, B.I., Jordán-Dahlgren, E., Cróquer, A., Bastidas, C., Ogden, J.C., 2019. The CARICOMP Network of Caribbean Marine Laboratories (1985–2007): History, Key Findings, and Lessons Learned. Front. Mar. Sci. 5, 519. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00519

Costanza, R., Mageau, M., 1999. What is a healthy ecosystem? Aquatic Ecology 33, 105–115. https://doi.org/10.1023/A:1009930313242

Costanza, R., de Groot, R., Sutton, P., van der Ploeg, S., Anderson, S.J., Kubiszewski, I., Farber, S., Turner, R.K., 2014. Changes in the global value of ecosystem services. Global Environmental Change 26, 152–158. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2014.04.002

Coyer, J.A., Hoarau, G., Kuo, J., Tronholm, A., Veldsink, J., Olsen, J.L., 2013. Phylogeny and temporal divergence of the seagrass family Zosteraceae using one nuclear and three chloroplast loci. Systematics and Biodiversity 11, 271–284. https://doi.org/10.1080/14772000.2013.821187

Creed, J.C., Amado Filho, G.M., 1999. Disturbance and recovery of the macroflora of a seagrass (*Halodule wrightii* Ascherson) meadow in the Abrolhos Marine National Park, Brazil: an experimental evaluation of anchor damage. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 235, 285–306. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00188-9

Creed, J.C., Samper-Villarreal, J., 2019. Clarification of the nomenclature of the seagrass *Halophila baillonii* Ascherson. Aquat. Bot. 154, 42–44. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.01.002

Créocean, 2017. Suivi de l'état de santé des Réserves Naturelles Marines de Guadeloupe et Saint-Barthélemy - État des lieux 2016 et évolution 2007-2016.

Créocéan, 2019. District de la Guadeloupe 2018-2021 au titre de la DCE : Physico-chimie, phytoplancton, communautés coralliennes et herbiers. ANNEE 2018. Document préliminaire au rapport de synthèse 2018 : Prérequis et méthodologies. Version mise à jour : janvier 2019 (bon de commande 2018MA04/L1/2018-03).

Cullen-Unsworth, L.C., Nordlund, L.M., Paddock, J., Baker, S., McKenzie, L.J., Unsworth, R.K.F., 2014. Seagrass meadows globally as a coupled social–ecological system: Implications for human wellbeing. Marine Pollution Bulletin 83, 387–397. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.001

Cunha, A.H., Marbá, N.N., Katwijk, M.M. van, Pickerell, C., Henriques, M., Bernard, G., Ferreira, M.A., Garcia, S., Garmendia, J.M., Manent, P., 2012. Changing Paradigms in Seagrass Restoration. Restoration Ecology 20, 427–430. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00878.x

Currie, D.E., Wowk, K., 2009. Climate Change and CO2 in the Oceans and Global Oceans Governance. Carbon & Climate Law Review 3, 18. https://doi.org/10.21552/CCLR/2009/4/110

Cuvillier, A., 2016. Dynamique et fonctionnement des herbiers marins dans un complexe récifal anthropisé (île de la Réunion, océan Indien), 243 pages.

Cuvillier, A., Hoarau, L., Patrick, F., Bruggemann, J.H., Letourneur, Y., 2016. Seagrass beds as feeding territory for farming Stegastes spp. (Pomacentridae). Marine Biodiversity Records 46. https://doi.org/10.1007/s12526-015-0405-x

Cuvillier, A., Villeneuve, N., Cordier, E., Kolasinski, J., Maurel, L., Farnier, N., Frouin, P., 2017. Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, south western Indian Ocean). Estuarine, Coastal and Shelf Science 184, 90–101. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2016.10.046

Czerny, A.B., Dunton, K.H., 1995. The effects of in situ light reduction on the growth of two subtropical seagrasses, *Thalassia testudinum* and *Halodule wrightii*. Estuaries 18, 418–427. https://doi.org/10.2307/1352324

Dachs, J., Méjanelle, L., 2010. Organic Pollutants in Coastal Waters, Sediments, and Biota: A Relevant Driver for Ecosystems During the Anthropocene? Estuaries and Coasts 33, 1–14. https://doi.org/10.1007/s12237-009-9255-8

Dale, P., Sporne, I., Knight, J., Sheaves, M., Eslami-Andergoli, L., Dwyer, P., 2019. A conceptual model to improve links between science, policy and practice in coastal management. Marine Policy 103, 42–49. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2019.02.029

Dawes, C.J., Bird, K., Durako, M., Goddard, R., Hoffman, W., McIntosh, R., 1979. Chemical fluctuations due to seasonal and cropping effects on an algal-seagrass community. Aquatic Botany 6, 79–86. https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90052-4

Dawes, C.J., Lobban, C.S., Tomasko, D.A., 1989. A comparison of the physiological ecology of the seagrasses *Halophila decipiens* ostenfeld and H. Johnsonii eiseman from Florida. Aquatic Botany 33, 149–154. https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90028-4

De Falco, G., Ferrari, S., Cancemi, G., Baroli, M., 2000. Relationship between sediment distribution and *Posidonia oceanica* seagrass. Geo-Marine Letters 20, 50–57. https://doi.org/10.1007/s003670000030

de la Torre-Castro, M., Di Carlo, G., Jiddawi, N.S., 2014. Seagrass importance for a small-scale fishery in the tropics: The need for seascape management. Marine Pollution Bulletin 83, 398–407. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.034

de la Torre-Castro, M., Rönnbäck, P., 2004. Links between humans and seagrasses—an example from tropical East Africa. Ocean & Coastal Management 47, 361–387. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2004.07.005

Debrot A.O., Hylkema, A., Vogelaar, W., Meesters, H.W.G., Engel, M.S., de León, R., et al. 2012. Baseline surveys of Lac Bay benthic and fish communities, Bonaire. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 376:17–25.

DG Environment, 2017. Reporting under Article 17 of the Habitats Directive: Explanatory notes and guidelines for the period 2013-2018. Brussels, 187 pages.

Dedeken, M., Ballorain, K., 2015. Les herbiers marins de Mayotte : état des lieux des herbiers intertidaux en 2014. Parc naturel marin de Mayotte / Agence des aires marines protégées, 22 pages.

Delnatte, C., Wynne, M.J., 2016. A revised checklist of marine algae and seagrasses of Martinique, French West Indies. Nova Hedwig. 103, 415–440. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0364

Demers, M.-C.A., Davis, A.R., Knott, N.A., 2013. A comparison of the impact of 'seagrass-friendly' boat mooring systems on *Posidonia australis*. Marine Environmental Research 83, 54–62. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.10.010

Den Hartog, C., 1964. An approach to the taxonomy of the sea-grass genus *Halodule* Endl. (Potamogetonaceae). Blumea - Biodiversity, Evolution and Biogeography of Plants 12, 289–312.

Den Hartog, C., 1970. The sea-grasses of the world. Amsterdam, London: North-Holland Publishing Company 1970. 275 pp. Hfl. 55.—. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 56, 141–141. https://doi.org/10.1002/iroh.19710560139

Dennison, W.C., 1987. Effects of light on seagrass photosynthesis, growth and depth distribution. Aquatic Botany 27, 15–26. https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90083-0

Dennison, W.C., Orth, R.J., Moore, K.A., Stevenson, J.C., Carter, V., Kollar, S., Bergstrom, P.W., Batiuk, R.A., 1993. Assessing Water Quality with Submersed Aquatic VegetationHabitat requirements as barometers of Chesapeake Bay health. BioScience 43, 86–94. https://doi.org/10.2307/1311969

Deter, J., Lozupone, X., Inacio, A., Boissery, P., Holon, F., 2017. Boat anchoring pressure on coastal seabed: Quantification and bias estimation using AIS data. Marine Pollution Bulletin 123, 175–181. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.065

Dewsbury, B.M., Bhat, M., Fourqurean, J.W., 2016. A review of seagrass economic valuations: Gaps and progress in valuation approaches. Ecosystem Services 18, 68–77. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.02.010

Diaz-Pulido, G., McCook, L., Larkun, A., Lotze, H., Raven, J., Schaffelke, B., Smith, J., Steneck, R., 2007. Vulnerability of macroalgae of the Great Barrier Reef to climate change. pp. 153–192.

Diez, S.M., Patil, P.G., Morton, J., Rodriguez, D.J., Vanzella, A., Robin, D.V., Maes, T., Corbin, C., 2019. Marine Pollution in the Caribbean: Not a Minute to Waste. Washington, D.C.: World Bank Group.

Digiantonio, G., Blum, L., McGlathery, K., van Dijk, K., Waycott, M., 2020. Genetic mosaicism and population connectivity of edge-of-range *Halodule wrightii* populations. Aquatic Botany 161, 103161. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2019.103161

Dirberg G, 2005. Rapport intermédiaire stage ZoNéCo: Cartographie des herbiers à phanérogames de Nouvelle-Calédonie & Cartographie des habitats récifo-lagonaires des sites « Pêcherie Récifale », 28 pages.

Direction de l'Environment, de l'Amenagement et du Logement – Guadeloupe et Martinique (DEAL), 2011. Diagnostic sur l'invasion biologique aux Antilles Francaises. In: Diagnosis of biological invasion in the French Antilles, Pointe de Jaham, Martinique, vol. 3, 143 pages.

Directive 2008/56/EC of the European Parliament and of the Council of 17 June 2008 establishing a framework for community action in the field of marine environmental policy (Marine Strategy Framework Directive). Official Journal of the European Union. L164: 119–140

Directive 92/43/EEC of 21 May 1992 on the conservation of natural habitats and of wild fauna and flora. Official Journal of the European Union. L206: 7–50.

Djakouré, S., Araujo, M., Hounsou-Gbo, A., Noriega, C., Bourlès, B., 2017. On the potential causes of the recent Pelagic Sargassum blooms events in the tropical North Atlantic Ocean. Biogeosciences Discuss. 1–20. https://doi.org/10.5194/bg-2017-346

Doney, S.C., Ruckelshaus, M., Emmett Duffy, J., Barry, J.P., Chan, F., English, C.A., Galindo, H.M., Grebmeier, J.M., Hollowed, A.B., Knowlton, N., Polovina, J., Rabalais, N.N., Sydeman, W.J., Talley, L.D., 2012. Climate change impacts on marine ecosystems. Annual Review of Marine Science 4, 11–37. https://doi.org/10.1146/annurev-marine-041911-111611

Drifmeyer, J.E., 1981. UrchinLytechinus variegatus grazing on eelgrass, *Zostera marina*. Estuaries 4, 374–375. https://doi.org/10.2307/1352163

Dromard, C.R., Vaslet, A., Gautier, F., Bouchon-Navaro, Y., Harmelin-Vivien, M., Bouchon, C., 2017. Resource use by three juvenile scarids (*Cryptotomus roseus*, *Scarus iseri*, *Sparisoma radians*) in Caribbean seagrass beds. Aquatic Botany 136, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.08.003

Duarte, C., 1990. Seagrass nutrient content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 67, 201–207. https://doi.org/10.3354/meps067201

Duarte, C.M., 1991. Seagrass depth limits. Aquatic Botany 40, 363–377. https://doi.org/10.1016/0304-3770(91)90081-F

Duarte, C.M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. Ophelia 41, 87–112. https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422039

Duarte, C., Terrados, J., Agawin, N., Fortes, M., Bach, S., Kenworthy, W., 1997. Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. Mar. Ecol. Prog. Ser. 147, 285–294. https://doi.org/10.3354/meps147285

Duarte, C.M., Chiscano, C.L., 1999. Seagrass biomass and production: a reassessment. Aquatic Botany 65, 159–174. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00038-8

Duarte, C.M., Kirkman, H., 2001. Methods for the measurement of seagrass abundance and depth distribution, in: Global Seagrass Research Methods. Elsevier, pp. 141–153. https://doi.org/10.1016/B978-044450891-1/50008-6

Duarte, C.M., 2002. The future of seagrass meadows. Environmental Conservation 29, 192–206. https://doi.org/10.1017/S0376892902000127

Duarte, C.M., Middelburg, J.J., Caraco, N., 2005. Major role of marine vegetation on the oceanic carbon cycle 9.

Duarte, C.M., Dennison, W.C., Orth, R.J.W., Carruthers, T.J.B., 2008. The Charisma of Coastal Ecosystems: Addressing the Imbalance. Estuaries and Coasts: J CERF 31, 233–238. https://doi.org/10.1007/s12237-008-9038-7

Duarte, C.M., Losada, I.J., Hendriks, I.E., Mazarrasa, I., Marbà, N., 2013. The role of coastal plant communities for climate change mitigation and adaptation. Nature Clim Change 3, 961–968. https://doi.org/10.1038/nclimate1970

Dufour, E., Gerdeaux, D., 2001. Contribution of stable isotopes to fish ecological studies. Cybium Int. J. Ichthyol. 25, 369–382.

Duke, N., McKenzie, J., Wood, A., 2010. Tidal wetland flora of New Caledonia. Uniquest project N°16059. 92 pp.

Dupont, P., Mouquet P., Roos D., Sucré E., Claverie, T., 2017. Cartographie des habitats récifaux des bancs du Geyser et de la Zélée (Canal du Mozambique), 2016. TAAF.

Durako, M.J., 1993. Photosynthetic utilization of CO2(aq) and HCO3 - in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). Marine Biology 115, 373–380. https://doi.org/10.1007/BF00349834

Eckrich, C., Holmquist, J., 2000. Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 201, 199–209. https://doi.org/10.3354/meps201199

Ehlers, A., Worm, B., Reusch, T., 2008. Importance of genetic diversity in eelgrass *Zostera marina* for its resilience to global warming. Marine Ecology Progress Series 355, 1–7. https://doi.org/10.3354/meps07369

Eisenlord, M.E., Groner, M.L., Burge, C., Dawkins, P., Yoshioka, R.M., Fiorenza, E., Giammona, F., Wyllie-Echeverria, S., Harvell D., 2016. A dangerous mix: Strain, dosage, and temperature increase virulence of seagrass wasting disease. Oral presentation, International seagrass biology workshop, 16-21 october 2016, Wales.

Eklöf, J.S., de la Torre-Castro, M., Gullström, M., Uku, J., Muthiga, N., Lyimo, T., Bandeira, S.O., 2008. Sea urchin overgrazing of seagrasses: A review of current knowledge on causes, consequences, and management. Estuarine, Coastal and Shelf Science 79, 569–580. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.005

Elliott, S.A.M., Guérin, L., Pesch, R., Schmitt, P., Meakins, B., Vina-Herbon, C., González-Irusta, J.M., de la Torriente, A., Serrano, A., 2018. Integrating benthic habitat indicators: Working towards an ecosystem approach. Marine Policy 90, 88–94. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2018.01.003

Emer, C., Galetti, M., Pizo, M.A., Jordano, P., Verdú, M., 2019. Defaunation precipitates the extinction of evolutionarily distinct interactions in the Anthropocene. Sci. Adv. 5, eaav6699. https://doi.org/10.1126/sciadv.aav6699

Emmerton, K.S., Callaghan, T.V., Jones, H.E., Leake, J.R., Michelsen, A., Read, D.J., 2001. Assimilation BlackwellScienceLtd and isotopic fractionation of nitrogen by mycorrhizal and nonmycorrhizal subarctic plants. New Phytologist 12.

Engelhard, S.L., Huijbers, C.M., Stewart-Koster, B., Olds, A.D., Schlacher, T.A., Connolly, R.M., 2017. Prioritising seascape connectivity in conservation using network analysis. J Appl Ecol 54, 1130–1141. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12824

Enríquez, S., Schubert, N., 2014. Direct contribution of the seagrass *Thalassia testudinum* to lime mud production. Nat Commun 5, 1–12. https://doi.org/10.1038/ncomms4835

Erftemeijer, P.L.A., Middelburg, J.J., 1993. Sediment-nutrient interactions in tropical seagrass beds: a comparison between a terrigenous and a carbonate sedimentary environment in South Sulawesi (Indonesia). Marine Ecology Progress Series 102, 187–198.

Erftemeijer, P.L.A., 1994. Differences in nutrient concentrations and resources between seagrass communities on carbonate and terrigenous sediments in South Sulawesi, Indonesia 18.

Erftemeijer, P.L.A., Robin Lewis, R.R., 2006. Environmental impacts of dredging on seagrasses: A review. Marine Pollution Bulletin 52, 1553–1572. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.09.006

Erisman, J.W., Sutton, M.A., Galloway, J., Klimont, Z., Winiwarter, W., 2008. How a century of ammonia synthesis changed the world. Nature Geosci 1, 636–639. https://doi.org/10.1038/ngeo325

European Commission, 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the council of 23 october 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy, 72 pages.

European Environment Agency, 1999, Ibid.

European Environment Agency, 2003. Environmental Indicators: Typology and Use in Reporting. EEA, Copenhagen, 20 pages.

Environmental Protection Authority., 2004. http://cfpub.epa.gov/ncer_abstracts/index.cfm/fuseaction/display.highlight/abstract/6055.

Eva, A.N., 1980. Premiocene seagrass communities in the Caribbean, 6 pages.

Fabricius, K.E., Langdon, C., Uthicke, S., Humphrey, C., Noonan, S., De'ath, G., Okazaki, R., Muehllehner, N., Glas, M.S., Lough, J.M., 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. Nature Clim Change 1, 165–169. https://doi.org/10.1038/nclimate1122

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 40, 503–537. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443

FFEM, 2015. Les écosystèmes marins dans la régulation du climat. Fonds Français pour l'Environnement Mondial, Paris, 80 pages.

Feuille marine 2013, Newsletter d'actualités 2011-2012 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°1, 19 pages.

Feuille marine 2016, Newsletter d'actualités 2013-2015 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°2, 21 pages.

Feuille marine 2019, Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3, 32 pages.

Fernandez, J.-M., Ouillon, S., Chevillon, C., Douillet, P., Fichez, R., Gendre, R.L., 2006. A combined modelling and geochemical study of the fate of terrigenous inputs from mixed natural and mining sources in a coral reef lagoon (New Caledonia). Marine Pollution Bulletin 52, 320–331. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2005.09.010

Ferretti, F., Worm, B., Britten, G.L., Heithaus, M.R., Lotze, H.K., 2010. Patterns and ecosystem consequences of shark declines in the ocean: Ecosystem consequences of shark declines. Ecology Letters no-no. https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01489.x

Field, S.A., O'Connor, P.J., Tyre, A.J., Possingham, H.P., 2007. Making monitoring meaningful. Austral Ecol 32, 485–491. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.2007.01715.x

Finlay, J.C., Kendall, C., 2007. Stable Isotope Tracing of Temporal and Spatial Variability in Organic Matter Sources to Freshwater Ecosystems, in: Michener, R., Lajtha, K. (Eds.), Stable Isotopes in Ecology and Environmental Science. Blackwell Publishing Ltd, Oxford, UK, pp. 283–333. https://doi.org/10.1002/9780470691854.ch10

Foley, M.M., Martone, R.G., Fox, M.D., Kappel, C.V., Mease, L.A., Erickson, A.L., Halpern, B.S., Selkoe, K.A., Taylor, P., Scarborough, C., 2015. Using Ecological Thresholds to Inform Resource Management: Current Options and Future Possibilities. Front. Mar. Sci. 2. https://doi.org/10.3389/fmars.2015.00095

Fonseca, M.S., Zieman, J.C., Thayer, G.W., Fisher, J.S., 1983. The role of current velocity in structuring eelgrass (*Zostera marina* L.) meadows. Estuarine, Coastal and Shelf Science 17, 367–380. https://doi.org/10.1016/0272-7714(83)90123-3

Fonseca, M.S., Thayer, G.W., Chester, A.J., Foltz, C., 1984. Impact of Scallop Harvesting on Eelgrass (*Zostera marina*) Meadows: Implications for Management. North American Journal of Fisheries Management 4, 286–293. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1984)4<286:IOSHOE>2.0.CO;2

Fonseca, M., Bell, S., 1998. Influence of physical setting on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 171, 109–121. https://doi.org/10.3354/meps171109

Fonseca, M., Whitfield, P.E., Kelly, N.M., Bell, S.S., 2002. Modeling Seagrass Landscape Pattern and Associated Ecological Attributes. Ecological Applications 12, 218–237. https://doi.org/10.1890/1051-0761(2002)012[0218:MSLPAA]2.0.CO;2

Forbes, G.A., 1996. The diet and feeding ecology of the green sea turtle (*Chelonia mydas*) in an algal-based coral reef community (phd). James Cook University.

Fortes, M.D., 2018. Seagrass ecosystem conservation in Southeast Asia needs to link science to policy and practice. Ocean & Coastal Management 159, 51–56. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2018.01.028

Foster, N.R., Fotheringham, D.G., Brock, D.J., Waycott, M., 2017. A resourceful and adaptable method to obtain data on the status of seagrass meadows. Aquatic Botany 141, 17–21. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.04.006

Fournet, J. 2002. Flore illustrée des phanérogames de Guadeloupe et de Martinique. Nouvelle édition revue et augmentée. CIRAD, Montpellier - Gondwana Editions, 2 vol. (2538 p.) ISBN 2-87614-489-1 ; 2-908490-26-9

Fourqurean, J.W., Moore, T.O., Fry, B., Hollibaugh, J.T., 1997. Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}N$, and $\delta^{13}C$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. Marine Ecology Progress Series 157, 147–157.

Fourqurean, J.W., Rutten, L.M., 2004. The impact of hurricane George on soft-bottom, back reef communities: site- and species-specific effect in south Florida seagrass beds. Bulletin of marine science 75, 20.

Fourqurean, J., Manuel, S., Coates, K., Kenworthy, W., Smith, Sr., 2010. Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. Marine Ecology Progress Series 419, 223–232. https://doi.org/10.3354/meps08853

Fourqurean, J.W., Duarte, C.M., Kennedy, H., Marbà, N., Holmer, M., Mateo, M.A., Apostolaki, E.T., Kendrick, G.A., Krause-Jensen, D., McGlathery, K.J., Serrano, O., 2012. Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. Nature Geosci 5, 505–509. https://doi.org/10.1038/ngeo1477

Franks, J.S., Johnson, D.R., Ko D.S., Sanchez-Rubio, G., Hendon, J.R., Lay, M., 2011. Unprecedented influx of pelagic Sargassum along Caribbean Island coastlines during summer 2011, in Proceedings of the 64th Annual Gulf and Caribbean Fisheries Institute (GCFI, 2011), pp. 6–8.

Frankovich, T.A., Zieman, J.C., 1994. Total epiphyte and epiphytic carbonate production on *Thalassia testudinum* across Florida Bay. Bulletin of Marine Science 54, 679–695.

Frankovich, T.A., Fourqurean, J.W., 1997. Seagrass epiphyte loads along a nutrient availability gradient, Florida Bay, USA. Marine Ecology Progress Series 159, 37–50.

Fränzle, O., 2006. Complex bioindication and environmental stress assessment. Ecological Indicators 6, 114–136. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.08.015

Fromard, F., Michaud, E., 2018. Mangrove une forêt dans la mer, 168 pages.

Frouin, P., Bigot, L., 2008. Herbiers des îles de l'ouest de l'océan Indien (HILOI) : Espaces-ressource de Biodiversité - Rapport de mission préparatoire, Ile de Mayotte, Novembre 2008.

Gabrié, C., Duflos, M., Staub, F., Pascal, N., Cressens, B., Changeux, T., Kulbicki, M., Thomassin, A., Colin, P., 2016. « L'Ifrecor (2000-2015) : 15 ans au service des récifs coralliens, herbiers et mangroves des outre-mer français » Rapport Ifrecor, 124 pages.

Gabrié, C., Secrétariat de l'Ifrecor., 2016. "Programme d'actions 2016-2020 de l'Ifrecor (Phase IV),". http://ifrecor-doc.fr/items/show/1674.

Gacia, E., Granata, T.C., Duarte, C.M., 1999. An approach to measurement of particle flux and sediment retention within seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows. Aquatic Botany 65, 255–268. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00044-3

Gallacher, J., Simmonds, N., Fellowes, H., Brown, N., Gill, N., Clark, W., Biggs, C., Rodwell, L.D., 2016. Evaluating the success of a marine protected area: A systematic review approach. Journal of Environmental Management 183, 280–293. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2016.08.029

Gallegos, M., Merino, M., Marba, N., Durate, C., 1993. Biomass and dynamics of *Thalassia testudinum* in the Mexican Caribbean: elucidating rhizome growth. Mar. Ecol. Prog. Ser. 95, 185–192. https://doi.org/10.3354/meps095185

Gao, K., Zheng, Y., 2010. Combined effects of ocean acidification and solar UV radiation on photosynthesis, growth, pigmentation and calcification of the coralline alga *Corallina sessilis* (Rhodophyta). Global Change Biology 16, 2388–2398. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02113.x

García-Marín, P., Cabaço, S., Hernández, I., Vergara, J.J., Silva, J., Santos, R., 2013. Multi-metric index based on the seagrass *Zostera noltii* (ZoNI) for ecological quality assessment of coastal and estuarine systems in SW Iberian Peninsula. Marine Pollution Bulletin 68, 46–54. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.12.025

Garrigue, C., Patenaude, N., Marsh, H., 2008. Distribution and abundance of the dugong in New Caledonia, southwest Pacific. Marine Mammal Sci 24, 81–90. https://doi.org/10.1111/j.1748-7692.2007.00173.x

Gartner, A., Lavery, P., Smit, A., 2002. Use of d15N signatures of different functional forms of macroalgae and filter-feeders to reveal temporal and spatial patterns in sewage dispersal. Marine Ecology-progress Series - MAR ECOL-PROGR SER 235, 63–73. https://doi.org/10.3354/meps235063

Gattuso, J.-P., Magnan, A., Billé, R., Cheung, W.W.L., Howes, E.L., Joos, F., Allemand, D., Bopp, L., Cooley, S.R., Eakin, C.M., Hoegh-Guldberg, O., Kelly, R.P., Pörtner, H.-O., Rogers, A.D., Baxter, J.M., Laffoley, D., Osborn, D., Rankovic, A., Rochette, J., Sumaila, U.R., Treyer, S., Turley, C., 2015. Contrasting futures for ocean and society from different anthropogenic CO2 emissions scenarios. Science 349, aac4722. https://doi.org/10.1126/science.aac4722

Gauthier, F., Fonctionnement des réseaux trophiques des herbiers à *Thalassia testudinum* en Guadeloupe (Petites Antilles) : apport des isotopes stables et des acides gras. Thèse de doctorat, 202 pages + annexes.

Giakoumis, T., Voulvoulis, N., 2018. A participatory ecosystems services approach for pressure prioritisation in support of the Water Framework Directive. Ecosystem Services 34, 126–135. https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2018.10.007

Giakoumi, S., Hermoso, V., Carvalho, S.B., Markantonatou, V., Dagys, M., Iwamura, T., Probst, W.N., Smith, R.J., Yates, K.L., Almpanidou, V., Novak, T., Ben-Moshe, N., Katsanevakis, S., Claudet, J., Coll, M., Deidun, A., Essl, F., García-Charton, J.A., Jimenez, C., Kark, S., Mandić, M., Mazaris, A.D., Rabitsch, W., Stelzenmüller, V., Tricarico, E., Vogiatzakis, I.N., 2019. Conserving European biodiversity across realms. Conservation Letters 12, e12586. https://doi.org/10.1111/conl.12586

GIEC, 2013. Résumé à l'intention des décideurs, Changements climatiques 2013: Les éléments scientifiques. Contribution du Groupe de travail I au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [sous la direction de Stocker, T.F., D. Qin, G.-K. Plattner, M. Tignor, S. K. Allen, J. Boschung, A. Nauels, Y. Xia, V. Bex et P.M. Midgley]. Cambridge University Press, Cambridge, Royaume-Uni et New York (État de New York), États-Unis d'Amérique.

Giesen, W.B.J.T., Van Katwijk, M.M., Den Hartog, C., 1990. Temperature, salinity, insolation and wasting disease of eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea in the 1930's. Netherlands Journal of Sea Research 25, 395–404. https://doi.org/10.1016/0077-7579(90)90047-K

Gillis, L.G., Bouma, T.J., Jones, C.G., Katwijk, M.M. van, Nagelkerken, I., Jeuken, C.J.L., Herman, P.M.J., Ziegler, A.D., 2014. Potential for landscape-scale positive interactions among tropical marine ecosystems. Marine Ecology Progress Series 503, 289–303. https://doi.org/10.3354/meps10716

Ginger Soproner, 2019. Rapport herbiers marins. KNS. Campagne 2019, 21 pages.

GTN Herbiers Ifrecor-DCE, 2017. Compte – rendu de l'atelier national « Herbiers » IFRECOR-DCE. Séminaire Science-gestion, 6, 7 & 10 avril 2017, Schoelcher, Martinique. Rapport UBO, 26 pages + annexes.

Gobert, S., Sartoretto, S., Rico-Raimondino, V., Andral, B., Chery, A., Lejeune, P., Boissery, P., 2009. Assessment of the ecological status of Mediterranean French coastal waters as required by the Water Framework Directive using the *Posidonia oceanica* Rapid Easy Index: PREI. Marine Pollution Bulletin 58, 1727–1733. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.06.012

Gobert, S., Lepoint, G., Silva, J., Santos, R., Lejeune, P., du Jardin, P., Delvaux, B., Cornelis, J.-T., Richir, J., 2015. A consensual Diving-PAM protocol to monitor *Posidonia oceanica* photosynthesis. https://doi.org/10.7287/peerj.preprints.1067v1

Gonson, C., Pelletier, D., Alban, F., Giraud-Carrier, C., Ferraris, J., 2017. Influence of settings management and protection status on recreational uses and pressures in marine protected areas. Journal of Environmental Management 200, 170–185. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2017.05.051

Gonson, C., Pelletier, D., Gamp, E., Preuss, B., Jollit, I., Ferraris, J., 2016. Decadal increase in the number of recreational users is concentrated in no-take marine reserves. Marine Pollution Bulletin 107, 144–154. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.04.007

Goss, H., Jaskiel, J., Rotjan, R., 2018. *Thalassia testudinum* as a potential vector for incorporating microplastics into benthic marine food webs. Marine Pollution Bulletin 135, 1085–1089. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.024

Govers, L.L., de Brouwer, J.H.F., Suykerbuyk, W., Bouma, T.J., Lamers, L.P.M., Smolders, A.J.P., van Katwijk, M.M., 2014a. Toxic effects of increased sediment nutrient and organic matter loading on the seagrass *Zostera noltii*. Aquatic Toxicology 155, 253–260. https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2014.07.005

Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., de Brouwer, J.H.F., van Katwijk, M.M., 2014b. Eutrophication threatens Caribbean seagrasses – An example from Curaçao and Bonaire. Marine Pollution Bulletin 89, 481–486. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.003

Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., de Brouwer, J.H.F., van Katwijk, M.M., 2014c. Eutrophication threatens Caribbean seagrasses – An example from Curaçao and Bonaire. Marine Pollution Bulletin 89, 481–486. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.003

Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., Eygensteyn, J., de Brouwer, J.H.F., Hendriks, A.J., Huijbers, C.M., van Katwijk, M.M., 2014d. Seagrasses as indicators for coastal trace metal pollution: A global meta-analysis serving as a benchmark, and a Caribbean case study. Environmental Pollution 195, 210–217. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.08.028

Graham, N.A.J., Wilson, S.K., Carr, P., Hoey, A.S., Jennings, S., MacNeil, M.A., 2018. Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. Nature 559, 250–253. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0202-3

Grech, A., Chartrand-Miller, K., Erftemeijer, P., Fonseca, M., McKenzie, L., Rasheed, M., Taylor, H., Coles, R., 2012. A comparison of threats, vulnerabilities and management approaches in global seagrass bioregions. Environ. Res. Lett. 7, 024006. https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/2/024006

Green, E.P., Short, F.T., 2003. World Atlas of Seagrasses. UNEP-WCMC.

Green, R.H., 1993. Application of repeated measures designs in environmental impact and monitoring studies. Austral Ecol 18, 81–98. https://doi.org/10.1111/j.1442-9993.1993.tb00436.x

Grice, A.M., Loneragan, N.R., Dennison, W.C., 1996. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 195, 91–110. https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00096-8

Guinotte, J.M., Fabry, V.J., 2008. Ocean Acidification and Its Potential Effects on Marine Ecosystems. Annals of the New York Academy of Sciences 1134, 320–342. https://doi.org/10.1196/annals.1439.013

Gustafsson, C., Boström, C., 2014. Algal mats reduce eelgrass (*Zostera marin*a L.) growth in mixed and monospecific meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 461, 85–92. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.07.020

Häggroth, S., 2013. Leading Change by Including Stakeholders. Public Admin Rev 73, 550–550. https://doi.org/10.1111/puar.12095

Halpern, B.S., Walbridge, S., Selkoe, K.A., Kappel, C.V., Micheli, F., D'Agrosa, C., Bruno, J.F., Casey, K.S., Ebert, C., Fox, H.E., Fujita, R., Heinemann, D., Lenihan, H.S., Madin, E.M.P., Perry, M.T., Selig, E.R., Spalding, M., Steneck, R., Watson, R., 2008. A Global Map of Human Impact on Marine Ecosystems. Science 319, 948–952. https://doi.org/10.1126/science.1149345

Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world's ocean. Nat Commun 6, 1–7. https://doi.org/10.1038/ncomms8615

Han, Q., Soissons, L.M., Bouma, T.J., van Katwijk, M.M., Liu, D., 2016. Combined nutrient and macroalgae loads lead to response in seagrass indicator properties. Marine Pollution Bulletin 106, 174–182. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.03.004

Hastings, K., Hesp, P., Kendrick, G.A., 1995. Seagrass loss associated with boat moorings at Rottnest Island, Western Australia. Ocean & Coastal Management 26, 225–246. https://doi.org/10.1016/0964-5691(95)00012-Q

Hatton MacDonald, D., Ardeshiri, A., Rose, J.M., Russell, B.D., Connell, S.D., 2015. Valuing coastal water quality: Adelaide, South Australia metropolitan area. Marine Policy 52, 116–124. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2014.11.003

Hauxwell, J., Cebrián, J., Furlong, C., Valiela, I., 2001. Macroalgal Canopies Contribute to Eelgrass (*Zostera marina*) Decline in Temperate Estuarine Ecosystems. Ecology 82, 1007–1022. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2001)082[1007:MCCTEZ]2.0.CO;2

Hauxwell, J., Cebrián, J., Valiela, I., 2003. Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. Marine Ecology Progress Series 247, 59–73. https://doi.org/10.3354/meps247059

Hayes, K.R., Dambacher, J.M., Hosack, G.R., Bax, N.J., Dunstan, P.K., Fulton, E.A., Thompson, P.A., Hartog, J.R., Hobday, A.J., Bradford, R., Foster, S.D., Hedge, P., Smith, D.C., Marshall, C.J., 2015. Identifying indicators and essential variables for marine ecosystems. Ecological Indicators 57, 409–419. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.006

He, Q., Silliman, B.R., 2019. Climate Change, Human Impacts, and Coastal Ecosystems in the Anthropocene. Current Biology 29, R1021–R1035. https://doi.org/10.1016/j.cub.2019.08.042

Heck, K.L., Valentine, J.F., 1995. Sea urchin herbivory: evidence for long-lasting effects in subtropical seagrass meadows. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 189, 205–217. https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00012-G

Hédouin, L., Pringault, O., Metian, M., Bustamante, P., Warnau, M., 2007. Nickel bioaccumulation in bivalves from the New Caledonia lagoon: Seawater and food exposure. Chemosphere 66, 1449–1457. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2006.09.015

Heijs, F.M.L., 1984. Annual biomass and production of epiphytes in three monospecific seagrass communities of *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. Aquatic Botany 20, 195–218. https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90087-1

Heijs, F.M.L., 1985. The seasonal distribution and community structure of the epiphytic algae on *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers. from Papua New Guinea. Aquatic Botany 21, 295–324. https://doi.org/10.1016/0304-3770(85)90074-9

Heink, U., Kowarik, I., 2010. What are indicators? On the definition of indicators in ecology and environmental planning. Ecological Indicators 10, 584–593. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.09.009

Heithaus, Michael.R., Wirsing, A.J., Dill, L.M., 2012. The ecological importance of intact top-predator populations: a synthesis of 15 years of research in a seagrass ecosystem. Mar. Freshwater Res. 63, 1039. https://doi.org/10.1071/MF12024

Heithaus, M.R., Alcoverro, T., Arthur, R., Burkholder, D.A., Coates, K.A., Christianen, M.J.A., Kelkar, N., Manuel, S.A., Wirsing, A.J., Kenworthy, W.J., Fourqurean, J.W., 2014. Seagrasses in the age of sea turtle conservation and shark overfishing. Front. Mar. Sci. 1. https://doi.org/10.3389/fmars.2014.00028

Hemminga, M.A., Duarte, C.M., 2000. Seagrass Ecology. Cambridge University Press.

Hering, D., Feld, C.K., Moog, O., Ofenböck, T., 2006. Cook book for the development of a Multimetric Index for biological condition of aquatic ecosystems: Experiences from the European AQEM and STAR projects and related initiatives. Hydrobiologia 566, 311–324. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0087-2

Hernández, A.L.M., Tussenbroek, B.I. van, 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Marine Ecology Progress Series 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068

Herrera-Silveira, J.A., Morales-Ojeda, S.M., 2009. Evaluation of the health status of a coastal ecosystem in southeast Mexico: Assessment of water quality, phytoplankton and submerged aquatic vegetation. Marine Pollution Bulletin 59, 72–86. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.11.017

Herzka, S.Z., Dunton, K.H., 1997. Seasonal photosynthetic patterns of the seagrass *Thalassia testudinum* in the western Gulf of Mexico. Marine Ecology Progress Series 152, 103–117.

Hill, J.M., McQuaid, C.D., 2008. $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ biogeographic trends in rocky intertidal communities along the coast of South Africa: Evidence of strong environmental signatures. Estuarine, Coastal and Shelf Science 80, 261–268. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.005

Hill J.M. et al., 2012. Reviewing and recommending methods for determining reference conditions for marine benthic habitats in the north-east Atlantic region. JNCC, Report No. 464, 112 pages.

Hily, C., Duchêne, J., Bouchon-Navaro, Y., Gigou, A., Payri, C., Védie, F., 2010. Les herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer français, 140 pages.

Hily, C., Kerninon, F., 2013. Proposition de protocole de suivi stationnel des herbiers de phanérogames marines : paramètres mesurés et détails techniques. Proposition destinée à une application test dans le cadre de l'évolution des suivis de la réserve naturelle de Saint-Martin en 2013. TIT Resobs Herbiers de l'IFRECOR. Document de travail LEMAR, 10 pages.

Hind-Ozan, E.J., Jones, B.L., 2018. Seagrass science is growing: A report on the 12th International Seagrass Biology Workshop. Marine Pollution Bulletin, Securing a future for seagrass 134, 223–227. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.017

Hockings, M., Stolton, S., Leverington, F., Dudley, N., Courrau, J., 2006. Evaluating effectiveness -A framework for assessing management effectiveness of protected areas, 2nd ed. edn. Gland: IUCN - World Commission on Protected Areas.

Hodgson, D., McDonald, J.L., Hosken, D.J., 2015. What do you mean, 'resilient'? Trends in Ecology & Evolution 30, 503–506. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.06.010

Holmer, M., Georgiev, V.G., Karamfilov, V.K., 2016. Effects of point source of untreated sewage waters on seagrass *(Zostera marina* and *Z. noltii*) beds in the South-Western Black Sea. Aquatic Botany 133, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.05.001

Hooper, D.U., Chapin, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Setälä, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., Wardle, D.A., 2005. Effects of Biodiversity on Ecosystem Functioning: A Consensus of Current Knowledge. Ecological Monographs 75, 3–35. https://doi.org/10.1890/04-0922

Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A., Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature 486, 105–108. https://doi.org/10.1038/nature11118

Hooper, J., Marx, S., 2018. A global doubling of dust emissions during the Anthropocene? Global and Planetary Change 169, 70–91. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2018.07.003

Hotelling, H., 1933. Analysis of a Complex of Statistical Variables Into Principal Components. Warwick & York.

Hovey, R.K., Statton, J., Fraser, M.W., Ruiz-Montoya, L., Zavala-Perez, A., Rees, M., Stoddart, J., Kendrick, G.A., 2015. Strategy for assessing impacts in ephemeral tropical seagrasses. Marine Pollution Bulletin 101, 594–599. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.10.054

Huang, Y., Xiao, X., Xu, C., Perianen, Y.D., Hu, J., Holmer, M., 2020. Seagrass beds acting as a trap of microplastics - Emerging hotspot in the coastal region? Environmental Pollution 257, 113450. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2019.113450

Hughes, A.R., Stachowicz, J.J., 2004. Genetic diversity enhances the resistance of a seagrass ecosystem to disturbance.

Hughes, B.B., Eby, R., Van Dyke, E., Tinker, M.T., Marks, C.I., Johnson, K.S., Wasson, K., 2013. Recovery of a top predator mediates negative eutrophic effects on seagrass. Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A. 110, 15313–15318. https://doi.org/10.1073/pnas.1302805110

Hughes, T.P., Linares, C., Dakos, V., van de Leemput, I.A., van Nes, E.H., 2013. Living dangerously on borrowed time during slow, unrecognized regime shifts. Trends in Ecology & Evolution 28, 149–155. https://doi.org/10.1016/j.tree.2012.08.022

Hughes, T.P., Barnes, M.L., Bellwood, D.R., Cinner, J.E., Cumming, G.S., Jackson, J.B.C., Kleypas, J., van de Leemput, I.A., Lough, J.M., Morrison, T.H., Palumbi, S.R., van Nes, E.H., Scheffer, M., 2017. Coral reefs in the Anthropocene. Nature 546, 82–90. https://doi.org/10.1038/nature22901

Hung Liu, H.T., Kneer, D., Asmus, H., Ahnelt, H., 2008. The feeding habits of Austrolethops wardi, a gobiid fish inhabiting burrows of the thalassinidean shrimp *Neaxius acanthus*. Estuarine, Coastal and Shelf Science 79, 764–767. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.06.020

Hunsicker, M.E., Kappel, C.V., Selkoe, K.A., Halpern, B.S., Scarborough, C., Mease, L., Amrhein, A., 2016. Characterizing driver–response relationships in marine pelagic ecosystems for improved ocean management. Ecological Applications 26, 651–663. https://doi.org/10.1890/14-2200

Hyman, A.C., Frazer, T.K., Jacoby, C.A., Frost, J.R., Kowalewski, M., 2019. Long-term persistence of structured habitats: seagrass meadows as enduring hotspots of biodiversity and faunal stability. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 286, 20191861. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1861

Ifrecor, 2016. Etat des récifs coralliens et des écosystèmes associés des outre-mer français en 2015, 168 pages.

Ifrecor. Etat des récifs coralliens et des écosystèmes associés des outre-mer français en 2020. *in prep*

Impact Mer, 2019., Suivi physico-chimique, biologique et chimique des stations du réseau de surveillance des Masses d'Eau Côtières et de la Masse d'Eau de Transition au titre de l'année 2018. Etat global partiel. Rapport de Synthèse.

IPBES., 2019. Summary for policymakers of the global assessment report on biodiversity and ecosystem services of the Intergovernmental Science-Policy Platform on Biodiversity and Ecosystem Services, 35 pages + annexes.

IPBES Guest article, 2020. COVID-19 Stimulus Measures Must Save Lives, Protect Livelihoods, and Safeguard Nature to Reduce the Risk of Future Pandemics. https://ipbes.net/covid19stimulus

IPCC, 2018: Global Warming of 1.5°C. An IPCC Special Report on the impacts of global warming of 1.5°C above pre-industrial levels and related global greenhouse gas emission pathways, in the context of strengthening the global response to the threat of climate change, sustainable development, and efforts to eradicate poverty [Masson-Delmotte, V., P. Zhai, H.-O. Pörtner, D. Roberts, J. Skea, P.R. Shukla, A. Pirani, W. Moufouma-Okia, C. Péan, R. Pidcock, S. Connors, J.B.R. Matthews, Y. Chen, X. Zhou, M.I. Gomis, E. Lonnoy, T. Maycock, M. Tignor, and T. Waterfield (eds.)].

Irving, A.D., Tanner, J.E., Gaylard, S.G., 2013. An integrative method for the evaluation, monitoring, and comparison of seagrass habitat structure. Marine Pollution Bulletin 66, 176–184. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.10.017

Ito, Y., Tanaka, N., 2011. Hybridisation in a tropical seagrass genus, *Halodule* (Cymodoceaceae), inferred from plastid and nuclear DNA phylogenies. Telopea 13, 219–231. https://doi.org/10.7751/telopea20116015

Iyapparaj, P., Revathi, P., Ramasubburayan, R., Prakash, S., Palavesam, A., Immanuel, G., Anantharaman, P., Sautreau, A., Hellio, C., 2014. Antifouling and toxic properties of the bioactive metabolites from the seagrasses *Syringodium isoetifolium* and *Cymodocea serrulata*. Ecotoxicology and Environmental Safety 103, 54–60. https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2014.02.009

Jacob, U., Mintenbeck, K., Brey, T., Knust, R., Beyer, K., 2005. Stable isotope food web studies: a case for standardized sample treatment. Mar. Ecol. Prog. Ser. 287, 251–253. https://doi.org/10.3354/meps287251

Jahnke, M., Olsen, J.L., Procaccini, G., 2015. A meta-analysis reveals a positive correlation between genetic diversity metrics and environmental status in the long-lived seagrass *Posidonia oceanica*. Molecular Ecology 24, 2336–2348. https://doi.org/10.1111/mec.13174

Jahnke, M., Jonsson, P.R., Moksnes, P.-O., Loo, L.-O., Nilsson Jacobi, M., Olsen, J.L., 2018. Seascape genetics and biophysical connectivity modelling support conservation of the seagrass *Zostera marina* in the Skagerrak-Kattegat region of the eastern North Sea. Evol Appl 11, 645–661. https://doi.org/10.1111/eva.12589

Janssen, T., Bremer, K., 2004. The age of major monocot groups inferred from 800+rbcL sequences. Botanical Journal of the Linnean Society 146, 385–398. https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2004.00345.x

Jasmine, S.S., Wai, T.-C., Williams, G.A., 2007. The effects of acidification on the stable isotope signatures of marine algae and molluscs. Marine Chemistry 103, 97–102. https://doi.org/10.1016/j.marchem.2006.09.001

Jeanpert, J., Genthon, P., Maurizot, P., Folio, J.-L., Vendé-Leclerc, M., Sérino, J., Join, J.-L., Iseppi, M., 2016. Morphology and distribution of dolines on ultramafic rocks from airborne LiDAR data: the case of southern Grande Terre in New Caledonia (SW Pacific): Dolines of New Caledonia. Earth Surf. Process. Landforms 41, 1854–1868. https://doi.org/10.1002/esp.3952

Jiang, Z., Zhao, C., Yu, S., Liu, S., Cui, L., Wu, Y., Fang, Y., Huang, X., 2019. Contrasting root length, nutrient content and carbon sequestration of seagrass growing in offshore carbonate and onshore terrigenous sediments in the South China Sea. Science of The Total Environment 662, 151–159. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.175

Jimenez, H., Dumas, P., Bigot, L., Ferraris, J., 2015. Harvesting effects on tropical invertebrate assemblages in New Caledonia. Fisheries Research. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.02.001

Job, S., Hily C., Kerninon, F., 2015. Mise en place d'un suivi des herbiers de phanérogames marines à Wallis. Compte-rendu de la mission de terrain réalisée en mai 2014, 38 pages

Job et al. Suivi des herbiers de phanérogames marines de Wallis. Compte-rendu de la mission terrain réalisée en septembre 2019. In prep.

Jones, B.L., Unsworth, R.K.F., 2016. The perilous state of seagrass in the British Isles. R. Soc. open sci. 3, 150596. https://doi.org/10.1098/rsos.150596

Jones, B.L., Cullen-Unsworth, L.C., Unsworth, R.K.F., 2018a. Tracking Nitrogen Source Using $\delta^{15}N$ Reveals Human and Agricultural Drivers of Seagrass Degradation across the British Isles. Front Plant Sci 9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00133

Jones, B.L., Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Cullen-Unsworth, L.C., 2018b. Crowdsourcing conservation: The role of citizen science in securing a future for seagrass. Marine Pollution Bulletin 134, 210–215. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.11.005

Jones, K.L., Hartl, M.G.J., Bell, M.C., Capper, A., 2020. Microplastic accumulation in a *Zostera marina* L. bed at Deerness Sound, Orkney, Scotland. Marine Pollution Bulletin 152, 110883. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2020.110883

Jonge, V.N. de, Jong, D.J. de, 1992. Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden Sea. https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90478-j

JORF n°224 du 26 septembre 2019, Arrêté du 9 septembre 2019 relatif à la définition du bon état écologique des eaux marines

JORF n°0304 du 30 décembre 2012 page 21138 texte n° 89 Arrêté du 17 décembre 2012 relatif à la définition du bon état écologique des eaux marines.

Kannan, S., Ali, P.S.S., Sheeza, A., Hemalatha, K., 2019. COVID-19 (Novel Coronavirus 2019) – recent trends 7.

Karr, K.A., Fujita, R., Halpern, B.S., Kappel, C.V., Crowder, L., Selkoe, K.A., Alcolado, P.M., Rader, D., 2015. Thresholds in Caribbean coral reefs: implications for ecosystem-based fishery management. Journal of Applied Ecology 52, 402–412. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12388

Kaufmann, D., Kraay, A., Mastruzzi, M., 2017. Governance Matters VI: Aggregate and Individual Governance Indicators 1996–2006, World Bank Policy Research Working Paper 4280, July 2007, 94 pages.

Katwijk, M.M. van, Thorhaug, A., Marbà, N., Orth, R.J., Duarte, C.M., Kendrick, G.A., Althuizen, I.H.J., Balestri, E., Bernard, G., Cambridge, M.L., Cunha, A., Durance, C., Giesen, W., Han, Q., Hosokawa, S., Kiswara, W., Komatsu, T., Lardicci, C., Lee, K.-S., Meinesz, A., Nakaoka, M., O'Brien, K.R., Paling, E.I., Pickerell, C., Ransijn, A.M.A., Verduin, J.J., 2016. Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting. Journal of Applied Ecology 53, 567–578. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12562

Kelkar, N., Arthur, R., Marba, N., Alcoverro, T., 2013a. Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the Lakshadweep islands (Indian Ocean). Marine Ecology Progress Series 485, 235–243. https://doi.org/10.3354/meps10406

Kelkar, N., Arthur, R., Marbà, N., Alcoverro, T., 2013b. Greener pastures? High-density feeding aggregations of green turtles precipitate species shifts in seagrass meadows. Journal of Ecology 101, 1158–1168. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12122

Kendall, M.S., Battista, T., Hillis-Starr, Z., 2004. Long term expansion of a deep *Syringodium filiforme* meadow in St. Croix, US Virgin Islands: the potential role of hurricanes in the dispersal of seeds. Aquatic Botany 78, 15–25. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.09.004

Kendrick, G.A., Lavery, P.S., 2001. Assessing biomass, assemblage structure and productivity of algal epiphytes on seagrasses, in: Global Seagrass Research Methods. Elsevier, pp. 199–222. https://doi.org/10.1016/B978-044450891-1/50011-6

Kerninon, F., 2012. Premières actions de mise en place d'un réseau d'observation des herbiers de phanérogames marines de l'outre-mer. Rapport Master 2, Sciences de la Mer et du Littoral - LEMAR, IUEM, UBO Brest, 137 pages.

Kerninon, F., 2016. Problématiques et enjeux des herbiers de phanérogames marines d'Outre-mer. TIT Réseau Herbiers, Ifrecor, 24 pages.

Kerninon, F., Bernard, M., 2015. Rapport de synthèse pour les suivis écologiques « herbiers de zostères » du territoire du Golfe Normand Breton Station d'étude : Herbier de *Zostera noltei* de la plage des Haas, Projet Life+ pêche à pied de loisir, 15 pages.

Keulen, M. van, Nordlund, L.M., Cullen-Unsworth, L.C., 2018. Towards recognition of seagrasses, and their sustainable management. Marine Pollution Bulletin 134, 1–4. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.08.046

Keys, P.W., Galaz, V., Dyer, M., Matthews, N., Folke, C., Nyström, M., Cornell, S.E., 2019. Anthropocene risk. Nat Sustain 2, 667–673. https://doi.org/10.1038/s41893-019-0327-x

Kilminster, K., Forbes, V., 2014. Seagrass as an indicator of estuary condition in the Swan-Canning estuary, Water Science Technical Series, report no. 62, Department of Water, Western Australia, 114 pages.

Kilminster, K., McMahon, K., Waycott, M., Kendrick, G.A., Scanes, P., McKenzie, L., O'Brien, K.R., Lyons, M., Ferguson, A., Maxwell, P., Glasby, T., Udy, J., 2015. Unravelling complexity in seagrass systems for management: Australia as a microcosm. Science of The Total Environment 534, 97–109. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.04.061

Kirkman, H., Kirkman, J., 2000. Long-term seagrass meadow monitoring near Perth, Western Australia. Aquatic Botany 67, 319–332. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00097-8

Kirsch, K.D., Valentine, J.F., Jr, K.L.H., 2002. Parrotfish grazing on turtlegrass *Thalassia testudinum*: evidence for the importance of seagrass consumption in food web dynamics of the Florida Keys National Marine Sanctuary. Marine Ecology Progress Series 227, 71–85. https://doi.org/10.3354/meps227071

Kneer, D., 2006. The role of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae) and its burrows in a tropical seagrass meadow, with some remarks on *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae). MSc thesis. Freie Universität Berlin: Berlin, 92 pages.

Kneer, D., Asmus, H., Ahnelt, H., Vonk, J.A., 2008a. Records of Austrolethops wardi Whitley (Teleostei: Gobiidae) as an inhabitant of burrows of the thalassinid shrimp *Neaxius acanthus* in tropical seagrass beds of the Spermonde Archipelago, Sulawesi, Indonesia. Journal of Fish Biology 72, 1095–1099. https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01775.x

Kneer, Dominik, Asmus, H., Vonk, J.A., 2008b. Seagrass as the main food source of *Neaxius acanthus* (Thalassinidea: Strahlaxiidae), its burrow associates, and of *Corallianassa coutierei* (Thalassinidea: Callianassidae). Estuarine, Coastal and Shelf Science 79, 620–630. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.013

Kiszka, J., Vely, M., Bertrand, N., Breysse, O., Wickel, J., Maleck-Bertrand, N., 2003. Le dugong (*Dugong dugon*, Müller 1776) autour de l'île de Mayotte (Océan Indien occidental) : bilan récent des connaissances acquises et préconisations pour sa conservation. Rapport d'étude, Megapetra Océan Indien, Direction de l'Agriculture et de la Forêt de Mayotte, 30 pages

Koch, E.W., 2001. Beyond Light: Physical, Geological, and Geochemical Parameters as Possible Submersed Aquatic Vegetation Habitat Requirements. Estuaries 24, 1. https://doi.org/10.2307/1352808

Koch, E.W., Booth, D.M., Palinkas, C., 2012. Seagrasses and the ecosystem service of shoreline protection (or is it sediment stabilization?). In: Creed, J.C., Oigman-Pszczol, S.S. (Eds.), Proc. 10th Int. Seagrass Biology Workshop (ISBW10), 25–30Nov. 2012. Armac¸ ão dos Búzios, Brazil. Instituto Biodiversidade Marinha, Rio deJaneiro, Brazil, 108 pages.

Koch, M., Bowes, G., Ross, C., Zhang, X.-H., 2013. Climate change and ocean acidification effects on seagrasses and marine macroalgae. Glob Change Biol 19, 103–132. https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2012.02791.x

Koike, I., Mukai, H., Nojima, S., 1987. The role of the sea urchin, *Tripneustes gratilla* (Linnaeus), in decomposition and nutrient cycling in a tropical seagrass bed. Ecological Research 2, 19–29. https://doi.org/10.1007/BF02348616

Kotter, J.P., 1996. Leading Change.

Krause-Jensen, D., Pedersen, M.F., Jensen, C., 2003. Regulation of eelgrass (*Zostera marina*) cover along depth gradients in Danish coastal waters. Estuaries 26, 866–877. https://doi.org/10.1007/BF02803345

Krause-Jensen, D., Sagert, S., Schubert, H., Boström, C., 2008. Empirical relationships linking distribution and abundance of marine vegetation to eutrophication. Ecological Indicators 8, 515–529. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2007.06.004

Krause-Jensen, D., Carstensen, J., Nielsen, S.L., Dalsgaard, T., Christensen, P.B., Fossing, H., Rasmussen, M.B., 2011. Sea bottom characteristics affect depth limits of eelgrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series 425, 91–102. https://doi.org/10.3354/meps09026

Kroeker, K.J., Kordas, R.L., Crim, R., Hendriks, I.E., Ramajo, L., Singh, G.S., Duarte, C.M., Gattuso, J.-P., 2013. Impacts of ocean acidification on marine organisms: quantifying sensitivities and interaction with warming. Glob Change Biol 19, 1884–1896. https://doi.org/10.1111/gcb.12179

Kuiper-Linley, M., Johnson, C.R., Lanyon, J.M., 2007. Effects of simulated green turtle regrazing on seagrass abundance, growth and nutritional status in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia. Mar. Freshwater Res. 58, 492–503. https://doi.org/10.1071/MF06241

Kulbicki, M, Dupont, S, Dupouy, C, Bargibant, G, Hamel, P, Menou, J.L, Mou Tham, G, Tirrard, P., 1993. Caractéristiques physiques du lagon d'Ouvéa, in: Evaluation des resources en poisons du lagon d'Ouvéa. Convention Sciences de la Mer ORSTOM Nouméa 10 : 47-150.

Kuo, J., Den Hartog, C., 2001. Seagrass taxonomy and identification key. In: Short FT, Coles RG (eds) Global seagrass research methods. Elsevier, Amsterdam, pp 31–58.

Kuo, J., Kanamot, Z., Iizumi, H., Mukai, H., 2006. Seagrasses of theGenus Halophiin Thouars (Hydrocharitaceae) from Japan 26.

Kuo, J., Wilson, P.G., 2008. Nomenclature of the Seagrass *Halophila baillonis* Ascherson. Aquatic Botany 88, 178–180. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2007.08.013

Kuo, J., Hartog, C. Den, 2006. Seagrass Morphology, Anatomy, and Ultrastructure, in: LARKUM, A.W.D., ORTH, R.J., DUARTE, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 51–87. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_3

Kuo, J., Cambridge, M., Kirkman, H., 2018. Anatomy and Structure of Australian Seagrasses. Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation 93–125.

La Manna, G., Donno, Y., Sarà, G., Ceccherelli, G., 2015. The detrimental consequences for seagrass of ineffective marine park management related to boat anchoring. Marine Pollution Bulletin 90, 160–166. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.11.001

Lacquement, F., Nehlig, P., Bernard, J., 2013. Carte géologique de Mayotte, BRGM Report RP-61803-FR. BRGM, Orléans.

Lai, S., Gillis, L.G., Mueller, C., Bouma, T.J., Guest, J.R., Last, K.S., Ziegler, A.D., Todd, P.A., 2013. First experimental evidence of corals feeding on seagrass matter. Coral Reefs 32, 1061–1064. https://doi.org/10.1007/s00338-013-1062-9

Lal, A., Arthur, R., Marbà, N., Lill, A.W.T., Alcoverro, T., 2010. Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. Biological Conservation 143, 2730–2738. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.020

Lamb, J.B., Water, J.A.J.M. van de, Bourne, D.G., Altier, C., Hein, M.Y., Fiorenza, E.A., Abu, N., Jompa, J., Harvell, C.D., 2017. Seagrass ecosystems reduce exposure to bacterial pathogens of humans, fishes, and invertebrates. Science 355, 731–733. https://doi.org/10.1126/science.aal1956

Lambert, C., Penaud, A., Vidal, M., Klouch, K., Gregoire, G., Ehrhold, A., Eynaud, F., Schmidt, S., Ragueneau, O., Siano, R., 2018. Human-induced river runoff overlapping natural climate variability over the last 150

years: Palynological evidence (Bay of Brest, NW France). Global and Planetary Change 160, 109–122. https://doi.org/10.1016/j.gloplacha.2017.11.004

Lapointe, B.E., Barile, P.J., Matzie, W.R., 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 308, 23–58. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.01.019

Lapointe, B.E., Burkholder, J.M., Van Alstyne, K.L., 2018. Harmful Macroalgal Blooms in a Changing World: Causes, Impacts, and Management, in: Shumway, S.E., Burkholder, J.M., Morton, S.L. (Eds.), Harmful Algal Blooms. John Wiley & Sons, Ltd, Chichester, UK, pp. 515–560. https://doi.org/10.1002/9781118994672.ch15

Larkum, A., Orth, R.J., Duarte, C., 2007. Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation. Springer Science & Business Media.

Larkum, A.W.D., McComb, A.J., 1989. Biology of Seagrasses: A Treatise on the Biology of Seagrasses with Special Reference to the Australian Region. Elsevier.

Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), 2006. Seagrasses: biology, ecology, and conservation. Springer, Dordrecht, The Netherlands.

Lasne, G. et al. Projet GMM2 « Mise à jour du Guide pour le suivi de la qualité du Milieux Marin en Nouvelle-Calédonie » Programme CNRT Nikel. In prep.

Lauret-Stepler, M., Bourjea, J., Roos, D., Pelletier, D., Ryan, P.G., Ciccione, S., Grizel, H., 2007. *Chelonia mydas* in the SW Indian Ocean: 11.

Lavery, P.S., Mateo, M.-Á., Serrano, O., Rozaimi, M., 2013. Variability in the Carbon Storage of Seagrass Habitats and Its Implications for Global Estimates of Blue Carbon Ecosystem Service. PLoS ONE 8, e73748. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0073748

Le Corre, M., Jaquemet, S., 2005. Assessment of the seabird community of the Mozambique Channel and its potential use as an indicator of tuna abundance. Estuarine, Coastal and Shelf Science 63, 421–428. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.11.013

Lee, C.-L., Huang, Y.-H., Chung, C.-Y., Hsiao, S.-C., Lin, H.-J., 2015. Herbivory in multi-species, tropical seagrass beds. Marine Ecology Progress Series 525, 65–80. https://doi.org/10.3354/meps11220

Lee, K.S., Dunton, K., 2000. Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 39–48. https://doi.org/10.3354/meps196039

Lee, K.S., Short, F.T., Burdick, D.M., 2004. Development of a nutrient pollution indicator using the seagrass, *Zostera marina*, along nutrient gradients in three New England estuaries. Aquatic Botany 78, 197–216. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2003.09.010

Lee Long, W.J., Great Barrier Reef Marine Park Authority, 2002. Monitoring Oyster Point seagrasses: 1995 to 1999. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Qld.

Legendre, P., Legendre, L., 1999. Book review: Numerical Ecology. Oceanologica acta. 22, 245–246.

Legg, C.J., Nagy, L., 2006. Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. Journal of Environmental Management 78, 194–199. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.04.016

Lejart, M., Larzillière, A., Hily, C., 2010. Etude des herbiers et des champs de blocs du Parc naturel marin d'Iroise: cartographie et caractérisation de l'état de conservation, 184 pages.

Legrand, H., 2010. Cartographie des biocénoses benthiques du littoral martiniquais et eutrophisation en zone récifale en relation avec les sources de pression d'origine anthropique. Thèse de doctorat, EPHE, CNRS, CNRS, OMMM, DIREN Martinique, 297 pages.

Le Moal, M., Aish, A., 2013. Développement d'indicateurs benthiques DCE (récifs coralliens et herbiers de phanérogames) dans les DOM. Analyse des mutualisations possibles entre le réseau DCE et les autres réseaux de suivi des récifs et des herbiers dans les DOM Version 2, Mars 2013, 40 pages

Le Moal, M., Kerninon, F., Aish, A., Monnier, O., Doré, A. et Payri, C., 2015. Typologie des herbiers de Martinique, rapport Onema-MNHN, 34 pages.

Le Moal, M., Aish, A., Monnier, O., 2016. La bioindication en outre-mer - Réflexions autour du développement d'indicateurs DCE pour les herbiers et les récifs coralliens. Synthèse des séminaires du groupe de travail national DCE « herbiers et benthos récifal », 88 pages.

Lepareur, F., 2011. Evaluation de l'état de conservation des habitats naturels marins à l'échelle d'un site Natura 2000 – Guide méthodologique - Version 1. Février 2011. Rapport SPN 2011 / 3, MNHN, Paris, 55 pages.

Léocadie, A., Pioch, S., Pinault, M., 2020. Guide d'ingénierie écologique : la réparation des récifs coralliens et des écosystèmes associés," Édition Ifrecor, 114 pages.

Livre bleu., 2009. Stratégie nationale pour la mer et les océans, 41 pages.

Loricourt, A., 2005. Etude des herbiers à phanérogames marines à Mayotte, Rapport de stage. DAF, 58 pages.

Lepoint, G., Dauby, P., Gobert, S., 2004. Applications of C and N stable isotopes to ecological and environmental studies in seagrass ecosystems. Marine Pollution Bulletin 49, 887–891. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.07.005

Les, D.H., Cleland, M.A., Waycott, M., 1997. Phylogenetic Studies in Alismatidae, II: Evolution of Marine Angiosperms (Seagrasses) and Hydrophily. Systematic Botany 22, 443. https://doi.org/10.2307/2419820

Lewis, M.A., Devereux, R., 2009. Nonnutriment anthropogenic chemicals in seagrass ecosystems: fate and effects. Environ Toxicol Chem 28, 644. https://doi.org/10.1897/08-201.1

Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. Nature 519, 171–180. https://doi.org/10.1038/nature14258

L'Huillier, L., Jaffré, T., Wulff, A., 2010. Mines et Environnement en Nouvelle-Calédonie.

Lin, H., Sun, T., Xue, S., Jiang, X., 2016. Heavy metal spatial variation, bioaccumulation, and risk assessment of *Zostera japonica* habitat in the Yellow River Estuary, China. Science of The Total Environment 541, 435–443. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.09.050

Lirman, D., Cropper, W.P., 2003. The influence of salinity on seagrass growth, survivorship, and distribution within Biscayne Bay, Florida: Field, experimental, and modeling studies. Estuaries 26, 131–141. https://doi.org/10.1007/BF02691700

Liu, S., Jiang, Z., Zhang, J., Wu, Y., Lian, Z., Huang, X., 2016. Effect of nutrient enrichment on the source and composition of sediment organic carbon in tropical seagrass beds in the South China Sea. Marine Pollution Bulletin 110, 274–280. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.06.054

Liu, S., Jiang, Z., Wu, Y., Zhang, J., Arbi, I., Ye, F., Huang, X., Macreadie, P.I., 2017. Effects of nutrient load on microbial activities within a seagrass-dominated ecosystem: Implications of changes in seagrass blue carbon. Marine Pollution Bulletin 117, 214–221. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.056

loi Biodiversité 2016, article 1132

Longstaff, B.J., Dennison, W.C., 1999. Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. Aquatic Botany 65, 105–121. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00035-2

Lopez y Royo, C., Casazza, G., Pergent-Martini, C., Pergent, G., 2010. A biotic index using the seagrass *Posidonia oceanica* (BiPo), to evaluate ecological status of coastal waters. Ecological Indicators 10, 380–389. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.07.005

Lorrain, A., Houlbrèque, F., Benzoni, F., Barjon, L., Tremblay-Boyer, L., Menkes, C., Gillikin, D.P., Payri, C., Jourdan, H., Boussarie, G., Verheyden, A., Vidal, E., 2017. Seabirds supply nitrogen to reef-building corals on remote Pacific islets. Sci Rep 7, 3721. https://doi.org/10.1038/s41598-017-03781-y

Lotze, H., Lenihan, H., Bourque, B., Bradbury, R., Cooke, R., Kay, M., Kidwell, S., Kirby, M., Peterson, C., Jackson, J., 2006. Depletion, Degradation, and Recovery Potential of Estuaries and Coastal Seas. Science (New York, N.Y.) 312, 1806–9. https://doi.org/10.1126/science.1128035

Loughlin, M., 2002. On the buzzword approach to policy formation. J Eval Clin Pract 8, 229–242. https://doi.org/10.1046/j.1365-2753.2002.00361.x

Lu, R., Zhao, X., Li, J., Niu, P., Yang, B., Wu, H., Wang, W., Song, H., Huang, B., Zhu, N., Bi, Y., Ma, X., Zhan, F., Wang, L., Hu, T., Zhou, H., Hu, Z., Zhou, W., Zhao, L., Chen, J., Meng, Y., Wang, J., Lin, Y., Yuan, J., Xie, Z., Ma, J., Liu, W.J., Wang, D., Xu, W., Holmes, E.C., Gao, G.F., Wu, G., Chen, W., Shi, W., Tan, W., 2020. Genomic characterisation and epidemiology of 2019 novel coronavirus: implications for virus origins and receptor binding. The Lancet 395, 565–574. https://doi.org/10.1016/S0140-6736(20)30251-8

Lubchenco, J., Gaines, S.D., 1981. A Unified Approach to Marine Plant-Herbivore Interactions. I. Populations and Communities. Annual Review of Ecology and Systematics 12, 405–437. https://doi.org/10.1146/annurev.es.12.110181.002201

Luff, A.L., Sheehan, E.V., Parry, M., Higgs, N.D., 2019. A simple mooring modification reduces impacts on seagrass meadows. Sci Rep 9, 20062. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55425-y

Lugendo, B.R., Mgaya, Y.D., Semesi, A.K., 1999. The seagrass and associated macroalgae at selected beaches along Dar es Salaam coast. In: Richmond, M.D. and Francis, J. (Editors). Marine Science Development in Tanzania and Eastern Africa. Proceedings of the 20th Anniversary Conference on Advances inn Marine Science in Tanzania. 28 June - 1 July 1999, Zanzibar, Tanzania, 359 - 373 pages.

Lugendo, B.R., Semesi, A.K., Mgaya, Y.D., 2001. The Seagrass and Associated Macroalgae at Selected Beaches along Dar Es Salaam Coast. http://hdl.handle.net/20.500.11810/2739

Madsen, T.V., Warncke, E., 1983. Velocities of currents around and within submerged aquatic vegetation. Archiv fur hydrobiology.

Mageau, M.T., Costanza, R., Ulanowicz, R.E., 1995. The development and initial testing a quantitative assessment of ecosystem health. Ecosystem Health 1, 201–213.

Malea, P., Haritonidis, S., 1999. *Cymodocea nodosa* (Ucria) Aschers. as a Bioindicator of Metals in Thermaikos Gulf, Greece, during Monthly Samplings. Botanica Marina 42. https://doi.org/10.1515/BOT.1999.048

Malea, P., Haritonidis, S., Kevrekidis, T., 1994. Seasonal and local variations of metal concentrations in the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Antikyra Gulf, Greece. Science of The Total Environment 153, 225–235. https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90202-X

Marbà, N., Duarte, C.M., 1998. Rhizome elongation and seagrass clonal growth. Marine Ecology Progress Series 174, 269–280. https://doi.org/10.3354/meps174269

Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J.M., Orfanidis, S., Garmendia, J.M., Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., Duarte, C.M., 2013. Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. Hydrobiologia 704, 265–278. https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7

Maréchal, J.-P., Meesters, E.H., Vedie, F., Hellio, C., 2013. Occurrence of the alien seagrass *Halophila stipulacea* in Martinique (French West Indies). Mar. Biodivers. Rec. 6, e127. https://doi.org/10.1017/S1755267213000961

Marín-Guirao, L., Atucha, A.M., Barba, J.L., López, E.M., Fernández, A.J.G., 2005. Effects of mining wastes on a seagrass ecosystem: metal accumulation and bioavailability, seagrass dynamics and associated community structure. Mar. Environ. Res. 60, 317–337. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.11.002

Marschner, H., 2011. Marschner's Mineral Nutrition of Higher Plants. Academic Press.

Martin, K., Landrigan, P.J., 2016. Global Health's Grand Challenge: A Healthy Planet and Healthy People. Annals of Global Health 82, 317–318. https://doi.org/10.1016/j.aogh.2016.05.003

Martínez López, I.G., van Den Akker, M., Walk, L., van Katwijk, M.M., van Der Heide, T., van Tussenbroek, B.I., 2019. Nutrient availability induces community shifts in seagrass meadows grazed by turtles. PeerJ 7, e7570. https://doi.org/10.7717/peerj.7570

Martínez-Crego, B., Vergés, A., Alcoverro, T., Romero, J., 2008. Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring. Mar. Ecol. Prog. Ser. 361, 93–109. https://doi.org/10.3354/meps07358

Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Romero, J., 2010. Biotic indices for assessing the status of coastal waters: a review of strengths and weaknesses. J. Environ. Monit. 12, 1013. https://doi.org/10.1039/b920937a

Matteucci, G., 2011. Ecological Assessment of a Marine Coastal Area Affected by a Power Plant Water Discharge (Brindisi, Adriatic Sea). TOEBMJ 4, 45–56. https://doi.org/10.2174/1875040001104010045

Matz-Lück, N., Fuchs, J., 2014. The impact of OSPAR on protected area management beyond national jurisdiction: Effective regional cooperation or a network of paper parks? Marine Policy 49, 155–166. https://doi.org/10.1016/j.marpol.2013.12.001

Maxwell, P.S., Eklöf, J.S., Katwijk, M.M. van, O'Brien, K.R., Torre-Castro, M. de la, Boström, C., Bouma, T.J., Krause-Jensen, D., Unsworth, R.K.F., Tussenbroek, B.I. van, Heide, T. van der., 2017. The fundamental role of ecological feedback mechanisms for the adaptive management of seagrass ecosystems – a review. Biological Reviews 92, 1521–1538. https://doi.org/10.1111/brv.12294

Mazarrasa, I., Samper-Villarreal, J., Serrano, O., Lavery, P.S., Lovelock, C.E., Marbà, N., Duarte, C.M., Cortés, J., 2018. Habitat characteristics provide insights of carbon storage in seagrass meadows. Marine Pollution Bulletin 134, 106–117. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.01.059

McCarty, L.S., Power, M., Munkittrick, K.R., 2002. Bioindicators Versus Biomarkers in Ecological Risk Assessment. Human and Ecological Risk Assessment: An International Journal 8, 159–164. https://doi.org/10.1080/20028091056791

McCloskey, R.M., Unsworth, R.K.F., 2015. Decreasing seagrass density negatively influences associated fauna. PeerJ 3, e1053. https://doi.org/10.7717/peerj.1053

McCoy, E.D., Heck, K.L., 1976. Biogeography of Corals, Seagrasses, and Mangroves: An Alternative to the Center of Origin Concept. Systematic Zoology 25, 201. https://doi.org/10.2307/2412488

McFadden, T.N., Kauffman, J.B., Bhomia, R.K., 2016. Effects of nesting waterbirds on nutrient levels in mangroves, Gulf of Fonseca, Honduras. Wetlands Ecol Manage 24, 217–229. https://doi.org/10.1007/s11273-016-9480-4

McKenzie, L.J., Lee Long, W.J., Coles, R.G., Roder, C.A., 2000. Seagrass-Watch: Community based monitoring of seagrass resources. Biologia Marina Mediterranea 7, 393–396.

McKenzie, L.J., Campbell, S.J., Roder, C.A., 2001. Seagrass-Watch: manual for mapping and monitoring seagrass resources by community (citizen) volunteers. Queensland Department of Primary Industries, Cairns, 94 pages.

McKenzie, L.J., Mellors, J., Waycott, M., 2007. Great Barrier Reef Water Quality Protection Plan Marine Monitoring Program - Intertidal Seagrass. Project 1.1.3 Milestone Report to the Marine and Tropical Sciences Research Facility. Reef and Rainforest Research Centre Limited, Cairns.

McKenzie, L., 2009. Marine and Tropical Sciences Research Facility (MTSRF) Project Milestone Report, Reef and Rainforest Research Centre, Australia, 28 pages.

McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Unsworth, R., 2010. Seagrass-Watch News. Issue 40, Seagrass-Watch HQ, Cairns, Queensland, Australia, 16 pages.

McKenzie, L.J., Collier C., Waycott M., Unsworth R., Yoshida R.L., Smith N., 2012. Monitoring inshore seagrasses of the GBR and responses to water quality. Proceedings of the 12th International Coral Reef Symposium, Cairns, Australia, 9-13 July 2012, 5 pages.

McLaughlin, E., Portig, A., Johnson, M.P., 2007. Can traditional harvesting methods for cockles be accommodated in a Special Area of Conservation? ICES Journal of Marine Science 64, 309–317. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl037

Mcleod, E., Chmura, G.L., Bouillon, S., Salm, R., Björk, M., Duarte, C.M., Lovelock, C.E., Schlesinger, W.H., Silliman, B.R., 2011. A blueprint for blue carbon: toward an improved understanding of the role of vegetated coastal habitats in sequestering CO 2. Frontiers in Ecology and the Environment 9, 552–560. https://doi.org/10.1890/110004

McMahon, K., Collier, C., Lavery, P.S., 2013. Identifying robust bioindicators of light stress in seagrasses: A meta-analysis. Ecological Indicators 30, 7–15. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.030

McMahon, K.M., Evans, R.D., van Dijk, K., Hernawan, U., Kendrick, G.A., Lavery, P.S., Lowe, R., Puotinen, M., Waycott, M., 2017. Disturbance Is an Important Driver of Clonal Richness in Tropical Seagrasses. Front. Plant Sci. 8, 2026. https://doi.org/10.3389/fpls.2017.02026

Meehan, A.J., West, R.J., 2000. Recovery times for a damaged *Posidonia australis* bed in south eastern Australia. Aquatic Botany 67, 161–167. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00097-2

MEDDTL, 2012. Ministère de l'Ecologie, du Développement durable, des transports et du Logement, Agence des aires marines protégées, (Mars 2012), Stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées, 89 pages.

MEDDE, 2013. Les indicateurs de gouvernance des organismes publics en réponse aux enjeux du développement durable, 56 pages.

Mège, S., Anselme, M., 1997. Plan de gestion de la Réserve Naturelle du Grand Cul-de-Sac Marin (1998-2002). Édition PLB, 222 pages.

Mège, S., Delloue, X., 2007. Bilan des suivis des herbiers de Phanérogames marines du Grand Cul-de-Sac Marin (2005-2007), 56 pages.

Mellors, J., Marsh, H., Coles, R., 1993. Intra-annual changes in seagrass standing crop, Green Island, Northern Queensland. Mar. Freshw. Res. 44, 33. https://doi.org/10.1071/MF9930033

Mellors, J.E., 2003. Sediment and nutrient dynamics in coastal intertidal seagrass of north eastern tropical Australia. PhD Thesis. School of Tropical Environment Studies and Geography: James Cook University, Townsville.

Mejia, A.Y., Rotini, A., Lacasella, F., Bookman, R., Thaller, M.C., Shem-Tov, R., Winters, G., Migliore, L., 2016. Assessing the ecological status of seagrasses using morphology, biochemical descriptors and microbial community analyses. A study in *Halophila stipulacea* (Forsk.) Aschers meadows in the northern Red Sea. Ecological Indicators 60, 1150–1163. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.09.014

Meunier, V., Bonnet, S., Pernice, M., Benavides, M., Lorrain, A., Grosso, O., Lambert, C., Houlbrèque, F., 2019. Bleaching forces coral's heterotrophy on diazotrophs and Synechococcus. ISME J 13, 2882–2886. https://doi.org/10.1038/s41396-019-0456-2

Milazzo, M., Badalamenti, F., Ceccherelli, G., Chemello, R., 2004. Boat anchoring on *Posidonia oceanica* beds in a marine protected area (Italy, western Mediterranean): effect of anchor types in different anchoring stages. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 299, 51–62. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.09.003

Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.

Monnier, O., Basilico L., Reyjol, Y., Ximénès, M-C. 2016. La bioindication en outre-mer. Situation et perspectives dans le contexte de la directive cadre sur l'eau La bioindication en outre-mer - situation et perspectives dans le contexte de la directive cadre sur l'eau. Les rencontres-synthèses, Onema, 124 pages.

Miloslavich, P., Díaz, J.M., Klein, E., Alvarado, J.J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J.J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A.C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kazandjian, A., Ortiz, M., 2010. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. PLoS ONE 5, e11916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916

Min, S.-K., Zhang, X., Zwiers, F.W., Hegerl, G.C., 2011. Human contribution to more-intense precipitation extremes. Nature 470, 378–381. https://doi.org/10.1038/nature09763

Moisan, E., 2014. Première étude de l'herbier *Halophila stipulacea* dans les eaux de Saint-Martin (FWI), 30 pages + annexes.

Mongruel, R., Kermagoret, C., Carlier, A., Scemama, P., Le Mao, P., Levain, A., Ballé-Béganton, J., Vaschalde, D. & Bailly, D., 2018. Milieux marins et littoraux : évaluation des écosystèmes et des services rendus. Rapport de l'étude réalisée pour le compte du programme EFESE, IFREMER – UBO – AFB, 366 pages + annexes.

Montefalcone, M., Morri, C., Peirano, A., Albertelli, G., Bianchi, C.N., 2007. Substitution and phase shift within the *Posidonia oceanica* seagrass meadows of NW Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 75, 63–71. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.03.034

Montefalcone, M., 2009. Ecosystem health assessment using the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*: A review. Ecological Indicators 9, 595–604. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2008.09.013

Montefalcone, M., Vassallo, P., Gatti, G., Parravicini, V., Paoli, C., Morri, C., Bianchi, C.N., 2015. The exergy of a phase shift: Ecosystem functioning loss in seagrass meadows of the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 156, 186–194. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.001

Moore, K.A., Jarvis, J.C., 2008. Environmental Factors Affecting Recent Summertime Eelgrass Diebacks in the Lower Chesapeake Bay: Implications for Long-term Persistence. coas 2008, 135–147. https://doi.org/10.2112/SI55-014

Moran, K.L., Bjorndal, K.A., 2007. Simulated green turtle grazing affects nutrient composition of the seagrass Thalassia testudinum. Mar Biol 150, 1083–1092. https://doi.org/10.1007/s00227-006-0427-9

Moreno, D., Aguilera, P.A., Castro, H., 2001. Assessment of the conservation status of seagrass (*Posidonia oceanica*) meadows: implications for monitoring strategy and the decision-making process. Biological Conservation 102, 325–332. https://doi.org/10.1016/S0006-3207(01)00080-5

Morillo, J., Usero, J., Gracia, I., 2004. Heavy metal distribution in marine sediments from the southwest coast of Spain. Chemosphere 55, 431–442. https://doi.org/10.1016/j.chemosphere.2003.10.047

Morse, J.W., Zullig, J.J., Iverson, R.L., Choppin, G.R., Mucci, A., Millero, F.J., 1987. The influence of seagrass beds on carbonate sediments in the Bahamas. Marine Chemistry 22, 71–83. https://doi.org/10.1016/0304-4203(87)90049-1

Mtwana Nordlund, L., Koch, E.W., Barbier, E.B., Creed, J.C., 2016. Seagrass Ecosystem Services and Their Variability across Genera and Geographical Regions. PLoS ONE 11, e0163091. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091

Muehlstein, L.K., Porter, D., Short, F.T., 1988. *Labyrinthula* sp., a marine slime mold producing the symptoms of wasting disease in eelgrass, Zostera marina. Mar. Biol. 99, 465–472. https://doi.org/10.1007/BF00392553

Muehlstein, L.K., Porter, D., Short, F.T., 1991. *Labyrinthula Zosterae* Sp. Nov., The Causative Agent of Wasting Disease of Eelgrass, *Zostera Marina*. Mycologia 83, 180–191. https://doi.org/10.1080/00275514.1991.12025994

Mukai, H., 1993. Biogeography of the tropical seagrasses in the western Pacific. Mar. Freshwater Res. 44, 1–17. https://doi.org/10.1071/mf9930001

Murray, C.C., Mach, M.E., Martone, R.G., 2014. Cumulative Effects in Marine Ecosystems: Scientific Perspectives on its Challenges and Solutions. WWF-Canada and Center For Ocean Solutions.

Mutchler, T., Dunton, K.H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., Rasser, M.K., 2007. Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science 74, 449–457. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.005

Nacken, M., Reise, K., 2000. Effects of herbivorous birds on intertidal seagrass beds in the northern Wadden Sea. Helgoland Marine Research 54, 87–94. https://doi.org/10.1007/s101520050006

Nagelkerken, I., van der Velde, G., Gorissen, M.W., Meijer, G.J., Van't Hof, T., Den Hartog, C., 2000. Importance of Mangroves, Seagrass Beds and the Shallow Coral Reef as a Nursery for Important Coral Reef Fishes, Using a Visual Census Technique. Estuarine, Coastal and Shelf Science 51, 31–44. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0617

Naim, O., Cuet, P., Manga,r V., 2000. The Mascarene islands. In: Coral reefs of the Indian Ocean: their Ecology and Conservation (eds. McClanahan, T., Sheppard, C., Obura, D.O.), Oxford Univ. Press, 353-381.

National Research Council, N.R., 2000. Ecological Indicators for the Nation. https://doi.org/10.17226/9720

Neckles, H., Short, F., Barker, S., Kopp, B., 2005. Disturbance of eelgrass *Zostera marina* by commercial mussel *Mytilus edulis* harvesting in Maine: dragging impacts and habitat recovery. Mar. Ecol. Prog. Ser. 285, 57–73. https://doi.org/10.3354/meps285057

Neto, J.M., Barroso, D.V., Barría, P., 2013. Seagrass Quality Index (SQI), a Water Framework Directive compliant tool for the assessment of transitional and coastal intertidal areas. Ecological Indicators 30, 130–137. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.02.015

Nguyen, V.X., Detcharoen, M., Tuntiprapas, P., Soe-Htun, U., Sidik, J.B., Harah, M.Z., Prathep, A., Papenbrock, J., 2014. Genetic species identification and population structure of *Halophila* (Hydrocharitaceae) from the

Western Pacific to the Eastern Indian Ocean. BMC Evol Biol 14, 92. https://doi.org/10.1186/1471-2148-14-92

Nicet, J.-B., Porcher, M., Pennober, G., Mouquet, P., Alloncle, N., Denis, Y., Gabrié, C., Dirberg, G., Malfait, G., Nicolas, A., Pribat, B., Ringelstein, J., Tollis, S., Quod, J., Andréfouët, S., 2015. Aide pour la réalisation et la commande de cartes d'habitats normalisées par télédétection en milieu récifal sur les territoires français. Guide de mise en oeuvre à l'attention des gestionnaires. Document de synthèse. IFRECOR, 25 pages.

Nicet, J.-B., Pennober G., Burcklen M., Wickel J., Bigot L., Chabanet P., Obura D.,2016. Intensité et impact du blanchissement corallien massif de 2016 sur les récifs coralliens français de l'océan Indien. Projet BECOMING 2016. Rapport MAREX, ESPACE-DEV, ENTROPIE, UR, IRD, SEAS-OI, CORDIO, AAMP, PNMM, PNMG, TAAF, RNMR, DEAL Réunion, RNB, IFRECOR, UE, 89 pages.

Nicet, J.-B, Mouquet, P., 2019. Cartographie et évolution des herbiers à *Thalassodendron ciliatum* du Parc naturel marin des Glorieuses par traitement d'images aériennes et satellites - Phases 1, 2, 3. Projet BEST 2.0 COPRA. Rapport technique pour le compte de l'Agence française pour la biodiversité et du Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines.

Nielsen, S.L., Sand-Jensen, K., Borum, J., Geertz-Hansen, O., 2002. Depth colonization of eelgrass (*Zostera marina*) and macroalgae as determined by water transparency in Danish coastal waters. Estuaries 25, 1025–1032. https://doi.org/10.1007/BF02691349

Niemeijer, D., de Groot, R.S., 2008. A conceptual framework for selecting environmental indicator sets. Ecological Indicators 8, 14–25. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2006.11.012

Nienhuis, P.H., Coosen, J., Kiswara, W., 1989. Community structure and biomass distribution of seagrasses and macrofauna in the flores sea, Indonesia. Netherlands Journal of Sea Research 23, 197–214. https://doi.org/10.1016/0077-7579(89)90014-8

Nixon, S.W., 1995. Coastal marine eutrophication: A definition, social causes, and future concerns. Ophelia 41, 199–219. https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422044

Nordlund, L.M., Gullström, M., 2013. Biodiversity loss in seagrass meadows due to local invertebrate fisheries and harbour activities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 135, 231–240. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.019

Noss, R.F., 1990. Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. Conservation Biology 4, 355–364. https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.1990.tb00309.x

Nyström, M., Norström, A.V., Blenckner, T., de la Torre-Castro, M., Eklöf, J.S., Folke, C., Österblom, H., Steneck, R.S., Thyresson, M., Troell, M., 2012. Confronting Feedbacks of Degraded Marine Ecosystems. Ecosystems 15, 695–710. https://doi.org/10.1007/s10021-012-9530-6

OCDE, 1993, Ibid.

OCDE, 1999. Indicateurs environnementaux pour l'agriculture, concepts et cadre d'analyse. Volume 1. Editions OCDE. Paris, 52 pages.

O'Brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.J.P., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L.J., McMahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radke, L., Christianen, M.J.A., Dennison, W.C., 2018. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. Marine Pollution Bulletin 134, 166–176. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.006

Obura, D., Church, J., Gabrié, C., Centre, U.W.H., 2012. Assessing Marine World Heritage from an ecosystem perspective : the Western Indian Ocean.

OFB et MTES, 2020. Note technique. Validation des méthodes de bioindication DCE dans les DOM, 3 pages.

Olden, J.D., LeRoy Poff, N., Douglas, M.R., Douglas, M.E., Fausch, K.D., 2004. Ecological and evolutionary consequences of biotic homogenization. Trends in Ecology & Evolution 19, 18–24. https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.09.010

Olds, A.D., Connolly, R.M., Pitt, K.A., Pittman, S.J., Maxwell, P.S., Huijbers, C.M., Moore, B.R., Albert, S., Rissik, D., Babcock, R.C., Schlacher, T.A., 2016. Quantifying the conservation value of seascape connectivity: a global synthesis. Global Ecology and Biogeography 25, 3–15. https://doi.org/10.1111/geb.12388

Olesen, B., Enríquez, S., Duarte, C., Sand-Jensen, K., 2002. Depth-acclimation of photosynthesis, morphology and demography of *Posidonia oceanica* and *Cymodocea nodosa* in the Spanish Mediterranean Sea. Mar. Ecol. Prog. Ser. 236, 89–97. https://doi.org/10.3354/meps236089

Olinger, L.K., Heidmann, S.L., Durdall, A.N., Howe, C., Ramseyer, T., Thomas, S.G., Lasseigne, D.N., Brown, E.J., Cassell, J.S., Donihe, M.M., Duffing Romero, M.D., Duke, M.A., Green, D., Hillbrand, P., Wilson Grimes, K.R., Nemeth, R.S., Smith, T.B., Brandt, M., 2017. Altered juvenile fish communities associated with invasive *Halophila stipulacea* seagrass habitats in the U.S. Virgin Islands. PLoS ONE 12, e0188386. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0188386

Oliva, S., Mascaró, O., Llagostera, I., Pérez, M., Romero, J., 2012. Selection of metrics based on the seagrass *Cymodocea nodosa* and development of a biotic index (CYMOX) for assessing ecological status of coastal and transitional waters. Estuarine, Coastal and Shelf Science 114, 7–17. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.022

Olivé, I., Ballorain, B., Golléty, C., 2019. SEAMAY, un projet collaboratif pour étudier les prairies d'herbiers de Mayotte. Feuille marine 2019., Newsletter d'actualités 2016-2018 des herbiers d'outre-mer. Bulletin Ifrecor n°3, pages 26-27.

Oliver, T.H., Heard, M.S., Isaac, N.J.B., Roy, D.B., Procter, D., Eigenbrod, F., Freckleton, R., Hector, A., Orme, C.D.L., Petchey, O.L., Proença, V., Raffaelli, D., Suttle, K.B., Mace, G.M., Martín-López, B., Woodcock, B.A., Bullock, J.M., 2015. Biodiversity and Resilience of Ecosystem Functions. Trends in Ecology & Evolution 30, 673–684. https://doi.org/10.1016/j.tree.2015.08.009

ONB, 2012. Biodiversité et société : des questions pour débattre, 4 pages.

Olsen, J.L., Stam, W.T., Coyer, J.A., Reusch, T.B.H., Billingham, M., Boström, C., Calvert, E., Christie, H., Granger, S., Lumière, R.L., Milchakova, N., Secq, M.-P.O., Procaccini, G., Sanjabi, B., Serrão, E., Veldsink, J., Widdicombe, S., Wyllie-Echeverria, S., 2004. North Atlantic phylogeography and large-scale population differentiation of the seagrass *Zostera marina* L. Molecular Ecology 13, 1923–1941. https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2004.02205.x

Olsen, J.L., Rouzé, P., Verhelst, B., Lin, Y.-C., Bayer, T., Collen, J., Dattolo, E., De Paoli, E., Dittami, S., Maumus, F., Michel, G., Kersting, A., Lauritano, C., Lohaus, R., Töpel, M., Tonon, T., Vanneste, K., Amirebrahimi, M., Brakel, J., Boström, C., Chovatia, M., Grimwood, J., Jenkins, J.W., Jueterbock, A., Mraz, A., Stam, W.T., Tice, H., Bornberg-Bauer, E., Green, P.J., Pearson, G.A., Procaccini, G., Duarte, C.M., Schmutz, J., Reusch, T.B.H., Van de Peer, Y., 2016. The genome of the seagrass *Zostera marina* reveals angiosperm adaptation to the sea. Nature 530, 331–335. https://doi.org/10.1038/nature16548

Ondiviela, B., Losada, I.J., Lara, J.L., Maza, M., Galván, C., Bouma, T.J., van Belzen, J., 2014. The role of seagrasses in coastal protection in a changing climate. Coastal Engineering 87, 158–168. https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2013.11.005

Orfanidis, S., Panayotidis, P., Stamatis, N., 2003. An insight to the ecological evaluation index (EEI). Ecological Indicators 3, 27–33. https://doi.org/10.1016/S1470-160X(03)00008-6

Orfanidis, S., Panayotidis, P., Ugland, K., 2011. Ecological Evaluation Index continuous formula (EEI-c) application: a step forward for functional groups, the formula and reference condition values. Medit. Mar. Sci. 12, 199. https://doi.org/10.12681/mms.60

Orlando-Bonaca, M., Francé, J., Mavrič, B., Grego, M., Lipej, L., Flander-Putrle, V., Šiško, M., Falace, A., 2015. A new index (MediSkew) for the assessment of the *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadow's status. Marine Environmental Research 110, 132–141. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.08.009

Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006a. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. BioScience 56, 987. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2

Orth, R.J., Harwell, M.C., Inglis, G.J., 2006b. Ecology of Seagrass Seeds and Seagrass Dispersal Processes, in: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGY AND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 111–133. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_5

Patriquin, D.G., 1975. "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. Aquatic Botany 1, 163–189. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90021-2

Payri, C., 2006. Phanérogames marines de Nouvelle-Calédonie. Ecologie, distribution, identification. Ifrecor, NC, 16 pages.

Payri, C., Richer de Forges B., Colin, F., 2007. Compendium of marine species from New Caledonia: second edition. Documents Scientifiques et Techniques II(7). IRD Nouméa, 435 pages.

Payri, C., Menou, J.L., N'yeurt, A., in Charpy, L., 2009. Clipperton, environnement et biodiversité d'un microcosme océanique. MNHN, Paris ; IRD, Marseille (Patrimoines naturels; 68).

Payri C., in Hily, C., Duchêne, J., Bouchon-Navaro, Y., Gigou, A., Payri, C., Védie, F., 2010. Les herbiers de phanérogammes marines de l'outre-mer français. Hily C., Gabrié C., Duncombre M. coord. Ifrecor, Conservatoire du littoral, 140 pages.

Payri, C., Pichon, M., Benzoni, F., N'Veurt, R., Verbruggen, H., Andréfouët, S., 2002. Contribution à l'étude de la biodiversité dans les récifs coralliens de Wallis scleractiniaires et macrophytes, 55 pages.

Pareto., Asconit., 2013. Evaluation de l'état et du Risque de Non Attente des Objectifs Environnementaux (RNAOE) à l'horizon 2021 pour les masses d'eau du bassin de Mayotte au titre de la Directive Cadre sur l'Eau, rapport final, Décembre 2013, 217 pages + annexe.

Parc naturel marin de Mayotte, 2013. Plan de gestion du Parc naturel marin de Mayotte, 360 pages + annexes.

Parc naturel marin des Glorieuses, 2015. Plan de gestion 2015-2030. État initial. Volume 1, 154 pages.

Paul, M., 2018. The protection of sandy shores – Can we afford to ignore the contribution of seagrass? Marine Pollution Bulletin, Securing a future for seagrass 134, 152–159. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.08.012

Pelletier, D., 2011. INDICATORS – Constructing and validating indicators of the effectiveness of marine protected areas [WWW Document]. Marine Protected Areas: A Multidisciplinary Approach. https://doi.org/10.1017/CBO9781139049382.014

Pendleton, L., Evans, K., Visbeck, M., 2020. Opinion: We need a global movement to transform ocean science for a better world. Proc Natl Acad Sci USA 202005485. https://doi.org/10.1073/pnas.2005485117

Pergent, G., Pergent-Martini, C., Bein, A., Dedeken, M., Oberti, P., Orsini, A., Santucci, J.-F., Short, F., 2015. Dynamic of *Posidonia oceanica* seagrass meadows in the northwestern Mediterranean: Could climate change be to blame? Comptes Rendus Biologies 338, 484–493. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2015.04.011

Pergent, G., Pergent-Martini, C., Boudouresque, C., 1995. Utilisation de l'herbier à *Posidonia oceanica* comme indicateur biologique de la qualité du milieu littoral en Méditerranée: État des connaissances. Mésogée 54, 3–27.

Pergent-Martini, C., Pergent, G., 2000. Marine phanerogams as a tool in the evaluation of marine trace-metal contamination: an example from the Mediterranean. IJEP 13, 126. https://doi.org/10.1504/IJEP.2000.002313

Pergent-Martini, C., Leoni, V., Pasqualini, V., Ardizzone, G.D., Balestri, E., Bedini, R., Belluscio, A., Belsher, T., Borg, J., Boudouresque, C.F., Boumaza, S., Bouquegneau, J.M., Buia, M.C., Calvo, S., Cebrian, J., Charbonnel, E., Cinelli, F., Cossu, A., Maida, G.D., Dural, B., Francour, P., Gobert, S., Lepoint, G., Meinesz, A., Molenaar, H., Mansour, H.M., Panayotidis, P., Peirano, A., Pergent, G., Piazzi, L., Pirrotta, M., Relini, G., Romero, J., Sanchez-Lizaso, J.L., Semroud, R., Shembri, P., Shili, A., Tomasello, A., Velimirov, B., 2005. Descriptors of *Posidonia oceanica* meadows: Use and application. Ecological Indicators 5, 213–230. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2005.02.004

Personnic, S., Boudouresque, C.F., Astruch, P., Ballesteros, E., Blouet, S., Bellan-Santini, D., Bonhomme, P., Thibault-Botha, D., Feunteun, E., Harmelin-Vivien, M., Pergent, G., Pergent-Martini, C., Pastor, J.,

Poggiale, J.-C., Renaud, F., Thibaut, T., Ruitton, S., 2014. An Ecosystem-Based Approach to Assess the Status of a Mediterranean Ecosystem, the *Posidonia oceanica* Seagrass Meadow. PLoS ONE 9, e98994. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0098994

Peterson, B., Thompson, K., Cowan, J., Heck, K., 2001. Comparison of predation pressure in temperate and subtropical seagrass habitats based on chronographic tethering. Mar. Ecol. Prog. Ser. 224, 77–85. https://doi.org/10.3354/meps224077

Peterson, C.H., Summerson, H.C., Fegleyl, S.R., 1987. Ecological consequences of mechanical harvesting of clams 18.

Petit, K., Michon, J., 2013. La surveillance des milieux aquatiques et des eaux souterraines. Les synthèses, N°8 - Août 2013, 12 pages.

Petit, K., Michon, J., 2015. L'état des eaux de surface et des eaux souterraines. Les synthèse, N°12 - Juin 2015, 12 pages.

Pinault, M., Wickel, J., Nicet, J.-B., Chenoz, M., de Montgolfier, B., Fricke, R., 2018. First record of the near threatened native seahorse *Hippocampus reidi* (Teleostei: Syngnathidae) in an ecosystem dominated by the invasive seagrass *Halophila stipulace*a in the Caribbean Sea. Cybium, 42 (4) : 393-396.

Philippart, C.J.M., Dijkema, K.S., 1995. Wax and wane of *Zostera noltii* Hornem. in the Dutch Wadden Sea. Aquatic Botany 49, 255–268. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)00431-K

Phillips, R., Menez, E., 1988. Seagrasses. Smithsonian contribution to the Marine Sciences, 34. Smithsonian Institute Press, Washington, DC, 110 pages.

Philippe, J.S., Ciccione, S., Bourjea, J., Ballorain, K., Marinesque, S., Glenard, Z., 2014. Plan national d'actions en faveur des tortues marines des territoires français de l'océan Indien : La Réunion, Mayotte et îles Eparses (2015-2020). Ministère de l'Ecologie, du Développement durable et de l'Energie, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de La Réunion. BIOTOPE, KELONIA, IFREMER, Parc marin de Mayotte, TAAF, PHAETON TRADUCTION. 4 volumes, 403 pages

Pillet, V., Duvat, V.K.E., Krien, Y., Cécé, R., Arnaud, G., Pignon-Mussaud, C., 2019. Assessing the impacts of shoreline hardening on beach response to hurricanes: Saint-Barthélemy, Lesser Antilles. Ocean & Coastal Management 174, 71–91. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.021

Poikane, S., Zampoukas, N., Borja, A., Davies, S.P., van de Bund, W., Birk, S., 2014. Intercalibration of aquatic ecological assessment methods in the European Union: Lessons learned and way forward. Environmental Science & Policy 44, 237–246. https://doi.org/10.1016/j.envsci.2014.08.006

Pomeroy, R.S., Parks, J.E., Watson, L.M., 2004. How Is Your MPA Doing?: a Guidebook of Natural and Social Indicators for Evaluating Marine Protected Area Management Effectiveness. IUCN Programme on Protected Areas, Gland.

Post, D.M., 2002. Using Stable Isotopes to Estimate Trophic Position: Models, Methods, and Assumptions. Ecology 83, 703–718. https://doi.org/10.1890/0012-9658(2002)083[0703:USITET]2.0.CO;2

Prado, P., 2018. Seagrass epiphytic assemblages are strong indicators of agricultural discharge but weak indicators of host features. Estuarine, Coastal and Shelf Science 204, 140–148. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.026

Prado, P., Romero, J., Alcoverro, T., 2010. Nutrient status, plant availability and seasonal forcing mediate fish herbivory in temperate seagrass beds. Mar. Ecol. Prog. Ser. 409, 229–239. https://doi.org/10.3354/meps08585

Prange, J.A., Dennison, W.C., 2000. Physiological Responses of Five Seagrass Species to Trace Metals. Marine Pollution Bulletin 41, 327–336. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00126-0

Preen, A.R., Marsh, H., 1995. Response of dugongs to large-scale loss of seagrass from Hervey Bay, Queensland Australia. https://doi.org/10.1071/wr9950507

Preen, A.R., Lee Long, W.J., Coles, R.G., 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km2 of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. Aquatic Botany 52, 3–17. https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00491-H

Pringle, A.W., Pringle, A., Authority, T.P., Authority, G.B.R.M.P., 1989. The history of dredging in Cleveland Bay, Queensland and its effect on sediment movement and on the growth of mangroves, corals and seagrass. Townsville, Qld. : Great Barrier Reef Marine Park Authority.

Procaccini, G., Olsen, J.L., Reusch, T.B.H., 2007. Contribution of genetics and genomics to seagrass biology and conservation. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 234–259. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.035

Pusineri, C., Caceres, S., 2012. Plan National d'Actions en faveur du Dugong, Dugong dugon, volet Mayotte. Ministère de l'Ecologie, du Développement Durable et de l'Energie, Direction de l'Environnement, de l'Aménagement et du Logement de Mayotte. ONCFS, 73 pages + annexes.

Puyraveau, R.-A., 2016. Altération de l'île volcanique de Mayotte (Comores) : approches par géochimie des eaux et isotopie du silicium sur les roches de profils d'altération.

R Development Core Team, 2013. R : A language and environment for statistical computing. R Found. Stat. Comput. Vienna, Autria. ISBN 3-900051-07-0, URL http://www.R-project.org.

Ragueneau, O., Raimonet, M., Mazé, C., Coston-Guarini, J., Chauvaud, L., Danto, A., Grall, J., Jean, F., Paulet, Y.-M., Thouzeau, G., 2018. The Impossible Sustainability of the Bay of Brest? Fifty Years of Ecosystem Changes, Interdisciplinary Knowledge Construction and Key Questions at the Science-Policy-Community Interface. Front. Mar. Sci. 5, 124. https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00124

Ralph, P.J., Burchett, M.D., 1995. Photosynthetic responses of the seagrass *Halophila ovalis* (R. Br.) Hook. f. to high irradiance stress, using chlorophyll a fluorescence. Aquatic Botany 51, 55–66. https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00456-A

Ralph, P., Short, F., 2002. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass Zostera marina. Mar. Ecol. Prog. Ser. 226, 265–271. https://doi.org/10.3354/meps226265

Ralph, P.J., Tomasko, D., Moore, K., Seddon, S., Macinnis-Ng, C.M.O., 2006. Human Impacts on Seagrasses: Eutrophication, Sedimentation, and Contamination, in: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 567–593. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_24

Ralph, P.J., Durako, M.J., Enríquez, S., Collier, C.J., Doblin, M.A., 2007. Impact of light limitation on seagrasses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 176–193. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.017

Ramsar Convention., 1971. Convention on wetlands of international importance especially as waterfowl habitat. Final text adopted by the International Conference on the Wetlands and Waterfowl at Ramsar, Iran, 2 February 1971. (Ramsar Convention: Gland, Switzerland.) Available athttp://ramsar.rgis.ch/cda/en/ramsar-documents-texts-convention-on-20708/main/ramsar/1-31-38%5E20708_4000_0__ [Verified 21 September 2018].

Rapport, D.J., Costanza, R., McMichael, A.J., 1998. Assessing ecosystem health 13, 6.

Rasmussen, E., 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. Seagrass Ecosystems 1–51.

Rastorgueff, P.-A., Bellan-Santini, D., Bianchi, C.N., Bussotti, S., Chevaldonné, P., Guidetti, P., Harmelin, J.-G., Montefalcone, M., Morri, C., Perez, T., Ruitton, S., Vacelet, J., Personnic, S., 2015. An ecosystem-based approach to evaluate the ecological quality of Mediterranean undersea caves. Ecological Indicators 54, 137–152. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.014

Rawlins, B.G., Ferguson, A.J., Chilton, P.J., Arthurton, R.S., Rees, J.G., Baldock, J.W., 1998. Review of agricultural pollution in the Caribbean with particular emphasis on small island developing states. Marine Pollution Bulletin 36, 658–668. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(98)00054-X

Read, T.C., Wantiez, L., Werry, J.M., Farman, R., Petro, G., Limpus, C.J., 2014. Migrations of Green Turtles *(Chelonia mydas*) between Nesting and Foraging Grounds across the Coral Sea. PLoS ONE 9, e100083. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0100083

Read, T.C., FitzSimmons, N.N., Wantiez, L., Jensen, M.P., Keller, F., Chateau, O., Farman, R., Werry, J., MacKay, K.T., Petro, G., Limpus, C.J., 2015. Mixed stock analysis of a resident green turtle, *Chelonia mydas*, population in New Caledonia links rookeries in the South Pacific. Wildlife research.

Renn, C.E., 1936. The wasting disease of *Zostera marina*: a phytological investigation of the disease plant. The Biological Bulletin 70, 148–158. https://doi.org/10.2307/1537320

Renzi, M., Blašković, A., Fastelli, P., Marcelli, M., Guerranti, C., Cannas, S., Barone, L., Massara, F., 2018. Is the microplastic selective according to the habitat? Records in amphioxus sands, Mäerl bed habitats and *Cymodocea nodosa* habitats. Marine Pollution Bulletin 130, 179–183. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2018.03.019

Reusch, T.B.H., Ehlers, A., Hämmerli, A., Worm, B., 2005. Ecosystem recovery after climatic extremes enhanced by genotypic diversity. PNAS 102, 2826–2831. https://doi.org/10.1073/pnas.0500008102

Reyjol, Y., Spyratos, V., Basilico, L., 2013. Perspectives en vue du 2e cycle DCE – Eaux de surface continentales. Bioindication : des outils pour évaluer l'état écologique des milieux aquatiques. Les rencontres-synthèses, Onema, 56 pages.

Reyjol, Y., Argillier, C., Bonne, W., Borja, A., Buijse, A.D., Cardoso, A.C., Daufresne, M., Kernan, M., Ferreira, M.T., Poikane, S., Prat, N., Solheim, A.-L., Stroffek, S., Usseglio-Polatera, P., Villeneuve, B., van de Bund, W., 2014. Assessing the ecological status in the context of the European Water Framework Directive: Where do we go now? Science of The Total Environment 497–498, 332–344. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2014.07.119

Reynolds, L.K., McGlathery, K.J., Waycott, M., 2012. Genetic Diversity Enhances Restoration Success by Augmenting Ecosystem Services. PLoS ONE 7, e38397. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0038397

Rice, J., 2003. Environmental health indicators. Ocean & Coastal Management 46, 235–259. https://doi.org/10.1016/S0964-5691(03)00006-1

Richir, J., Abadie, A., Grosjean, P., Franck, F., Lepoint, G., Lejeune, P., Silva, J., Santos, R., Gobert, S., 2016. A one year survey of seagrass primary productivity using the diving-PAM technique.

Richir, J., Salivas-Decaux, M., Lafabrie, C., Lopez y Royo, C., Gobert, S., Pergent, G., Pergent-Martini, C., 2015. Bioassessment of trace element contamination of Mediterranean coastal waters using the seagrass *Posidonia oceanica*. Journal of Environmental Management 151, 486–499. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.11.015

Ridler, M.S., Dent, R.C., Arrinton, D.A., 2006. Effects of two hurricanes on *Syringodium filiforme*, manatee grass, within the Loxahatchee River estuary, Southeast Florida. Estuaries and Coasts 29, 1019–1025. https://doi.org/10.1007/BF02798664

Ringold, P.L., Alegria, J., Czaplewski, R.L., Mulder, B.S., Tolle, T., Burnett, K., 1996. Adaptive Monitoring Design for Ecosystem Management. Ecological Applications 6, 745–747. https://doi.org/10.2307/2269479

Robblee, M., Barber, T., Carlson, P., Durako, M., Fourqurean, J., Muehlstein, L., Porter, D., Yarbro, L., Zieman, R., Zieman, J., 1991. Mass mortality of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* in Florida Bay (USA). Mar. Ecol. Prog. Ser. 71, 297–299. https://doi.org/10.3354/meps071297

Robineau, B., Berthault, L., Christmann, P., 2012. Nouvelle-Calédonie, terre de Nickel. 11, pages.

Roca, G., 2015. Tracking environmental change in seagrass meadows: understanding indicator behaviour across space and time (http://purl.org/dc/dcmitype/Text). Universitat de Barcelona.

Roca, G., Romero, J., Columbu, S., Farina, S., Pagès, J.F., Gera, A., Inglis, G., Alcoverro, T., 2014. Detecting the impacts of harbour construction on a seagrass habitat and its subsequent recovery. Ecological Indicators 45, 9–17. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.020

Roca, G., Alcoverro, T., de Torres, M., Manzanera, M., Martínez-Crego, B., Bennett, S., Farina, S., Pérez, M., Romero, J., 2015. Detecting water quality improvement along the Catalan coast (Spain) using stress-specific biochemical seagrass indicators. Ecological Indicators 54, 161–170. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.02.031

Roca, G., Alcoverro, T., Krause-Jensen, D., Balsby, T.J.S., van Katwijk, M.M., Marbà, N., Santos, R., Arthur, R., Mascaró, O., Fernández-Torquemada, Y., Pérez, M., Duarte, C.M., Romero, J., 2016. Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: A global review and management synthesis. Ecological Indicators 63, 310–323. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.007

Rolland, R., Boullet, V., 2005. Mayotte, Biodiversité et Evaluation Patrimoniale. Contribution à la mise en œuvre de l'inventaire ZNIEFF.

Rollon, R.N., Cayabyab, N.M., Fortes, M.D., 2001. Vegetative dynamics and sexual reproduction of monospecific *Thalassia hemprichii* meadows in the Kalayaan Island Group. Aquatic Botany 71, 239–246. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(01)00178-4

Rollon, R.N., Van Steveninck, E.D.D.R., Van Vierssen, W., Fortes, M.D., 1999. Contrasting Recolonization Strategies in Multi-Species Seagrass Meadows. Marine Pollution Bulletin 37, 450–459. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(99)00105-8

Rombouts, I., Beaugrand, G., Artigas, L.F., Dauvin, J.-C., Gevaert, F., Goberville, E., Kopp, D., Lefebvre, S., Luczak, C., Spilmont, N., Travers-Trolet, M., Villanueva, M.C., Kirby, R.R., 2013. Evaluating marine ecosystem health: Case studies of indicators using direct observations and modelling methods. Ecological Indicators 24, 353–365. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.07.001

Romero, J., Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Pérez, M., 2007. A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the water framework directive (WFD). Marine Pollution Bulletin 55, 196–204. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.032

Roos, D., Pelletier, D., Ciccione, S., Taquet, M., Hughes, G., 2005. Aerial and snorkelling census techniques for estimating green turtle abundance on foraging areas: A pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean). Aquatic Living Resources 18, 193–198. https://doi.org/10.1051/alr:2005021

Roos, D., Dupont, P., Gaboriau, M., Sucre., E., Claverie, T. 2017. Etude des Peuplements Ichtyologiques et des CommUnautés REcifales à partir d'indicateurs spatiaux et de l'approche fonctionnelle des bancs du Geyser, de la Zélée et de l'Iris (EPICURE). Programme du Xème FED régional « Gestion durable du patrimoine naturel de Mayotte et des îles Eparses. Rapport de contrat n°15/1212185. 239 pages.

Roussel, E., Ducombe, M., Gabrié, C., 2009. Les mangroves de l'outre-mer français - Ecosystèmes associés aux récifs coralliens, 144 pages

Ruiz, H., Ballantine, D.L., 2004. Occurrence of the seagrass *Halophila stipulacea* in the tropical West Atlantic [WWW Document]. URL https://www.ingentaconnect.com/content/umrsmas/bullmar/2004/00000075/00000001/art00011# (accessed 4.16.20).

Ruiz-Frau, A., Gelcich, S., Hendriks, I.E., Duarte, C.M., Marbà, N., 2017. Current state of seagrass ecosystem services: Research and policy integration. Ocean & Coastal Management 149, 107–115. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.10.004

Russell-Hunter, W.D., 1970. Aquatic productivity: an introduction to some basic aspects of biological oceanography and limnology. Macmillan, New York.

Salo, T.E., Pedersen, M.F., 2014. Synergistic effects of altered salinity and temperature on estuarine eelgrass (*Zostera marina*) seedlings and clonal shoots. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 457, 143–150. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.04.008

Salo, T.E., Pedersen, M.F., Boström, C., 2014. Population specific salinity tolerance in eelgrass *(Zostera marina*). J EXP MAR BIOL ECOL 461, 425–429. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.09.010

Salo, T.E., Reusch, T., Boström, C., 2015. Genotype-specific responses to light stress in eelgrass *Zostera marina*, a marine foundation plant. Mar. Ecol. Prog. Ser. 519, 129–140. https://doi.org/10.3354/meps11083

Santos, C.B.D.L., Brun, F.G., Onoda, Y., Cambridge, M.L., Bouma, T.J., Vergara, J.J., Pérez-Lloréns, J.L., 2012. Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. Marine Ecology Progress Series 458, 89–102. https://doi.org/10.3354/meps09757

Sasaki, T., Furukawa, T., Iwasaki, Y., Seto, M., Mori, A.S., 2015. Perspectives for ecosystem management based on ecosystem resilience and ecological thresholds against multiple and stochastic disturbances. Ecological Indicators 57, 395–408. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.05.019

Scamps M., 2005. Les herbiers de Nouvelle Calédonie : Inventaire, caractérisation et typologie Télédétection et cartographie. Rapport stage INA/IRD Nouvelle Calédonie, 67 pages.

Scheibling, R.E., Patriquin, D.G., Filbee-Dexter, K., 2018. Distribution and abundance of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* and associated benthic macrofauna in Carriacou, Grenadines, Eastern Caribbean. Aquatic Botany 144, 1–8. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2017.10.003

Scholten, N., Duffaud, M.H., Giannasi, P., 2020, Ebauche de relevés standardisés des herbiers intertidaux de Mayotte : premier bilan et perspectives pour un suivi diachronique et pour le développement d'un indicateur pérenne, PNMM/OFB, 33 pages.

Schubert, P.R., Karez, R., Reusch, T.B.H., Dierking, J., 2013. Isotopic signatures of eelgrass (*Zostera marina* L.) as bioindicator of anthropogenic nutrient input in the western Baltic Sea. Marine Pollution Bulletin 72, 64–70. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.04.029

Schultz, S.T., Kruschel, C., Bakran-Petricioli, T., Petricioli, D., 2015. Error, Power, and Blind Sentinels: The Statistics of Seagrass Monitoring. PLOS ONE 10, e0138378. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0138378

Sculthorpe, C.D., 1967. The Biology of Aquatic Vascular Plants. 610 S. London: Edward Arnold Ltd. 1967, £ 66 s. net. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 53, 353–354. https://doi.org/10.1002/iroh.19680530207

Sea Coast, 2017. Complexe hôtelier SHERATON Deva Suivi environnemental du milieu marin (phase exploitation). Campagne 2017, 20 pages + annexes.

Serrano, O., Mateo, M.Á., Renom, P., 2011. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. https://doi.org/10.3354/meps08955

Seymour, J.R., Laverock, B., Nielsen, D.A., Trevathan-Tackett, S.M., Macreadie, P.I., 2018. The microbiology of seagrasses. Seagrasses of Australia: structure, ecology and conservation 343–392. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_12

Shahidul Islam, Md., Tanaka, M., 2004. Impacts of pollution on coastal and marine ecosystems including coastal and marine fisheries and approach for management: a review and synthesis. Marine Pollution Bulletin 48, 624–649. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.12.004

Shannon, C., Weaver, W., 1949. The Mathematical Theory of Communication 131.

Sherman, C.D.H., Smith, T.M., York, P.H., Jarvis, J.C., Ruiz-Montoya, L., Kendrick, G.A., 2018. Reproductive, Dispersal and Recruitment Strategies in Australian Seagrasses, in: Larkum, A.W.D., Kendrick, G.A., Ralph, P.J. (Eds.), Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation. Springer International Publishing, Cham, pp. 213–256. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_8

Shimada, S., Watanabe, M., Ichihara, K., Uchimura, M., 2012. Morphological variations of the seagrass species, Halophila nipponica (Hydrocharitaceae, Alismatales).

Short, F.T., Muehlstein, L.K., Porter, D., 1987. Eelgrass Wasting Disease: Cause and Recurrence of a Marine Epidemic. Biological Bulletin 173, 557–562. https://doi.org/10.2307/1541701

Short, F.T., Dennison, W., Capone, D., 1990. Phosphorus-limited growth of the tropical seagrass *Syringodium filiforme* in carbonate sediments. Mar. Ecol. Prog. Ser. 62, 169–174. https://doi.org/10.3354/meps062169

Short, F.T., Porter, D., Iizumi, H., Aioi, K., 1993. Occurrence of the eelgrass pathogen *Labyrinthula zosterae* in Japan. Dis. Aquat. Org. 16, 73–77. https://doi.org/10.3354/dao016073

Short, F.T., Burdick, D.M., 1996. Quantifying Eelgrass Habitat Loss in Relation to Housing Development and Nitrogen Loading in Waquoit Bay, Massachusetts. Estuaries 19, 730. https://doi.org/10.2307/1352532

Short, F., Carruthers, T., Dennison, W., Waycott, M., 2007. Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 3–20. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.012

Short, F.T., Coles, R., Fortes, M.D., Victor, S., Salik, M., Isnain, I., Andrew, J., Seno, A., 2014. Monitoring in the Western Pacific region shows evidence of seagrass decline in line with global trends. Marine Pollution Bulletin 83, 408–416. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.03.036

Short, F.T., Ibelings, B.W., Den Hartog, C., 1988. Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. Aquatic Botany 30, 295–304. https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90062-9

Short, F.T., Neckles, H.A., 1999. The effects of global climate change on seagrasses. Aquatic Botany 63, 169–196. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00117-X

Short, F.T., Coles, R.G., Pergent-Martini, C., 2001. Global seagrass distribution, in: Global Seagrass Research Methods. Elsevier, pp. 5–30t. https://doi.org/10.1016/B978-044450891-1/50002-5

Short, F.T, McKenzie, L.J., Coles, R.G., Vidler, K.P., Gaeckle, J.L., 2006a. SeagrassNet. Manual for Scientific Monitoring of Seagrass Habitat, Worldwide Edition. University of New Hampshire Publication, 75 pages.

Short, F.T., Koch, E.W., Creed, J.C., Magalhães, K.M., Fernandez, E., Gaeckle, J.L., 2006b. SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline. Marine Ecology 27, 277–289. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00095.x

Short, F.T., Waycott, M., 2010a. *Cymodocea rotundata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173363A6999692.

Short, F.T., Waycott, M., 2010b. *Enhalus acoroides*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010l. e.T173331A6992567.

Short, F.T., Coles R., Waycott, M., Bujang, J.S., Fortes, M., Prathep, A., Kamal, A.H.M., Jagtap, T.G., Bandeira, S., Freeman, A., Erftemeijer, P., La Nafie, Y.A., Vergara, S., Calumpong, H.P., Makm I., 2010a. *Cymodocea serrulata*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173358A6998619.

Short, F.T., Williams, S.L., Carruthers, T.J.R., Waycott, M., Kendrick, G.A., Fourqurean, J.W., Callabine, A., Kenworthy, W.J. & Dennison, W.C., 2010b. *Halodule pinifolia*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010c. e.T173327A6991467.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., Waycott, M., Kendrick, G.A., Fourqurean, J.W., Callabine, A., Kenworthy, W.J. & Dennison, W.C., 2010c. *Halodule uninervis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010c. e.T173328A6991773.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., van Tussenbroek, B. & Zieman, J., 2010d. *Halodule wrightii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010d. e.T173372A7001725.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., van Tussenbroek, B. & Zieman, J., 2010e. *Syringodium filiforme*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010e. e.T173378A7003203.

Short, F.T., Coles R., Waycott, M., Bujang J.S., Fortes, M., Prathep, A., Kamal, A.H.M., Jagtap, T.G., Bandeira, S., Freeman, A., Erftemeijer, P., La Nafie, Y.A., Vergara, S., Calumpong H.P. & Makm I., 2010f. *Syringodium isoetifolium*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010f. e.T173332A6992969.

Short, F.T., Coles R., Waycott, M., Bujang, J.S., Fortes, M., Prathep, A., Kamal, A.H.M., Jagtap, T.G., Bandeira, S., Freeman, A., Erftemeijer, P., La Nafie, Y.A., Vergara, S., Calumpong, H.P. & Makm, I., 2010g. *Thalassodendron ciliatum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010h. e.T173375A7002484.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., Waycott, M., Kendrick, G.A., Fourqurean, J.W., Callabine, A., Kenworthy, W.J. & Dennison, W.C., 2010h. *Thalassia hemprichii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010i. e.T173364A7000000.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., van Tussenbroek, B. & Zieman, J., 2010k. *Thalassia testudinum*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010i. e.T173346A6995927.

Short F.T., Coles R., Waycott Mm., Bujang J.S., Fortes M., Prathep A., Kamal A.H.M., Jagtap T.G., Bandeira S., Freeman A., Erftemeijer P., La Nafie Y.A., Vergara S., Calumpong H.P. & Makm I. 2010j. *Halophila capricorni*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173365A7000432.

Short F.T., Carruthers T.J.R., Waycott M., Kendrick G.A., Fourqurean J.W., Callabine A., Kenworthy W.J. & Dennison W.C. 2010k. *Halophila decipiens*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010m. e.T173352A6997485.

Short F.T., Carruthers T.J.R., Waycott M., Kendrick G.A., Fourqurean J.W., Callabine A., Kenworthy W.J. & Dennison W.C. 2010l. *Halophila ovalis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010l. e.T169015A6561794.

Short F.T., Coles, R., Waycott M., Bujang J.S., Fortes M., Prathep A., Kamal A.H.M., Jagtap T.G., Bandeira S., Freeman A., Erftemeijer P., La Nafie Y.A., Vergara S., Calumpong H.P. & Makm I. 2010m. *Halophila minor*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173376A7002822.

Short, F.T., Carruthers, T.J.R., van Tussenbroek, B. & Zieman, J. 2010q. *Halophila baillonii*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010n: e.T173382A7004500.

Short F.T., Carruthers T.J.R., Waycott M., Kendrick G.A., Fourqurean J.W., Callabine A., Kenworthy W.J. & Dennison W.C., 2010o. *Halophila stipulacea*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010p. e.T173319A6989685.

Short F.T., Coles R., Waycott M., Bujang J.S., Fortes M., Prathep A., Kamal A.H.M., Jagtap T.G., Bandeira S., Freeman A., Erftemeijer P., La Nafie Y.A., Vergara S., Calumpong H.P. & Makm I., 2010p. *Zostera capensis*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010s: e.T173370A7001305.

Short, F.T., Polidoro, B., Livingstone, S.R., Carpenter, K.E., Bandeira, S., Bujang, J.S., Calumpong, H.P., Carruthers, T.J.B., Coles, R.G., Dennison, W.C., Erftemeijer, P.L.A., Fortes, M.D., Freeman, A.S., Jagtap, T.G., Kamal, A.H.M., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Nafie, Y.A.L., Nasution, I.M., Orth, R.J., Prathep, A., Sanciangco, J.C., Tussenbroek, B. van, Vergara, S.G., Waycott, M., Zieman, J.C., 2011. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. BIOL. CONSERV. 144, 1961–1971. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010

Sifuentes-Rodríguez, E., Palacios-Reyes, D., 2020. COVID-19: The outbreak caused by a new coronavirus. BMHIM 77, 3854. https://doi.org/10.24875/BMHIM.20000039

Singh, N., Turner, A., 2009. Trace metals in antifouling paint particles and their heterogeneous contamination of coastal sediments. Marine Pollution Bulletin 58, 559–564. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.11.014

Smulders, F.O.H., Vonk, J.A., Engel, M.S., Christianen, M.J.A., 2017. Expansion and fragment settlement of the non-native seagrass *Halophila stipulacea* in a Caribbean bay. Marine Biology Research 13, 967–974. https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1333620

Soissons, L.M., Han, Q., Li, B., van Katwijk, M.M., Ysebaert, T., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., 2014. Cover versus recovery: Contrasting responses of two indicators in seagrass beds. Marine Pollution Bulletin 87, 211–219. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.07.057

Solimini, A.G., Cardoso, A.C., Heiskanen, A.S., 2006. Indicators and Methods for the Ecological Status Assessment Under the Water Framework Directive. Linkages Between Chemical and Biological Quality of Surface Waters. Institute for Environment and Sustainability, Joint Research Center, European Communities, 262 pages.

Soria, M., Gutiérrez-Cánovas, C., Bonada, N., Acosta, R., Rodríguez-Lozano, P., Fortuño, P., Burgazzi, G., Vinyoles, D., Gallart, F., Latron, J., Llorens, P., Prat, N., Cid, N., 2020. Natural disturbances can produce misleading bioassessment results: Identifying metrics to detect anthropogenic impacts in intermittent rivers. J Appl Ecol 57, 283–295. https://doi.org/10.1111/1365-2664.13538

Sorokina, O.A., Zarubina, N.V., 2013. The content of chemical elements in alluvial soils and bottom sediments of the Urkan River (the Amur River basin). Eurasian Soil Sc. 46, 644–653. https://doi.org/10.1134/S1064229313060094

Staehr, P.A., Borum, J., 2011. Seasonal acclimation in metabolism reduces light requirements of eelgrass (*Zostera marina*). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 407, 139–146. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.05.031

Stanković, S., Jović, M., Tanaskovski, B., Mihajlović, M.L., Joksimović, D., Pezo, L., 2015. Can the origin of some metals in the seagrass Posidonia oceanica be determined by the indexes of metals pollutions? Environ Sci Pollut Res 22, 8253–8263. https://doi.org/10.1007/s11356-014-3953-x

State and Federal Contractors Water Agency, Connor, V., 2013. Leading Change: The Collaborative Science and Adaptive Management Program. SFEWS 11. https://doi.org/10.15447/sfews.2013v11iss3art7

Statton, J., Dixon, K.W., Irving, A.D., Jackson, E.L., Kendrick, G.A., Orth, R.J., Sinclair, E.A., 2018. Decline and Restoration Ecology of Australian Seagrasses, in: Larkum, A.W.D., Kendrick, G.A., Ralph, P.J. (Eds.), Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation. Springer International Publishing, Cham, pp. 665–704. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_20

Stilgoe, J., Owen, R., Macnaghten, P., 2013. Developing a framework for responsible innovation. Research Policy 42, 1568–1580. https://doi.org/10.1016/j.respol.2013.05.008

Suding, K.N., Hobbs, R.J., 2009. Threshold models in restoration and conservation: a developing framework. Trends in Ecology & Evolution 24, 271–279. https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.11.012

Sullivan, B.K., Trevathan-Tackett, S.M., Neuhauser, S., Govers, L.L., 2018. Review: Host-pathogen dynamics of seagrass diseases under future global change. Marine Pollution Bulletin 134, 75–88. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.030

Taquet, C., Taquet, M., Dempster, T., Soria, M., Ciccione, S., Roos, D., Dagorn, L., 2006. Foraging of the green sea turtle *Chelonia mydas* on seagrass beds at Mayotte Island (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters. Marine Ecology Progress Series 306, 295–302. https://doi.org/10.3354/meps306295

Taylor, H., Rasheed, M., 2010. Torres Strait Dugong Sanctuary Seagrass Baseline Survey, 26 pages.

TBM, 2013. Cartographie des biocénoses marines de Saint-Barthélemy.

Terrados, J., Borum, J., Duarte, C.M., Fortes, M.D., Kamp-Nielsen, L., Agawin, N.S.R., Kenworthy, W.J., 1999. Nutrient and mass allocation of South-east Asian seagrasses. Aquatic Botany 63, 203–217. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00004-2

Tett, P., Gowen, R., Mills, D., Fernandes, T., Gilpin, L., Huxham, M., Kennington, K., Read, P., Service, M., Wilkinson, M., Malcolm, S., 2007. Defining and detecting undesirable disturbance in the context of marine eutrophication. Marine Pollution Bulletin 55, 282–297. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.028

Tett, P., Gowen, R.J., Painting, S.J., Elliott, M., Forster, R., Mills, D.K., Bresnan, E., Capuzzo, E., Fernandes, T.F., Foden, J., Geider, R.J., Gilpin, L.C., Huxham, M., McQuatters-Gollop, A.L., Malcolm, S.J., Saux-Picart, S., Platt, T., Racault, M.-F., Sathyendranath, S., Molen, J. van der, Wilkinson, M., 2013. Framework for understanding marine ecosystem health. Marine Ecology Progress Series 494, 1–27. https://doi.org/10.3354/meps10539

Thabard, M., Pouget-Cuvelier, A., 2014. Incidences des échouages de sargasses pélagiques sur les côtes martiniquaises. Présentation orale.

Thayer, G.W., Wolfe, D.A., Williams, R.G., 1975. The Impact of Man on Seagrass Systems [WWW Document]. URL https://www.semanticscholar.org/paper/The-Impact-of-Man-on-Seagrass-Systems-Thayer-Wolfe/c87b878898b8392ed2d2084d9d28eccd7007e928 (accessed 4.18.20).

Thibaut, T., Blanfuné, A., Boudouresque, C.F., Personnic, S., Ruitton, S., Ballesteros, E., Bellan-Santini, D., Bianchi, C.N., Bussotti, S., Cebrian, E., Cheminée, A., Culioli, J.-M., Derrien-Courtel, S., Guidetti, P., Harmelin-Vivien, M., Hereu, B., Morri, C., Poggiale, J.-C., Verlaque, M., 2017. An ecosystem-based approach to assess the status of Mediterranean algae-dominated shallow rocky reefs. Marine Pollution Bulletin 117, 311–329. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.01.029

Thomassin, B.A. ; Arnoux, A. ; Coudray, J. ; Froget, C. ; Gout, B.; Kouyoumontzakis, G., ; Masse, J.P.; Reyre, Y.; Reys, J.P.; Vacelet, E. 1989. La sedimentation actuelle dans le lagon de Mayotte (ile volcanique a recif-barriere, SW ocean indien) et son evolution recente en liaison avec les apports terrigenes. Bulletin de la Société Géologique de France (1989) V (6): 1235–1251.

Thomassin, A., 2011. Des réserves sous réserve : acceptation sociale des Aires Marines Protégées : l'exemple de la région sud-ouest de l'océan Indien". Thèse de doctorat en Géographie. Université de la Réunion. Paris, 566 pages.

Torquemada, Y., Díaz-Valdés, M., Colilla, F., Luna, B., Sánchez Lizaso, J., Espla, A.A., 2008. Descriptors from *Posidonia oceanica* (L.) Delile meadows in coastal waters of Valencia, Spain, in the context of the EU Water Framework Directive. ICES Journal of Marine Science 65. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsn146

Townsend, E.C., Fonseca, M.S., 1998. Bioturbation as a potential mechanism influencing spatial heterogeneity of North Carolina seagrass beds. Marine Ecology Progress Series 169, 123–132.

Uchimura, M., Faye, E.J., Shimada, S., Arai, S., Inoue, T., Nakamura, Y., 2006. A re-evaluation of the taxonomic status of *Halophila euphlebia* Makino (Hydrocharitaceae) based on morphological features and ITS sequence data. Botanica Marina 49, 111–121. https://doi.org/10.1515/BOT.2006.015

Uchimura, M., Faye, E.J., Shimada, S., Inoue, T., Nakamura, Y., 2008. A reassessment of *Halophila* species (Hydrocharitaceae) diversity with special reference to Japanese representatives. Botanica Marina 51, 258–268. https://doi.org/10.1515/BOT.2008.036

Udy, J., Dennison, W., Lee Long, W., McKenzie, L., 1999. Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 185, 257–271. https://doi.org/10.3354/meps185257

Ugarelli, K., Chakrabarti, S., Laas, P., Stingl, U., 2017. The Seagrass Holobiont and Its Microbiome. Microorganisms 5, 81. https://doi.org/10.3390/microorganisms5040081

Ugarelli, K., Laas, P., Stingl, U., 2019. The Microbial Communities of Leaves and Roots Associated with Turtle Grass (*Thalassia testudinum*) and Manatee Grass (*Syringodium filliforme*) are Distinct from Seawater and Sediment Communities, but Are Similar between Species and Sampling Sites. Microorganisms 7, 4. https://doi.org/10.3390/microorganisms7010004

UICN Comité français, 2019. Espèces exotiques envahissantes marines : risques et défis pour les écosystèmes marins et littoraux des collectivités françaises d'outre-mer. État des lieux et recommandations. Paris, France, 100 pages.

UICN Comité français, OFB & MNHN., 2020. La Liste rouge des espèces menacées en France - Chapitres Faune de Martinique. Paris, France, ISBN : 978-2-918105-84-8, 32 pages.

Uku, J., 2005. Seagrasses and their epiphytes : Characterization of abundance and productivity in tropical seagrass beds.

Uku, J., Björk, M., 2001. The distribution of epiphytic algae on three Kenyan seagrass species. South African Journal of Botany 67, 475–482. https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31166-2

Underwood, A.J., 1992. Beyond BACI: the detection of environmental impacts on populations in the real, but variable, world. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 161, 145–178. https://doi.org/10.1016/0022-0981(92)90094-Q

United Nations (Ed.), 1990. Human development report 1990. Published for the United Nations (New York) Development Programme. Oxford Univ. Pr, New York.

United Nations Environment Programme., 2020. Out of the blue: The value of seagrasses to the environment and to people. UNEP, Nairobi.

Unsworth, R.K.F., Taylor, J.D., Powell, A., Bell, J.J., Smith, D.J., 2007. The contribution of scarid herbivory to seagrass ecosystem dynamics in the Indo-Pacific. Estuarine, Coastal and Shelf Science 74, 53–62. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.001

Unsworth, R.K.F., Cullen, L.C., 2010. Recognising the necessity for Indo-Pacific seagrass conservation. Conservation Letters 3, 63–73. https://doi.org/10.1111/j.1755-263X.2010.00101.x

Unsworth, R.K.F., Collier, C.J., Henderson, G.M., McKenzie, L.J., 2012. Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. Environ. Res. Lett. 7, 024026. https://doi.org/10.1088/1748-9326/7/2/024026

Unsworth, R.K.F., van Keulen, M., Coles, R.G., 2014. Seagrass meadows in a globally changing environment. Marine Pollution Bulletin 83, 383–386. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.02.026

Unsworth, R.K.F., Collier, C.J., Waycott, M., Mckenzie, L.J., Cullen-Unsworth, L.C., 2015. A framework for the resilience of seagrass ecosystems. Marine Pollution Bulletin 100, 34–46. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2015.08.016

Unsworth, R.K.F., McKenzie, L.J., Nordlund, L.M., Cullen-Unsworth, L.C., 2018. A changing climate for seagrass conservation? Current Biology 28, R1229–R1232. https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.09.027

Vafeiadou, A.-M., Adão, H., De Troch, M., Moens, T., 2013. Sample acidification effects on carbon and nitrogen stable isotope ratios of macrofauna from a Zostera noltii bed. Mar. Freshwater Res. 64, 741. https://doi.org/10.1071/MF12169

Vale, 2017. Suivi environnemental. Second semestre 2017. Milieu marin, 106 pages + annexes.

Valentine, J.F., Duffy, J.E., 2006. The Central Role of Grazing in Seagrass Ecology, in: LARKUM, A.W.D., ORTH, R.J., DUARTE, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 463–501. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_20

Valentine, J.F., Heck, K.L., 1991. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 154, 215–230. https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90165-S

Valentine, J.F., Heck, K.L., Busby Jr., J., Webb, D., 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. Oecologia 112, 193–200. https://doi.org/10.1007/s004420050300

van Dijk, J.K., van Tussenbroek, B.I., 2010. Clonal diversity and structure related to habitat of the marine angiosperm *Thalassia testudinum* along the Atlantic coast of Mexico. Aquatic Botany 92, 63–69. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2009.10.005

van Hooidonk, R., Maynard, J., Tamelander, J., Gove, J., Ahmadia, G., Raymundo, L., Williams, G., Heron, S.F., Planes, S., 2016. Local-scale projections of coral reef futures and implications of the Paris Agreement. Sci Rep 6, 39666. https://doi.org/10.1038/srep39666

van Katwijk, M.M., van der Welle, M.E.W., Lucassen, E.C.H.E.T., Vonk, J.A., Christianen, M.J.A., Kiswara, W., al Hakim, I.I., Arifin, A., Bouma, T.J., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., 2011. Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: a benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. Mar. Pollut. Bull. 62, 1512–1520. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007

van Tussenbroek, B.I., 1998. Above- and below-ground biomass and production by *Thalassia testudinum* in a tropical reef lagoon. Aquatic Botany 61, 69–82. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(98)00058-8

van Tussenbroek, B.I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A.C., Gayle, P.M.H., Guzmán, H.M., Jácome, G.E., Juman, R., Koltes, K.H., Oxenford, H.A., Rodríguez-Ramirez, A., Samper-Villarreal, J., Smith, S.R., Tschirky, J.J., Weil, E., 2014. Caribbean-Wide, Long-Term Study of Seagrass Beds Reveals Local Variations, Shifts in Community Structure and Occasional Collapse. PLoS ONE 9, e90600. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600

van Tussenbroek, B.I., Hernández Arana, H.A., Rodríguez-Martínez, R.E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H.M., González-Godoy, C.E., Barba-Santos, M.G., Vega-Zepeda, A., Collado-Vides, L., 2017. Severe impacts of brown tides caused by Sargassum spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. Marine Pollution Bulletin 122, 272–281. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057

van Tussenbroek, B.I., Lot, A., Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología [VNV], Instituto de Biología (UNAM) [VNV], 2010. Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste = A guide to the tropical seagrasses of the western Atlantic.

van Tussenbroek, B.I., van Katwijk, M.M., Bouma, T.J., van der Heide, T., Govers, L.L., Leuven, R.S.E.W., 2016. Non-native seagrass *Halophila stipulacea* forms dense mats under eutrophic conditions in the Caribbean. Journal of Sea Research 115, 1–5. https://doi.org/10.1016/j.seares.2016.05.005

van Tussenbroek, B.I., Villamil, N., Márquez-Guzmán, J., Wong, R., Monroy-Velázquez, L.V., Solis-Weiss, V., 2016. Experimental evidence of pollination in marine flowers by invertebrate fauna. Nat Commun 7, 12980. https://doi.org/10.1038/ncomms12980

van Tussenbroek, B.I., Vonk, J.A., Stapel, J., Erftemeijer, P.L.A., Middelburg, J.J., Zieman, J., 2006. The Biology of *Thalassia:* Paradigms and Recent Advances in Research 31.

Van Wynsberge, S., Gilbert, A., Guillemot, N., Payri, C., Andréfouët, S., 2013. Alert thresholds for monitoring environmental variables: A new approach applied to seagrass beds diversity in New Caledonia. Marine Pollution Bulletin 77, 300–307. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.09.035

Vanderklift, M.A., Ponsard, S., 2003. Sources of variation in consumer-diet $\delta^{15}N$ enrichment: a meta-analysis. Oecologia 136, 169–182. https://doi.org/10.1007/s00442-003-1270-z

Vaslet, A., 2015. Foraging habits of reef fishes associated with mangroves and seagrass beds in a Caribbean lagoon: A stable isotope approach. Cien Mar 41, 217–232. https://doi.org/10.7773/cm.v41i3.2494

Vaslet, A., Phillips, D.L., France, C., Feller, I.C., Baldwin, C.C., 2012. The relative importance of mangroves and seagrass beds as feeding areas for resident and transient fishes among different mangrove habitats in Florida and Belize: Evidence from dietary and stable-isotope analyses. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 434–435, 81–93. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2012.07.024

Vaslet, A., Chevry, L., Alloncle, N., Brugneaux, S., 2013. Analyse régionale marine de Guadeloupe. Agence des aires marines protégées - Parc National de Guadeloupe - Université des Antilles et de la Guyane, 268 pages.

Vaslet, A., AGRNSM., 2018. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale de Saint-Martin : 2018-2027. Partie B – Gestion de la Réserve Naturelle, 84 pages.

Vaslet, A., ATE., 2018. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale de Saint-Barthélemy : 2018-2027. Partie C – Fiches actions, 194 pages.

Vergeer, L.H.T., den Hartog, C., 1994. Omnipresence of Labyrinthulaceae in seagrasses. Aquatic Botany 48, 1–20. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90070-1

Vergés, A., Becerro, M.A., Alcoverro, T., Romero, J., 2007. Experimental evidence of chemical deterrence against multiple herbivores in the seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series 343, 107–114.

Vergés, A., Alcoverro, T., Romero, J., 2011. Plant defences and the role of epibiosis in mediating within-plant feeding choices of seagrass consumers. Oecologia 166, 381–390. https://doi.org/10.1007/s00442-010-1830-y

Vergonzanne, 1977. Étude sur les mollusques et les échinodermes récifaux des îles Glorieuses (nord-ouest de Madagascar). Bionomie et évaluations quantitatives. Thèse de 3ème cycle d'Océanographie, Université de Bretagne occidentale, Brest.

Vermaat, J., Agawin, N., Duarte, C., Fortes, M., Marbà, N., Uri, J., 1995. Meadow maintenance, growth and productivity of a mixed Philippine seagrass bed. Mar. Ecol. Prog. Ser. 124, 215–225. https://doi.org/10.3354/meps124215

Viana, I.G., Siriwardane-de Zoysa, R., Willette, D.A., Gillis, L.G., 2019. Exploring how non-native seagrass species could provide essential ecosystems services: a perspective on the highly invasive seagrass *Halophila stipulacea* in the Caribbean Sea. Biol Invasions 21, 1461–1472. https://doi.org/10.1007/s10530-019-01924-y

Villazán, B., Salo, T., Brun, F., Vergara, J., Pedersen, M., 2015. High ammonium availability amplifies the adverse effect of low salinity on eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 536, 149–162. https://doi.org/10.3354/meps11435

Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. Science 277, 494–499. https://doi.org/10.1126/science.277.5325.494

Vonk, J., Pijnappels, M., Stapel, J., 2008. In situ quantification of *Tripneustes gratilla* grazing and its effects on three co-occurring tropical seagrass species. Mar. Ecol. Prog. Ser. 360, 107–114. https://doi.org/10.3354/meps07362

Vonk, J.A., Christianen, M.J.A., Stapel, J., 2010. Abundance, edge effect, and seasonality of fauna in mixed-species seagrass meadows in southwest Sulawesi, Indonesia. Marine Biology Research 6, 282–291. https://doi.org/10.1080/17451000903233789

Vonk, J.A., Smulders, F.O.H., Christianen, M.J.A., Govers, L.L., 2018. Seagrass leaf element content: A global overview. Marine Pollution Bulletin 134, 123–133. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.066

Wabnitz, C.C., Andrefouet, S., Torres-Pulliza, D., Mueller-Karger, F.E., Kramer, P.A., 2008. Regional-scale seagrass habitat mapping in the Wider Caribbean region using Landsat sensors: applications to conservation and ecology. Remote Sensing of Environment 112, 3455–3467. https://doi.org/10.1016/j.rse.2008.01.020

Walker, D.I., Lukatelich, R.J., Bastyan, G., McComb, A.J., 1989. Effect of boat moorings on seagrass beds near Perth, Western Australia. Aquatic Botany 36, 69–77. https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90092-2

Walker, D.I., McComb, A.J., 1992. Seagrass degradation in Australian coastal waters. Marine Pollution Bulletin 25, 191–195. https://doi.org/10.1016/0025-326X(92)90224-T

Walcker, R., Laplanche, C., Herteman, M., Lambs, L., Fromard, F., 2019. Damages caused by hurricane Irma in the human-degraded mangroves of Saint Martin (Caribbean). Sci Rep 9, 18971. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55393-3

Wallis, C., P., Blancher, N., Seon-Massin, F., Martini, M., Schouppe, Asconit Consultants, ONEMA, Direction Recherche Commission Européenne, 2013, Mise en œuvre de la directive cadre sur l'eau. Quand les services écosystémiques entrent en jeu. Collection les rencontres et synthèses, 188 pages.

Wallington, T.J., Hobbs, R.J., Moore, S.A., 2005. Implications of Current Ecological Thinking for Biodiversity Conservation: a Review of the Salient Issues. E&S 10, art15. https://doi.org/10.5751/ES-01256-100115

Wallner-Hahn, S., de la Torre-Castro, M., 2018. Early steps for successful management in small-scale fisheries: An analysis of fishers', managers' and scientists' opinions preceding implementation. Marine Pollution Bulletin 134, 186–196. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.07.058

Walton, M.E.M., Al-Maslamani, I., Haddaway, N., Kennedy, H., Castillo, A., Al-Ansari, E.S., Al-Shaikh, I., Abdel-Moati, M., Al-Yafei, M.A.A., Le Vay, L., 2016. Extreme ^{15}N Depletion in Seagrasses. Estuaries and Coasts 39, 1709–1723. https://doi.org/10.1007/s12237-016-0103-3

Walz, R., 2000. Development of Environmental Indicator Systems: Experiences from Germany. Environmental Management 25, 613–623. https://doi.org/10.1007/s002670010048

Wang, M., Hu, C., Barnes, B.B., Mitchum, G., Lapointe, B., Montoya, J.P., 2019. The great Atlantic Sargassum belt. Science 365, 83–87. https://doi.org/10.1126/science.aaw7912

Wang, W.-L., Dy, D.T., Wang, W.-T., Liu, S.-L., 2010. In situ Photosynthetic Potential of Five Philippine Seagrasses as Measured using the Submersible Pulse Amplitude Modulated (Diving-PAM) Fluorometer: Rapid Light Curves 18.

Waters, C.N., Zalasiewicz, J., Summerhayes, C., Barnosky, A.D., Poirier, C., Gałuszka, A., Cearreta, A., Edgeworth, M., Ellis, E.C., Ellis, M., Jeandel, C., Leinfelder, R., McNeill, J.R., Richter, D. deB, Steffen, W., Syvitski, J., Vidas, D., Wagreich, M., Williams, M., Zhisheng, A., Grinevald, J., Odada, E., Oreskes, N., Wolfe, A.P., 2016. The Anthropocene is functionally and stratigraphically distinct from the Holocene. Science 351. https://doi.org/10.1126/science.aad2622

Waycott, M., 2018. Seagrass taxonomy in an era of genomics —what advances are possible, and what aren't. Plenary, World seagrass conference, Singapore.

Waycott, M., Freshwater, D.W., York, R.A., Calladine, A., Kenworthy, W.J., 2002. Evolutionary trends in the seagrass genus *Halophila* (Thouars): insights from molecular phylogeny. Bulletin of marine science 71, 10.

Waycott M., McMahon K., Mellors J., Calladine A., Kleine D., 2004. A guide to tropical seagrass of the Indo-West Pacific. James Cook University, Townsville, 72 pages.

Waycott, M., Procaccini, G., Les, D.H., Reusch, T.B.H., 2006. Seagrass Evolution, Ecology and Conservation: A Genetic Perspective, in: Larkum, A.W.D., Orth, R.J., Duarte, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 25–50. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_2

Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 12377–12381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106

Waycott, M., McKenzie, L.J., Mellors, J.E., Ellison, J.C., Sheaves, M.T., Collier, C., Schwarz, A.-M., Webb, A., Johnson, J.E., Payri, C.E., 2011. Vulnerability of mangroves, seagrasses and intertidal ats in the tropical Paci c to climate change 72.

Waycott, M., Biffin, E., Les, D.H., 2018. Systematics and Evolution of Australian Seagrasses in a Global Context, in: Larkum, A.W.D., Kendrick, G.A., Ralph, P.J. (Eds.), Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation. Springer International Publishing, Cham, pp. 129–154. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_5

Wazniak, C.E., Hall, M.R., Carruthers, T.J.B., Sturgis, B., Dennison, W.C., Orth, R.J., 2007. Linking Water Quality to Living Resources in a Mid-Atlantic Lagoon System, Usa. Ecological Applications 17, S64–S78. https://doi.org/10.1890/05-1554.1

Wear, D., Sullivan, M., Moore, A., Millie, D., 1999. Effects of water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 179, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps179201

Weichselgartner, J., Kasperson, R., 2010. Barriers in the science-policy-practice interface: Toward a knowledge-action-system in global environmental change research. Global Environmental Change 20, 266–277. https://doi.org/10.1016/j.gloenvcha.2009.11.006

Whelan III, T., van Tussenbroek, B.I., Barba Santos, M.G., 2011. Changes in trace metals in *Thalassia testudinum* after hurricane impacts. Marine Pollution Bulletin 62, 2797–2802. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.09.007

Wickel, J., 2020. Suivi des herbiers à phanérogames marines de Mayotte. État initial des peuplements ichtyologiques associés. Rapport technique MAREX pour le compte du parc naturel marin de Mayotte, 16 pages.

Wilkinson, C., 2008. Status of coral reefs of the world: 2008. Global Coral Reef Monitoring Network and Reef and Rainforest Research Centre, Townsville, Australia, 296 pages.

Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2012. Effects of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* on the native seagrass, *Syringodium filiforme*, and associated fish and epibiota communities in the Eastern Caribbean. Aquatic Botany 103, 74–82. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.007

Willette, D.A., Chalifour, J., Debrot, A.O.D., Engel, M.S., Miller, J., Oxenford, H.A., Short, F.T., Steiner, S.C.C., Védie, F., 2014. Continued expansion of the trans-Atlantic invasive marine angiosperm *Halophila stipulacea* in the Eastern Caribbean. Aquatic Botany 112, 98–102. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.001

Williams, B.K., 2011. Adaptive management of natural resources—framework and issues. Journal of Environmental Management 92, 1346–1353. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2010.10.041

Williams, S., 1987. Competition between the seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme* in a Caribbean lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 35, 91–98. https://doi.org/10.3354/meps035091

Williams, S.L., 2007. Introduced species in seagrass ecosystems: Status and concerns. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 89–110. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.05.032

WIOSN., 2017. A first step towards a Western Indian Ocean Seagrass Network Workshop #1 – Theme: Seagrass monitoring.

Wolanski, E., Elliott, M., 2015. Estuarine Ecohydrology: an Introduction. Amsterdam: Elsevier.

Wood, N., Lavery, P., 2000. Monitoring Seagrass Ecosystem Health—The Role of Perception in Defining Health and Indicators. Ecosystem Health 6, 134–148. https://doi.org/10.1046/j.1526-0992.2000.00015.x

Worm, B., Barbier, E.B., Beaumont, N., Duffy, J.E., Folke, C., Halpern, B.S., Jackson, J.B.C., Lotze, H.K., Micheli, F., Palumbi, S.R., Sala, E., Selkoe, K.A., Stachowicz, J.J., Watson, R., 2006. Impacts of Biodiversity Loss on Ocean Ecosystem Services. Science 314, 787–790. https://doi.org/10.1126/science.1132294

WWF, 2015. Rapport planète vivante océan. Espèces, habitats et bien être humain, 67 pages.

WWF, 2020. The loss of nature and rise of pandemics. Protecting human and planetary health, 21 pages.

Yamakita, T., Nakaoka, M., 2008. Scale dependency in seagrass dynamics: how does the neighboring effect vary with grain of observation? Population Ecology. https://doi.org/10.1007/s10144-008-0119-z

Yamamuro, M., Kayanne, H., Yamano, H., 2003. of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. Marine Pollution Bulletin 46, 452–458. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00463-0

Yang, X., Zhang, P., Li, W., Hu, C., Zhang, X., He, P., 2018. Evaluation of four seagrass species as early warning indicators for nitrogen overloading: Implications for eutrophic evaluation and ecosystem management. Science of The Total Environment 635, 1132–1143. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.227

York, P.H., Hyndes, G.A., Bishop, M.J., Barnes, R.S.K., 2018. Faunal Assemblages of Seagrass Ecosystems, in: Larkum, A.W.D., Kendrick, G.A., Ralph, P.J. (Eds.), Seagrasses of Australia: Structure, Ecology and Conservation. Springer International Publishing, Cham, pp. 541–588. https://doi.org/10.1007/978-3-319-71354-0_17

Zalasiewicz, J., Waters, C.N., Williams, M., Barnosky, A.D., Cearreta, A., Crutzen, P., Ellis, E., Ellis, M.A., Fairchild, I.J., Grinevald, J., Haff, P.K., Hajdas, I., Leinfelder, R., McNeill, J., Odada, E.O., Poirier, C., Richter, D., Steffen, W., Summerhayes, C., Syvitski, J.P.M., Vidas, D., Wagreich, M., Wing, S.L., Wolfe, A.P., An, Z., Oreskes, N., 2015. When did the Anthropocene begin? A mid-twentieth century boundary level is stratigraphically optimal. Quaternary International 383, 196–203. https://doi.org/10.1016/j.quaint.2014.11.045

Zhang, J., Huang, X., Jiang, Z., 2014. Physiological responses of the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers as indicators of nutrient loading. Marine Pollution Bulletin 83, 508–515. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.12.056

Zieman, J., Iverson, R., Ogden, J., 1984. Herbivory effects on *Thalassia testudinum* leaf growth and nitrogen content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 15, 151–158. https://doi.org/10.3354/meps015151

Autres références citées dans le Chapitre 3

Références du Tableau 10. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine naturelles.

1. Alcoverro, T., Manzanera, M., Romero, J., 2001. Annual metabolic carbon balance of the seagrass *Posidonia oceanica*: the importance of carbohydrate reserves.

2. Alcoverro, T., Mariani, S., 2002. Effects of sea urchin grazing on seagrass (*Thalassodendron ciliatum*) beds of a Kenyan lagoon. Mar. Ecol. Prog. Ser. 226, 255–263. https://doi.org/10.3354/meps226255

3. Aragones, L., Marsh, H., 1999. Impact of Dugong grazing and turtle cropping on tropical seagrass communities. Pac. Conserv. Biol. 5, 277. https://doi.org/10.1071/PC000277

4. Baldwin, J.R., Loworn, J.R., 1994. Expansion of seagrass habitat by the exotic *Zostera japonica*, and its use by dabbling ducks and brant in Boundary Bay, British Columbia 9.

5. Ballorain, K., Ciccione, S., Bourjea, J., Grizel, H., Enstipp, M., Georges, J.-Y., 2010. Habitat use of a multispecific seagrass meadow by green turtles *Chelonia mydas* at Mayotte Island. Mar Biol 157, 2581–2590. https://doi.org/10.1007/s00227-010-1520-7

6. Berkenbusch, K., Rowden, A.A., Myers, T.E., 2007. Interactions between seagrasses and burrowing ghost shrimps and their influence on infaunal assemblages. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 341, 70–84. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.10.026

7. Bjorndal, K.A., 1980. Nutrition and grazing behavior of the green turtle *Chelonia mydas*. Mar. Biol. 56, 147–154. https://doi.org/10.1007/BF00397131

8. Bortolus, A., Iribarne, O.O., Martínez, M.M., Martinez, M.M., 1998. Relationship between Waterfowl and the Seagrass *Ruppia maritima* in a Southwestern Atlantic Coastal Lagoon. Estuaries 21, 710. https://doi.org/10.2307/1353275

9. Camp, D.K., Cobb, S.P., van Breedveld, J.F., 1973. Overgrazing of Seagrasses by a Regular Urchin, "*Lytechinus variegatus*." BioScience 23, 37–38. https://doi.org/10.2307/1296366

10. Christianen, M.J.A., Herman, P.M.J., Bouma, T.J., Lamers, L.P.M., van Katwijk, M.M., van der Heide, T., Mumby, P.J., Silliman, B.R., Engelhard, S.L., van de Kerk, M., Kiswara, W., van de Koppel, J., 2014. Habitat collapse due to overgrazing threatens turtle conservation in marine protected areas. Proc. R. Soc. B 281, 20132890. https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2890

11. Christianen, M.J.A., Smulders, F.O.H., Engel, M.S., Nava, M.I., Willis, S., Debrot, A.O., Palsbøll, P.J., Vonk, J.A., Becking, L.E., 2019. Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. J Ecol 107, 45–57. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021

12. Dawes, C.J., Bird, K., Durako, M., Goddard, R., Hoffman, W., McIntosh, R., 1979. Chemical fluctuations due to seasonal and cropping effects on an algal-seagrass community. Aquatic Botany 6, 79–86. https://doi.org/10.1016/0304-3770(79)90052-4

13. De Cock, A.W.A.M., 1981. Influence of temperature and variations in temperature on flowering in *Zostera marina* L. under laboratory conditions. Aquatic Botany 10, 125–131. https://doi.org/10.1016/0304-3770(81)90015-2

14. Durako, M.J., Moffler, M.D., 1987. Factors affecting the reproductive ecology of *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). Aquatic Botany 27, 79–95. https://doi.org/10.1016/0304-3770(87)90087-8

15. Eklöf, J.S., de la Torre-Castro, M., Gullström, M., Uku, J., Muthiga, N., Lyimo, T., Bandeira, S.O., 2008. Sea urchin overgrazing of seagrasses: A review of current knowledge on causes, consequences, and management. Estuarine, Coastal and Shelf Science 79, 569–580. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.05.005

16. Fourqurean, J., Manuel, S., Coates, K., Kenworthy, W., Smith, Sr., 2010. Effects of excluding sea turtle herbivores from a seagrass bed: Overgrazing may have led to loss of seagrass meadows in Bermuda. Marine Ecology Progress Series 419, 223–232. https://doi.org/10.3354/meps08853

17. Hernández, A.L.M., Tussenbroek, B.I. van, 2014. Patch dynamics and species shifts in seagrass communities under moderate and high grazing pressure by green sea turtles. Marine Ecology Progress Series 517, 143–157. https://doi.org/10.3354/meps11068

18. Kelkar, N., Arthur, R., Marbà, N., Alcoverro, T., 2013a. Greener pastures? High-density feeding aggregations of green turtles precipitate species shifts in seagrass meadows. Journal of Ecology 101, 1158–1168. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12122

19. Kelkar, N., Arthur, R., Marba, N., Alcoverro, T., 2013b. Green turtle herbivory dominates the fate of seagrass primary production in the Lakshadweep islands (Indian Ocean). Marine Ecology Progress Series 485, 235–243. https://doi.org/10.3354/meps10406

20. Kuiper-Linley, M., Johnson, C.R., Lanyon, J.M., 2007. Effects of simulated green turtle regrazing on seagrass abundance, growth and nutritional status in Moreton Bay, south-east Queensland, Australia. Mar. Freshwater Res. 58, 492–503. https://doi.org/10.1071/MF06241

21. Lal, A., Arthur, R., Marbà, N., Lill, A.W.T., Alcoverro, T., 2010. Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (Chelonia mydas) densities substantially alters seagrass meadows. Biological Conservation 143, 2730–2738. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2010.07.020

22. Larkum, A.W.D., West, R.J., 1990. Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. Aquatic Botany 37, 55–70. https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90064-R

23. Marbà, N., Gallegos, M.E., Merino, M., Duarte, C.M., 1994. Vertical growth of *Thalassia testudinum*: seasonal and interannual variability. Aquatic Botany 47, 1–11. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90043-4

24. McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Unsworth, R., 2010. Seagrass-Watch News. Issue 40, Seagrass-Watch HQ, Cairns, Queensland, Australia, 16 pages.

25. McMillan, C., 1982. Reproductive physiology of tropical seagrasses. Aquatic Botany 14, 245–258. https://doi.org/10.1016/0304-3770(82)90102-4

26. Mellors, J., Marsh, H., Coles, R., 1993. Intra-annual changes in seagrass standing crop, Green Island, Northern Queensland. Mar. Freshwater Res. 44, 33. https://doi.org/10.1071/MF9930033

27. Muehlstein, L., 1989. Perspectives on the wasting disease of eelgrass *Zostera marina*. Dis. Aquat. Org. 7, 211–221. https://doi.org/10.3354/dao007211

28. Muehlstein, L.K., Porter, D., Short, F.T., 1991. *Labyrinthula Zosterae* Sp. Nov., The Causative Agent of Wasting Disease of Eelgrass, Zostera Marina. Mycologia 83, 180–191. https://doi.org/10.1080/00275514.1991.12025994

29. Muehlstein, L.K., Porter, D., Short, F.T., 1988. *Labyrinthula* sp., a marine slime mold producing the symptoms of wasting disease in eelgrass, *Zostera marina*. Mar. Biol. 99, 465–472. https://doi.org/10.1007/BF00392553

30. Patriquin, D.G., 1975. "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. Aquatic Botany 1, 163–189. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90021-2

31. Peterson, B.J., Thompson, K.R., Jr, J.H.C., Jr, K.L.H., 2001. Comparison of predation pressure in temperate and subtropical seagrass habitats based on chronographic tethering. Marine Ecology Progress Series 224, 77–85. https://doi.org/10.3354/meps224077

32. Preen, A., 1995. Impacts of dugong foraging on seagrass habitats: observational and experimental evidence for cultivation grazing. Mar. Ecol. Prog. Ser. 124, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps124201

33. Preen, A.R., Lee Long, W.J., Coles, R.G., 1995. Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km^2 of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. Aquatic Botany 52, 3–17. https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00491-H

34. Ralph, P.J., Short, F.T., 2002. Impact of the wasting disease pathogen, *Labyrinthula zosterae*, on the photobiology of eelgrass *Zostera marina*. Marine Ecology Progress Series 226, 265–271.

35. Rasmussen, E., 1977. The wasting disease of eelgrass (*Zostera marina*) and its effects on environmental factors and fauna. Seagrass Ecosystems 1–51.

36. Renn, C.E., 1936. The wasting disease of *Zostera marina*: a phytological investigation of the diseased plant. The Biological Bulletin 70, 148–158. https://doi.org/10.2307/1537320

37. Ridler, M.S., Dent, R.C., Arrinton, D.A., 2006. Effects of two hurricanes on *Syringodium filiforme*, manatee grass, within the Loxahatchee River estuary, Southeast Florida. Estuaries and Coasts 29, 1019–1025. https://doi.org/10.1007/BF02798664

38. Robblee, M., Barber, T., Carlson, P., Durako, M., Fourqurean, J., Muehlstein, L., Porter, D., Yarbro, L., Zieman, R., Zieman, J., 1991. Mass mortality of the tropical seagrass *Thalassia testudinum* in Florida Bay (USA). Mar. Ecol. Prog. Ser. 71, 297–299. https://doi.org/10.3354/meps071297

39. Short, F., Mathieson, A., Nelson, J., 1986. Recurrence of the eelgrass wasting disease at the border of New Hampshire and Maine, USA. Mar. Ecol. Prog. Ser. 29, 89–92. https://doi.org/10.3354/meps029089

40. Short, F.T., Muehlstein, L.K., Porter, D., 1987. Eelgrass Wasting Disease: Cause and Recurrence of a Marine Epidemic. Biological Bulletin 173, 557–562. https://doi.org/10.2307/1541701

41. Short, F.T., Wyllie-Echeverria, S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. Environmental Conservation 23, 17–27. https://doi.org/10.1017/S0376892900038212

42. Thabard, M., Pouget-Cuvelier, A., 2014. Incidences des échouages de sargasses pélagiques sur les côtes martiniquaises. Présentation orale.

43. Townsend, E.C., Fonseca, M.S., 1998. Bioturbation as a potential mechanism influencing spatial heterogeneity of North Carolina seagrass beds. Marine Ecology Progress Series 169, 123–132.

44. Valentine, J.F., Heck, K.L., 1991. The role of sea urchin grazing in regulating subtropical seagrass meadows: evidence from field manipulations in the northern Gulf of Mexico. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 154, 215–230. https://doi.org/10.1016/0022-0981(91)90165-S

45. Valentine, J.F., Heck, K.L., Busby Jr., J., Webb, D., 1997. Experimental evidence that herbivory increases shoot density and productivity in a subtropical turtlegrass (*Thalassia testudinum*) meadow. Oecologia 112, 193–200. https://doi.org/10.1007/s004420050300

46. van Tussenbroek, B.I., Hernández Arana, H.A., Rodríguez-Martínez, R.E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H.M., González-Godoy, C.E., Barba-Santos, M.G., Vega-Zepeda, A., Collado-Vides, L., 2017. Severe impacts of brown tides caused by Sargassum spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. Marine Pollution Bulletin 122, 272–281. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057

47. Waycott, M., McKenzie, L.J., Mellors, J.E., Ellison, J.C., Sheaves, M.T., Collier, C., Schwarz, A.-M., Webb, A., Johnson, J.E., Payri, C.E., 2011. Vulnerability of mangroves, seagrasses and intertidal ats in the tropical Paci c to climate change 72.

Références du Tableau 11. Réponses biologiques des phanérogames marines face aux principales pressions d'origine anthropiques.

1. Abal, E.G., Loneragan, N., Bowen, P., Perry, C.J., Udy, J.W., Dennison, W.C., 1994. Physiological and morphological responses of the seagrass *Zostera capricorni* Aschers, to light intensity. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 178, 113–129. https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90228-3

2. Alcoverro, T., Zimmerman, R., Kohrs, D., Alberte, R., 1999. Resource allocation and sucrose mobilization in light-limited eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 187, 121–131. https://doi.org/10.3354/meps187121

3. Alexandre, A., Santos, R., Serrão, E., 2005. Effects of clam harvesting on sexual reproduction of the seagrass *Zostera noltii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 298, 115–122. https://doi.org/10.3354/meps298115

4. Arnold, T., Mealey, C., Leahey, H., Miller, A.W., Hall-Spencer, J.M., Milazzo, M., Maers, K., 2012. Ocean Acidification and the Loss of Phenolic Substances in Marine Plants. PLoS ONE 7, e35107. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035107

5. Badalamenti, F., Alagna, A., D'Anna, G., Terlizzi, A., Di Carlo, G., 2011. The impact of dredge-fill on *Posidonia oceanica* seagrass meadows: Regression and patterns of recovery. Marine Pollution Bulletin 62, 483–489. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2010.12.011

6. Boese, B.L., 2002. Effects of recreational clam harvesting on eelgrass (*Zostera marina*) and associated infaunal invertebrates: in situ manipulative experiments. Aquatic Botany 73, 63–74. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00004-9

7. Borum, J., 1985. Development of epiphytic communities on eelgrass (*Zostera marina*) along a nutrient gradient in a Danish estuary. Mar. Biol. 87, 211–218. https://doi.org/10.1007/BF00539431

8. Bouchon, C., Lemoine, S., Dromard, C., Bouchon-Navaro, Y., 2016. Level of contamination by metallic trace elements and organic molecules in the seagrass beds of Guadeloupe Island. Environ Sci Pollut Res 23, 61–72. https://doi.org/10.1007/s11356-015-5682-1

9. Burke, M., Dennison, W., Moore, K., 1996. Non-structural carbohydrate reserves of eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 137, 195–201. https://doi.org/10.3354/meps137195

10. Burkholder, J.M., Glasgow, H.B., Cooke, J.E., 1994. Comparative effects of water-column nitrate enrichment on eelgrass *Zostera marina*, shoalgrass *Halodule wrightii*, and widgeongrass *Ruppia maritima*. Marine Ecology Progress Series 105, 121–138.

11. Burkholder, J.M., Tomasko, D.A., Touchette, B.W., 2007. Seagrasses and eutrophication. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 46–72. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024

12. Cabaço, S., Alexandre, A., Santos, R., 2005. Population-level effects of clam harvesting on the seagrass *Zostera noltii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 298, 123–129. https://doi.org/10.3354/meps298123

13. Cabaço, S., Santos, R., 2007. Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 340, 204–212. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.09.003

14. Cambridge, M.L., McComb, A.J., 1984. The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. Aquatic Botany 20, 229–243. https://doi.org/10.1016/0304-3770(84)90089-5

15. Campanella, L., Conti, M.E., Cubadda, F., Sucapane, C., 2001. Trace metals in seagrass, algae and molluscs from an uncontaminated area in the Mediterranean. Environ. Pollut. 111, 117–126. https://doi.org/10.1016/s0269-7491(99)00327-9

16. Campbell, S., Roder, C., McKenzie, L., Long, W.L., 2002. Seagrass Resources in the Whitsunday Region 1999 and 2000 56.

17. Campbell, J.E., Fourqurean, J.W., 2014. Ocean acidification outweighs nutrient effects in structuring seagrass epiphyte communities. Journal of Ecology 102, 730–737. https://doi.org/10.1111/1365-2745.12233

18. Cancemi, G., Falco, G.D., Pergent, G., 2003. Effects of organic matter input from a fish farming facility on a *Posidonia oceanica* meadow. Estuarine, Coastal and Shelf Science 56, 961–968. https://doi.org/10.1016/S0272-7714(02)00295-0

19. Ceccherelli, G., Campo, D., Milazzo, M., 2007. Short-term response of the slow growing seagrass *Posidonia oceanica* to simulated anchor impact. Marine Environmental Research 63, 341–349. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2006.10.004

20. Chambers, R.M., Fourqurean, J.W., Macko, S.A., Hoppenot, R., 2001. Biogeochemical effects of iron availability on primary producers in a shallow marine carbonate environment. Limnology and Oceanography 46, 1278–1286. https://doi.org/10.4319/lo.2001.46.6.1278

21. Costanzo, S.D., O'Donohue, M.J., Dennison, W.C., Loneragan, N.R., Thomas, M., 2001. A New Approach for Detecting and Mapping Sewage Impacts. Marine Pollution Bulletin 42, 149–156. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00125-9

22. Dalla Vecchia, F., La Rocca, N., Moro, I., De Faveri, S., Andreoli, C., Rascio, N., 2005. Morphogenetic, ultrastructural and physiological damages suffered by submerged leaves of *Elodea canadensis* exposed to cadmium. Plant science.

23. Delgado, Ó., Grau, A.M., Pou, S., Riera, F., Massutí, C., Zabala, M., Ballesteros, E., 1997. Seagrass regression caused by fish cultures in Fornells Bay (Menorca, Western Mediterranean) [WWW Document]. URL /paper/Seagrass-regression-caused-by-fish-cultures-in-Bay-Delgado-Grau/bcb0162acc173e26bac55bd52ca6f365cf4b36e9 (accessed 2.18.20).

24. Delgado, O., Ruiz, J., Pérez, M., Romero, J., Ballesteros, E., 1999. Effects of fish farming on seagrass (*Posidonia oceanica*) in a Mediterranean bay: seagrass decline after organic loading cessation. Oceanologica Acta 22, 109–117. https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80037-1

25. Demers, M.-C.A., Davis, A.R., Knott, N.A., 2013. A comparison of the impact of 'seagrass-friendly' boat mooring systems on *Posidonia australis*. Marine Environmental Research 83, 54–62. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.10.010

26. Dennison, W.C., Abal, E.G., 1999. Moreton Bay study: a scientific basis for the Healthy Waterways campaign. South East Queensland Regional Water Quality Management Strategy, Brisbane Q.

27. Di Carlo, G., Benedetti-Cecchi, L., Badalamenti, F., 2011. Response of *Posidonia oceanica* growth to dredging effects of different magnitude. Mar. Ecol. Prog. Ser. 423, 39–45. https://doi.org/10.3354/meps08936

28. Dromard, C.R., Bodiguel, X., Lemoine, S., Bouchon-Navaro, Y., Reynal, L., Thouard, E., Bouchon, C., 2016. Assessment of the contamination of marine fauna by chlordecone in Guadeloupe and Martinique (Lesser Antilles). Environ Sci Pollut Res 23, 73–80. https://doi.org/10.1007/s11356-015-4732-z

29. Duarte, C., Terrados, J., Agawin, N., Fortes, M., Bach, S., Kenworthy, W., 1997. Response of a mixed Philippine seagrass meadow to experimental burial. Mar. Ecol. Prog. Ser. 147, 285–294. https://doi.org/10.3354/meps147285

30. Eckrich, C., Holmquist, J., 2000. Trampling in a seagrass assemblage: direct effects, response of associated fauna, and the role of substrate characteristics. Mar. Ecol. Prog. Ser. 201, 199–209. https://doi.org/10.3354/meps201199

31. Erftemeijer, P.L.A., Robin Lewis, R.R., 2006. Environmental impacts of dredging on seagrasses: A review. Marine Pollution Bulletin 52, 1553–1572. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.09.006

32. Erskine, J.M., Koch, M.S., 2000. Sulfide effects on *Thalassia testudinum* carbon balance and adenylate energy charge. Aquatic Botany 67, 275–285. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00099-1

33. Fabricius, K.E., Langdon, C., Uthicke, S., Humphrey, C., Noonan, S., De'ath, G., Okazaki, R., Muehllehner, N., Glas, M.S., Lough, J.M., 2011. Losers and winners in coral reefs acclimatized to elevated carbon dioxide concentrations. Nature Clim Change 1, 165–169. https://doi.org/10.1038/nclimate1122

34. Ferrat, L., Gnassia-Barelli, M., Pergent-Martini, C., Roméo, M., 2003. Mercury and non-protein thiol compounds in the seagrass *Posidonia oceanica*. Comp. Biochem. Physiol. C Toxicol. Pharmacol. 134, 147–155. https://doi.org/10.1016/s1532-0456(02)00220-x

35. Filho, G.M.A., Creed, J.C., Andrade, L.R., Pfeiffer, W.C., 2004. Metal accumulation by *Halodule wrightii* populations. Aquatic Botany 80, 241–251. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2004.07.011

36. Fonseca, M.S., Thayer, G.W., Chester, A.J., Foltz, C., 1984. Impact of Scallop Harvesting on Eelgrass (*Zostera marina*) Meadows: Implications for Management. North American Journal of Fisheries Management 4, 286–293. https://doi.org/10.1577/1548-8659(1984)4<286:IOSHOE>2.0.CO;2

37. Fonseca, M., Piniak, G.A., Cosentino-Manning, N., 2017. Susceptibility of seagrass to oil spills: A case study with eelgrass, *Zostera marina* in San Francisco Bay, USA. Marine Pollution Bulletin 115, 29–38. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2016.11.029

38. Francour, P., Ganteaume, A., Poulain, M., 1999. Effects of boat anchoring in *Posidonia oceanica* seagrass beds in the Port-Cros National Park (north-western Mediterranean Sea). Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 9, 391–400. https://doi.org/10.1002/(SICI)1099-0755(199907/08)9:4<391::AID-AQC356>3.0.CO;2-8

39. Frederiksen, M.S., Holmer, M., Borum, J., Kennedy, H., 2006. Temporal and spatial variation of sulfide invasion in eelgrass (*Zostera marina*) as reflected by its sulfur isotopic composition. Limnology and Oceanography 51, 2308–2318. https://doi.org/10.4319/lo.2006.51.5.2308

40. García, R., Holmer, M., Duarte, C.M., Marbà, N., 2013. Global warming enhances sulphide stress in a key seagrass species (NW Mediterranean). Global Change Biology 19, 3629–3639. https://doi.org/10.1111/gcb.12377

41. Gil, M., Armitage, A.R., Fourqurean, J.W., 2006. Nutrient impacts on epifaunal density and species composition in a subtropical seagrass bed. Hydrobiologia 569, 437–447. https://doi.org/10.1007/s10750-006-0147-7

42. Gordon, D.M., Grey, K.A., Chase, S.C., Simpson, C.J., 1994. Changes to the structure and productivity of a *Posidonia sinuosa* meadow during and after imposed shading. Aquatic Botany 47, 265–275. https://doi.org/10.1016/0304-3770(94)90057-4

43. Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., de Brouwer, J.H.F., van Katwijk, M.M., 2014. Eutrophication threatens Caribbean seagrasses – An example from Curaçao and Bonaire. Marine Pollution Bulletin 89, 481–486. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.003

44. Grice, A.M., Loneragan, N.R., Dennison, W.C., 1996. Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotope ratios in five species of seagrass. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 195, 91–110. https://doi.org/10.1016/0022-0981(95)00096-8

45. Hastings, K., Hesp, P., Kendrick, G.A., 1995. Seagrass loss associated with boat moorings at Rottnest Island, Western Australia. Ocean & Coastal Management 26, 225–246. https://doi.org/10.1016/0964-5691(95)00012-Q

46. Hauxwell, J., Cebrián, J., Valiela, I., 2003. Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. Marine Ecology Progress Series 247, 59–73. https://doi.org/10.3354/meps247059

47. Heck, K., Valentine, J., Pennock, J., Chaplin, G., Spitzer, P., 2006. Effects of nutrient enrichment and grazing on shoalgrass *Halodule wrightii* and its epiphytes: results of a field experiment. Marine Ecology - Progress Series. https://doi.org/10.3354/meps326145

48. Hemminga, M., Slim, F., Kazungu, J., Ganssen, G., Nieuwenhuize, J., Kruyt, N., 1994. Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya). Mar. Ecol. Prog. Ser. 106, 291–301. https://doi.org/10.3354/meps106291

49. Hily C., Gacé N., 2004. Impact de la pêche à pied sur les peuplements et les habitats de l'estran : cas des herbiers de zostères marines. In Contribution à la gestion et à la conservation des espaces marins insulaires protégés (Manche - Atlantique) : les activités de pêche à pied et de plongée ; impacts sur la biodiversité et mise au point d'outils d'évaluation (coord. C. Hily). Programme de recherche Espaces protégés (Minist. Env.). Rapport UBO, chapitre 3, 34 pages.

50. Holmer, M., Bondgaard, E.J., 2001. Photosynthetic and growth response of eelgrass to low oxygen and high sulfide concentrations during hypoxic events. Aquatic Botany 70, 29–38. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00142-X

51. Invers, O., Kraemer, G.P., Pérez, M., Romero, J., 2004. Effects of nitrogen addition on nitrogen metabolism and carbon reserves in the temperate seagrass Posidonia oceanica. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 303, 97–114. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.11.005

52. Jimenez, H., Dumas, P., Bigot, L., Ferraris, J., 2015. Harvesting effects on tropical invertebrate assemblages in New Caledonia. Fisheries Research. https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.02.001

53. Jones, B.L., Cullen-Unsworth, L.C., Unsworth, R.K.F., 2018. Tracking Nitrogen Source Using $\delta^{15}N$ Reveals Human and Agricultural Drivers of Seagrass Degradation across the British Isles. Front Plant Sci 9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00133

54. Jonge, V.N. de, Jong, D.J. de, 1992. Role of tide, light and fisheries in the decline of *Zostera marina* L. in the Dutch Wadden Sea. https://doi.org/10.1016/0006-3207(93)90478-j

55. Kendrick, G.A., Aylward, M.J., Hegge, B.J., Cambridge, M.L., Hillman, K., Wyllie, A., Lord, D.A., 2002. Changes in seagrass coverage in Cockburn Sound, Western Australia between 1967 and 1999. Aquatic Botany 73, 75–87. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(02)00005-0

56. Kraemer, G.P., Hanisak, M.D., 2000. Physiological and growth responses of *Thalassia testudinum* to environmentally-relevant periods of low irradiance. Aquatic Botany 67, 287–300. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(00)00096-6

57. La Manna, G., Donno, Y., Sarà, G., Ceccherelli, G., 2015. The detrimental consequences for seagrass of ineffective marine park management related to boat anchoring. Marine Pollution Bulletin 90, 160–166. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.11.001

58. Lapointe, B.E., Barile, P.J., Matzie, W.R., 2004. Anthropogenic nutrient enrichment of seagrass and coral reef communities in the Lower Florida Keys: discrimination of local versus regional nitrogen sources. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 308, 23–58. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.01.019

59. Larkum, A.W.D., West, R.J., 1990. Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. Aquatic Botany 37, 55–70. https://doi.org/10.1016/0304-3770(90)90064-R

60. Lavery, P., McMahon, K., Mulligan, M., Tennyson, A., 2009. Interactive effects of timing, intensity and duration of experimental shading on *Amphibolis griffithii*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 394, 21–33. https://doi.org/10.3354/meps08242

61. Lee, K., Dunton, K., 2000. Effects of nitrogen enrichment on biomass allocation, growth, and leaf morphology of the seagrass *Thalassia testudinum*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 196, 39–48. https://doi.org/10.3354/meps196039

62. Lee Long, W.J., Great Barrier Reef Marine Park Authority, 2002. Monitoring Oyster Point seagrasses: 1995 to 1999. Great Barrier Reef Marine Park Authority, Townsville, Qld.

63. Leoni, V., Pasqualini, V., Pergent-Martini, C., Vela, A., Pergent, G., 2006. Morphological responses of *Posidonia oceanica* to experimental nutrient enrichment of the canopy water. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 339, 1–14. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.05.017

64. Lin, H.-J., Nixon, S.W., Taylor, D.I., Granger, S.L., Buckley, B.A., 1996. Responses of epiphytes on eelgrass, *Zostera marina* L., to separate and combined nitrogen and phosphorus enrichment. Aquatic Botany 52, 243–258. https://doi.org/10.1016/0304-3770(95)00503-X

65. Longstaff, B.J., Dennison, W.C., 1999a. Seagrass survival during pulsed turbidity events: the effects of light deprivation on the seagrasses *Halodule pinifolia* and *Halophila ovalis*. Aquatic Botany 65, 105–121. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00035-2

66. Longstaff, B.J., Loneragan, N.R., O'Donohue, M.J., Dennison, W.C., 1999b. Effects of light deprivation on the survival and recovery of the seagrass *Halophila ovalis* (R.Br.) Hook. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 234, 1–27. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(98)00137-3

67. Malea, P., Haritonidis, S., Kevrekidis, T., 1994. Seasonal and local variations of metal concentrations in the seagrass *Posidonia oceanica* (L.) Delile in the Antikyra Gulf, Greece. Science of The Total Environment 153, 225–235. https://doi.org/10.1016/0048-9697(94)90202-X

68. Malea, P., Kevrekidis, T., 2013. Trace element (Al, As, B, Ba, Cr, Mo, Ni, Se, Sr, Tl, U and V) distribution and seasonality in compartments of the seagrass *Cymodocea nodosa*. Science of The Total Environment 463–464, 611–623. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2013.06.074

69. Manzanera, M., Pérez, M., Romero, J., 1998. Seagrass mortality due to oversedimentation: an experimental approach. J Coast Conserv 4, 67–70. https://doi.org/10.1007/BF02806491

70. Marbà, N., Duarte, C., 1994. Growth response of the seagrass *Cymodocea nodosa* to experimental burial and erosion. Mar. Ecol. Prog. Ser. 107, 307–311. https://doi.org/10.3354/meps107307

71. Marbà, N., Santiago, R., Díaz-Almela, E., Álvarez, E., Duarte, C.M., 2006. Seagrass (*Posidonia oceanica*) vertical growth as an early indicator of fish farm-derived stress. Estuarine, Coastal and Shelf Science 67, 475–483. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.11.034

72. Marín-Guirao, L., Atucha, A.M., Barba, J.L., López, E.M., Fernández, A.J.G., 2005. Effects of mining wastes on a seagrass ecosystem: metal accumulation and bioavailability, seagrass dynamics and associated community structure. Mar. Environ. Res. 60, 317–337. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2004.11.002

73. McClelland, J.W., Valiela, I., Michener, R.H., 1997. Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. Limnol. Oceanogr. 42, 930–937. https://doi.org/10.4319/lo.1997.42.5.0930

74. McClelland, J.W., Valiela, I., 1998. Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. Limnology and Oceanography 43, 577–585. https://doi.org/10.4319/lo.1998.43.4.0577

75. McLaughlin, E., Portig, A., Johnson, M.P., 2007. Can traditional harvesting methods for cockles be accommodated in a Special Area of Conservation? ICES Journal of Marine Science 64, 309–317. https://doi.org/10.1093/icesjms/fsl037

76. Miller, C., Campbell, S., Scudds, S., 2005. Spatial variation of Zostera tasmanica morphology and structure across an environmental gradient. Mar. Ecol. Prog. Ser. 304, 45–53. https://doi.org/10.3354/meps304045

77. Moore, K.A., Wetzel, R.L., 2000. Seasonal variations in eelgrass (*Zostera marina* L.) responses to nutrient enrichment and reduced light availability in experimental ecosystems. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 244, 1–28. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00135-5

78. Mutchler, T., Sullivan, M.L., Fry, B.G.P., 2004. Potential of 14N isotope enrichment to resolve ambiguities in coastal trophic relationships. https://doi.org/10.3354/meps266027

79. Mutchler, T., Dunton, K.H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., Rasser, M.K., 2007. Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science 74, 449–457. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.005

80. Neckles, H., Short, F., Barker, S., Kopp, B., 2005. Disturbance of eelgrass *Zostera marina* by commercial mussel Mytilus edulis harvesting in Maine: dragging impacts and habitat recovery. Mar. Ecol. Prog. Ser. 285, 57–73. https://doi.org/10.3354/meps285057

81. Neckles, H.A., Wetzel, R.L., Orth, R.J., 1993. Relative effects of nutrient enrichment and grazing on epiphyte-macrophyte (*Zostera marina* L.) dynamics. Oecologia 93, 285–295. https://doi.org/10.1007/BF00317683

82. Neverauskas, V.P., 1987. Monitoring seagrass beds around a sewage sludge outfall in South Australia. Marine Pollution Bulletin 18, 158–164. https://doi.org/10.1016/0025-326X(87)90239-6

83. Neverauskas, V.P., 1988. Response of a *Posidonia* community to prolonged reduction in light. Aquatic Botany 31, 361–366. https://doi.org/10.1016/0304-3770(88)90025-3

84. Nordlund, L.M., Gullström, M., 2013. Biodiversity loss in seagrass meadows due to local invertebrate fisheries and harbour activities. Estuarine, Coastal and Shelf Science 135, 231–240. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2013.10.019

85. Oakes, J.M., Connolly, R.M., 2004. Causes of sulfur isotope variability in the seagrass, *Zostera capricorni*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 302, 153–164. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2003.10.011

86. Orth, R.J., 1977. Effect of nutrient enrichment on growth of the eelgrass *Zostera marina* in the Chesapeake Bay, Virginia, USA. Mar. Biol. 44, 187–194. https://doi.org/10.1007/BF00386958

87. Peralta, G., Pérez-Lloréns, J.L., Hernández, I., Vergara, J.J., 2002. Effects of light availability on growth, architecture and nutrient content of the seagrass *Zostera noltii* Hornem. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 269, 9–26. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00393-8

88. Pergent, G., Mendez, S., Pergent-Martini, C., Pasqualini, V., 1999. Preliminary data on the impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows in the Mediterranean. Oceanologica Acta 22, 95–107. https://doi.org/10.1016/S0399-1784(99)80036-X

89. Pergent, G., Pergent-Martini, C., Bein, A., Dedeken, M., Oberti, P., Orsini, A., Santucci, J.-F., Short, F., 2015. Dynamic of *Posidonia oceanica* seagrass meadows in the northwestern Mediterranean: Could climate change be to blame? Comptes Rendus Biologies 338, 484–493. https://doi.org/10.1016/j.crvi.2015.04.011

90. Pergent-Martini, C., 1998. *Posidonia oceanica* : a biological indicator of past and present mercury contamination in the mediterranean sea. Marine Environmental Research 45, 101–111. https://doi.org/10.1016/S0141-1136(97)00023-8

92. Pergent-Martini, C., Pergent, G., 2000. Marine phanerogams as a tool in the evaluation of marine trace-metal contamination: an example from the Mediterranean. IJEP 13, 126. https://doi.org/10.1504/IJEP.2000.002313

93. Pergent-Martini, C., Boudouresque, C.-F., Pasqualini, V., Pergent, G., 2006. Impact of fish farming facilities on *Posidonia oceanica* meadows: a review. Marine Ecology 27, 310–319. https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2006.00122.x

94. Peterson, C.H., Summerson, H.C., Fegleyl, S.R., 1987. Ecological consequences of mechanical harvesting of clams.18.

95. Prange, J.A., Dennison, W.C., 2000. Physiological Responses of Five Seagrass Species to Trace Metals. Marine Pollution Bulletin 41, 327–336. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00126-0

96. Preen, A.R., Marsh, H., 1995. Response of dugongs to large-scale loss of seagrass from Hervey Bay, Queensland Australia. https://doi.org/10.1071/wr9950507

97. Pringle, A.W., Pringle, A., Authority, T.P., Authority, G.B.R.M.P., 1989. The history of dredging in Cleveland Bay, Queensland and its effect on sediment movement and on the growth of mangroves, corals and seagrass. Townsville, Qld. : Great Barrier Reef Marine Park Authority.

98. Richir, J., Salivas-Decaux, M., Lafabrie, C., Lopez y Royo, C., Gobert, S., Pergent, G., Pergent-Martini, C., 2015. Bioassessment of trace element contamination of Mediterranean coastal waters using the seagrass *Posidonia oceanica*. Journal of Environmental Management 151, 486–499. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2014.11.015

99. Roca, G., Romero, J., Columbu, S., Farina, S., Pagès, J.F., Gera, A., Inglis, G., Alcoverro, T., 2014. Detecting the impacts of harbour construction on a seagrass habitat and its subsequent recovery. Ecological Indicators 45, 9–17. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.03.020

100. Ruiz, J.M., 2001. E□ects of Fish Farm Loadings on Seagrass (*Posidonia oceanica*) Distribution, Growth and Photosynthesis. Marine Pollution Bulletin 42, 12.

101. Ruiz, J.M., Romero, J., 2001. Effects of in situ experimental shading on the Mediterranean seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Ecology Progress Series 215, 107–120. https://doi.org/10.3354/meps215107

102. Ruiz, J.M., Romero, J., 2003. Effects of disturbances caused by coastal constructions on spatial structure, growth dynamics and photosynthesis of the seagrass *Posidonia oceanica*. Marine Pollution Bulletin 46, 1523–1533. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2003.08.021

103. Sala, E., Boudouresque, C.F., Harmelin-Vivien, M., 1998. Fishing, Trophic Cascades, and the Structure of Algal Assemblages: Evaluation of an Old but Untested Paradigm. Oikos 82, 425–439. https://doi.org/10.2307/3546364

104. Sanchiz, C., García-Carrascosa, A.M., Pastor, A., 2005. Bioaccumulation of Hg, Cd, Pb and Zn in Four Marine Phanerogams and the Alga *Caulerpa prolifera* (Försskal) Lamouroux from the East Coast of Spain. Botanica Marina 42, 157–164. https://doi.org/10.1515/BOT.1999.018

105. Sauriau P.J., Guerry M., Aubert F., Duvard A., 2015. Impacts des pratiques de la pêche à pied professionnelle à la palourde sur les herbiers de la zostère naine *Zostera noltei* : analyse bibliographique et résultats des expérimentations scientifiques sur la concession d'ADE (île d'Oléron). 40 pages + annexes.

106. Savini, D., Peirano, A., 1999. Effects of anthropic disturbance on shoot structure of plagiotropic and orthotropic rhizomes of *Posidonia oceanica* (L.) Delile in Monterosso Bay (NW Mediterranean). Biol. Mar. Medit 6, 441–444.

107. Schubert, P.R., Karez, R., Reusch, T.B.H., Dierking, J., 2013. Isotopic signatures of eelgrass (*Zostera marina* L.) as bioindicator of anthropogenic nutrient input in the western Baltic Sea. Marine Pollution Bulletin 72, 64–70. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.04.029

108. Serrano, O., Mateo, M.Á., Renom, P., 2011a. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. https://doi.org/10.3354/meps08955

109. Short, F.T., Burdick, D.M., Kaldy, J.E., 1995. Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. Limnology and Oceanography 40, 740–749. https://doi.org/10.4319/lo.1995.40.4.0740

110. Short, F.T., Wyllie-Echeverria, S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. Environmental Conservation 23, 17–27. https://doi.org/10.1017/S0376892900038212

111. Silberstein, K., Chiffings, A.W., McComb, A.J., 1986. The loss of seagrass in cockburn sound, Western Australia. III. The effect of epiphytes on productivity of Posidonia australis Hook. F. Aquatic Botany 24, 355–371. https://doi.org/10.1016/0304-3770(86)90102-6

112. Terrados, J., Duarte, C.M., Kamp-Nielsen, L., Agawin, N.S.R., Gacia, E., Lacap, D., Fortes, M.D., Borum, J., Lubanski, M., Greve, T., 1999. Are seagrass growth and survival constrained by the reducing conditions of the sediment? Aquatic Botany 65, 175–197. https://doi.org/10.1016/S0304-3770(99)00039-X

113. Thomsen, E., Herbeck, L.S., Jennerjahn, T.C., 2020. The end of resilience: Surpassed nitrogen thresholds in coastal waters led to severe seagrass loss after decades of exposure to aquaculture effluents. Marine Environmental Research 160, 104986. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.104986

114. Tomasko, D., Lapointe, B., 1991. Productivity and biomass of *Thalassia testudinum* as related to water column nutrient availability and epiphyte levels: field observations and experimental studies. Mar. Ecol. Prog. Ser. 75, 9–17. https://doi.org/10.3354/meps075009

115. Touchette, B.W., Burkholder, J.M., 2002. Seasonal Variations in Carbon and Nitrogen Constituents in Eelgrass (*Zostera marina* L.) as Influenced by Increased Temperature and Water-Column Nitrate. Botanica Marina 45. https://doi.org/10.1515/BOT.2002.004

116. Udy, J.W., Dennison, W.C., 1997a. Physiological responses of seagrasses used to identify anthropogenic nutrient inputs. Mar. Freshwater Res. 48, 605–614. https://doi.org/10.1071/mf97001

117. Udy, J.W., Dennison, W.C., 1997b. Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 217, 253–277. https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00060-9

118. Udy, J., Dennison, W., Lee Long, W., McKenzie, L., 1999. Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 185, 257–271. https://doi.org/10.3354/meps185257

119. van Katwijk, M.M., van der Welle, M.E.W., Lucassen, E.C.H.E.T., Vonk, J.A., Christianen, M.J.A., Kiswara, W., al Hakim, I.I., Arifin, A., Bouma, T.J., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., 2011. Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: a benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. Mar. Pollut. Bull. 62, 1512–1520. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007

120. van Lent, F., Verschuure, J.M., van Veghel, M.L.J., 1995. Comparative study on populations of *Zostera marina* L. (eelgrass): in situ nitrogen enrichment and light manipulation. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 185, 55–76. https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)00131-V

121. Vizzini, S., Mazzola, A., 2004. Stable isotope evidence for the environmental impact of a land-based fish farm in the western Mediterranean. Marine Pollution Bulletin 49, 61–70. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2004.01.008

122. Walker, D.I., Lukatelich, R.J., Bastyan, G., McComb, A.J., 1989. Effect of boat moorings on seagrass beds near Perth, Western Australia. Aquatic Botany 36, 69–77. https://doi.org/10.1016/0304-3770(89)90092-2

123. Waycott, M., McKenzie, L.J., Mellors, J.E., Ellison, J.C., Sheaves, M.T., Collier, C., Schwarz, A.-M., Webb, A., Johnson, J.E., Payri, C.E., 2011. Vulnerability of mangroves, seagrasses and intertidal ats in the tropical Paci c to climate change 72.

124. Wear, D., Sullivan, M., Moore, A., Millie, D., 1999. Effects of water-column enrichment on the production dynamics of three seagrass species and their epiphytic algae. Mar. Ecol. Prog. Ser. 179, 201–213. https://doi.org/10.3354/meps179201

125. Yamamuro, M., Kayanne, H., Yamano, H., 2003. of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. Marine Pollution Bulletin 46, 452–458. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00463-0

126. Zhang, J., Huang, X., Jiang, Z., 2014. Physiological responses of the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers as indicators of nutrient loading. Marine Pollution Bulletin 83, 508–515. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.12.056

127. Jones, A.B., O'Donohue, M.J., Udy, J., Dennison, W.C., 2001. Assessing Ecological Impacts of Shrimp and Sewage Effluent: Biological Indicators with Standard Water Quality Analyses. Estuarine, Coastal and Shelf Science 52, 91–109. https://doi.org/10.1006/ecss.2000.0729

128. van Katwijk, M., Vergeer, L., Schmitz, G., Roelofs, J., 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 157, 159–173. https://doi.org/10.3354/meps157159

129. Eklöf, J., Henriksson, R., Kautsky, N., 2006. Effects of tropical open-water seaweed farming on seagrass ecosystem structure and function. Mar. Ecol. Prog. Ser. 325, 73–84. https://doi.org/10.3354/meps325073

130. Cabaço, S., Santos, R., 2012. Seagrass reproductive effort as an ecological indicator of disturbance. Ecological Indicators 23, 116–122. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2012.03.022

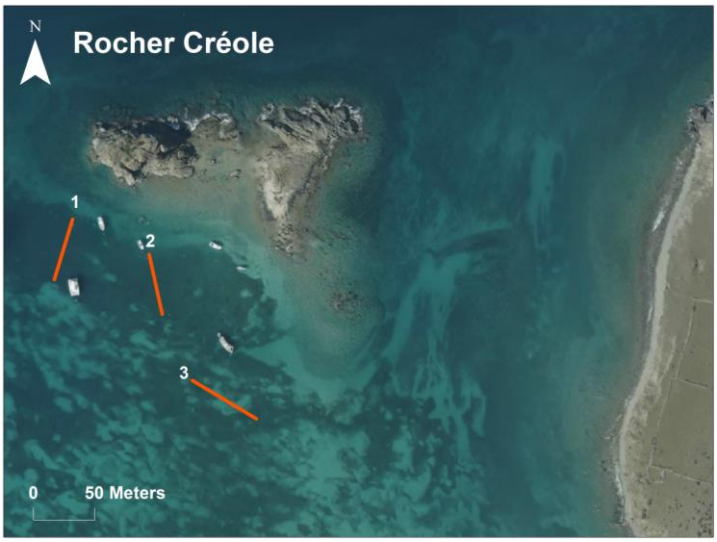
131. Park, S.R., Kim, Y.K., Kim, J.-H., Kang, C.-K., Lee, K.-S., 2011. Rapid recovery of the intertidal *seagrass Zostera japonica* following intense Manila clam (*Ruditapes philippinarum*) harvesting activity in Korea. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 407, 275–283. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.06.023

132. McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Unsworth R., 2010a. Seagrass-Watch News. Issue 40, Seagrass-Watch HQ, Cairns, Queensland, Australia, 16 pages.

133. McKenzie, L.J., Yoshida, R.L., Unsworth R., 2010b. Seagrass-Watch News. Issue 42. October 2010. Seagrass-Watch HQ (Eds), 16 pages.

Annexe 1. Location des stations d'échantillonnage aux Antilles.

Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2010.



Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2010.

Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2010.

Annexe 2. Date d'échantillonnage et coordonnées des stations échantillonnées en 2017 et 2018 aux Antilles

Nom de station	Code de station	Territoire	Date d'échantillonnage	Type de collecte			Coordonnées géographiques (WGS84)	
							Latitude	Longitude
Morne rouge	MOR	Guadeloupe	19/04/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	16°19,096'N	061°38,625'W
						Fin	16°19,122'N	061°38,611'W
						Fin	16°19,125'N	061°38,592'W
Ilet Gosier	IGO	Guadeloupe	20/04/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	16°12,004'N	061°29,413'W
						Fin	16°12,031'N	061°29,415'W
					Transect 2	Début	16°12,006'N	061°29,422'W
						Fin	16°12,036'N	061°29,433'W
					Transect 3	Début	16°12,013'N	061°29,437'W
						Fin	16°12,039'N	061°29,439'W
Baillif	BAI	Guadeloupe	21/04/2017	Protocole complet	Absence de coordonnées			
Passe à Colas	PCO	Guadeloupe	24/04/2017 et 16/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°21,114'N	061°34,479'W
						Fin	16°21,120'N	061°34,451'W
					Transect 2	Début	16°21,109'N	061°34,477'W
						Fin	16°21,116'N	061°34,449'W
					Transect 3	Début	16°21,105'N	061°34,476'W
						Fin	16°21,112'N	061°34,448'W
Bouée Verte	BVE	Guadeloupe	25/04/2017 et 18/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°18,959'N	061°34,141'W
						Fin	16°18,932'N	061°34,132'W
					Transect 2	Début	16°18,960'N	061°34,136'W
						Fin	16°18,932'N	061°34,129'W
					Transect 3	Début	16°18,962'N	061°34,131'W
						Fin	16°18,935'N	061°34,126'W
Ilet Christophe	ICH	Guadeloupe	26/04/2017 et 19/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°17,553'N	061°34,180'W
						Fin	16°17,579'N	061°34,188'W
					Transect 2	Début	16°17,554'N	061°34,175'W
						Fin	16°17,580'N	061°34,182'W
					Transect 3	Début	16°17,555'N	061°34,168'W
						Fin	16°17,581'N	061°34,176'W
Petite-Terre	PTT	Guadeloupe	08/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°10,459'N	061°06,752'W
						Fin	16°10,441'N	061°06,771'W
					Transect 2	Début	16°10,461'N	061°06,754'W
						Fin	16°10,442'N	061°06,773'W
					Transect 3	Début	16°10,457'N	061°06,763'W
						Fin	16°10,436'N	061°06,782'W

***** mutualisation avec le suivi réserve 2018

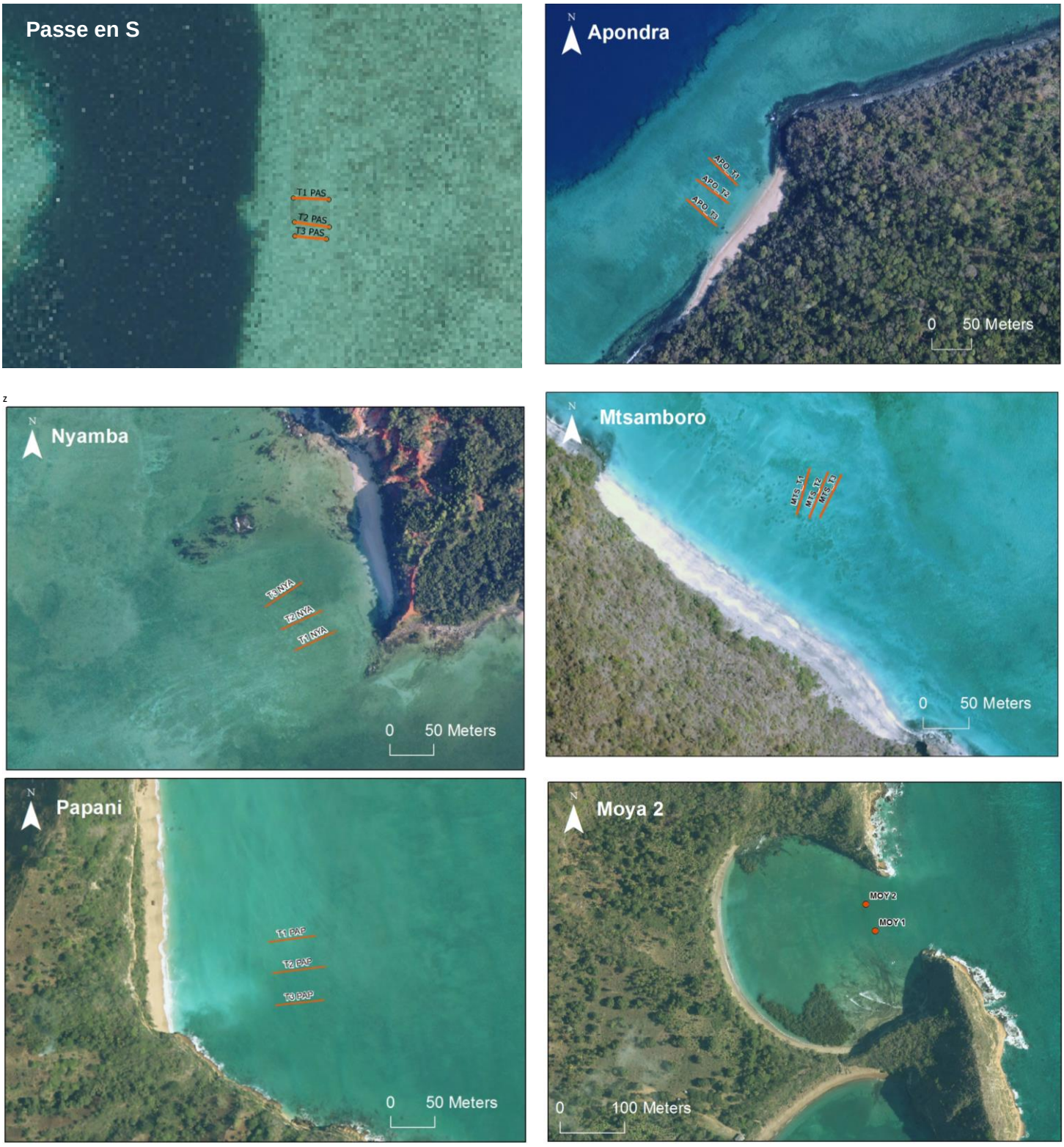
Nom de station	Code de station	Territoire	Date d'échantillonnage	Type de collecte			Coordonnées géographiques (WGS84)	
							Latitude	Longitude
Petit-Bourg	PTB	Guadeloupe	09/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°12,720'N	061°34,669'W
						Fin	16°12,713'N	061°34,638'W
					Transect 2	Début	16°12,715'N	061°34,667'W
						Fin	16°12,713'N	061°34,638'W
					Transect 3	Début	16°12,709'N	061°34,666'W
						Fin	16°12,702'N	061°34,638'W
Ilet Fortune	FOR	Guadeloupe	10/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	16°09,076'N	061°33,839'W
						Fin	16°09,102'N	061°33,831'W
					Transect 2	Début	16°09,074'N	061°33,834'W
						Fin	16°09,100'N	061°33,823'W
					Transect 3	Début	16°09,074'N	061°33,831'W
						Fin	16°09,097'N	061°33,816'W
Tintamarre	TIT	Saint-Martin	03/05/2018 et 09/05/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	18°11,556'N	062°98,347'W
						Fin	18°11,514'N	062°98,334'W
					Transect 2	Début	18°11,569'N	062°98,369'W
						Fin	18°11,522'N	062°98,359'W
					Transect 3	Début	18°11,567'N	062°98,379'W
						Fin	18°11,521'N	062°98,378'W
Rocher Créole*	ROC	Saint-Martin	04/05/2017, 14/03/2018 et 03/05/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	Bouée proche marque spéciale	
						Fin	18°07,052'N	063°03,431'W
					Transect 2	Début	18°07,010'N	063°03,389'W
						Fin	18°07,036'N	063°03,395'W
					Transect 3	Début	18°06,963'N	063°03,345'W
						Fin	18°06,980'N	063°03,375'W
Galion	GAL	Saint-Martin	06/05/2017 et 11/05/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	18°06,705'N	063°01,525'W
						Fin	18°06,728'N	063°01,548'W
					Transect 2	Début	18°06,718'N	063°01,508'W
						Fin	18°06,736'N	063°01,525'W
					Transect 3	Début	18°06,728'N	063°01,487'W
						Fin	18°06,746'N	063°01,511'W
Grande Case *	GCA	Saint-Martin	14/03/2018 et 04/05/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	18°06,675'N	063°03,432'W
						Fin	Direction : vers enrochements	
					Transect 2	Début	18°06,576'W	063°03,494'W
						Fin	18°06,552'W	063°03,487'W
					Transect 3	Début	18°06,460'W	063°03,506'W
						Fin	18°06,442'N	063°03,521'W

***** mutualisation avec le suivi réserve 2018

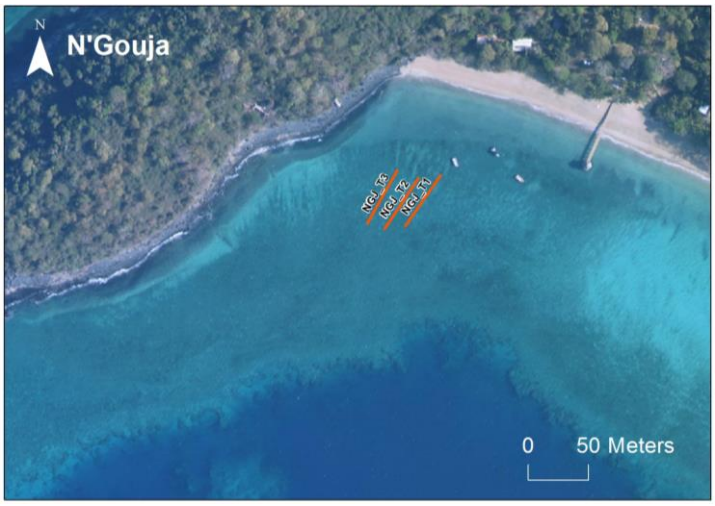
Nom de station	Code de station	Territoire	Date d'échantillonnage	Type de collecte			Coordonnées géographiques (WGS84)	
							Latitude	Longitude
Petit Cul-de-sac	PCS	Saint-Barthélemy	09/05/2017 et 24/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	17°90,574'N	062°79,432'W
					Transect 2	Début	17°90,567'N	062°79,442'W
						Fin	17°90,611'N	062°79,450'W
					Transect 3	Début	17°90,556'N	062°79,471'W
						Fin	17°90,602'N	062°79,475'W
Colombier	COL	Saint-Barthélemy	10/05/2017 et 27/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	17°55,577'N	062°52,302'W
						Fin	17°55,548'N	062°52,305'W
					Transect 2	Début	17°55,575'N	062°52,286'W
						Fin	17°55,549'N	062°52,290'W
					Transect 3	Début	17°55,576'N	062°52,280'W
						Fin	17°55,562'N	062°52,247'W
Grand-cul-de Sac	GCS	Saint-Barthélemy	25/04/2018	Protocole complet	Transect 1	Début	17°54,647'N	062°48,011'W
						Fin	17°54,672'N	062°48,003'W
					Transect 2	Début	17°54,645'N	062°48,023'W
						Fin	17°54,670'N	062°48,014'W
					Transect 3	Début	17°54,646'N	062°48,031'W
						Fin	17°54,672'N	062°48,024'W
Marigot - côte	MAR-C	Saint-Barthélemy	11/05/2017 et 30/04/2018	Prélèvements	MAR-C		17°54,608'N	062°48,435'W

***** mutualisation avec le suivi réserve 2018

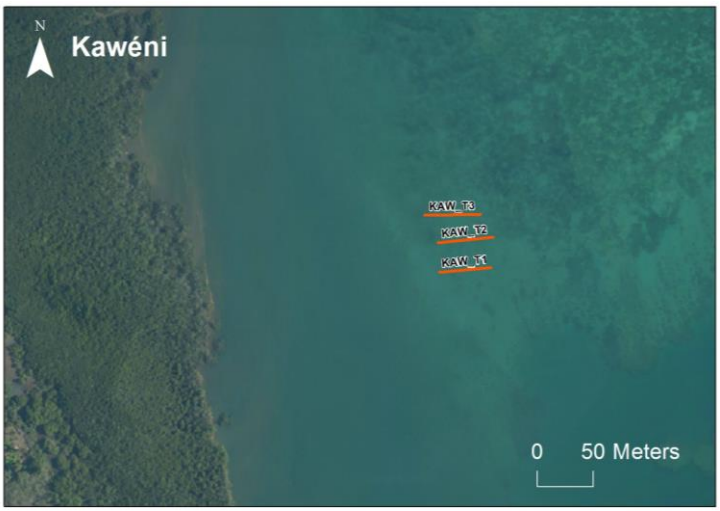
Annexe 3. Location des stations d'échantillonnage à Mayotte.

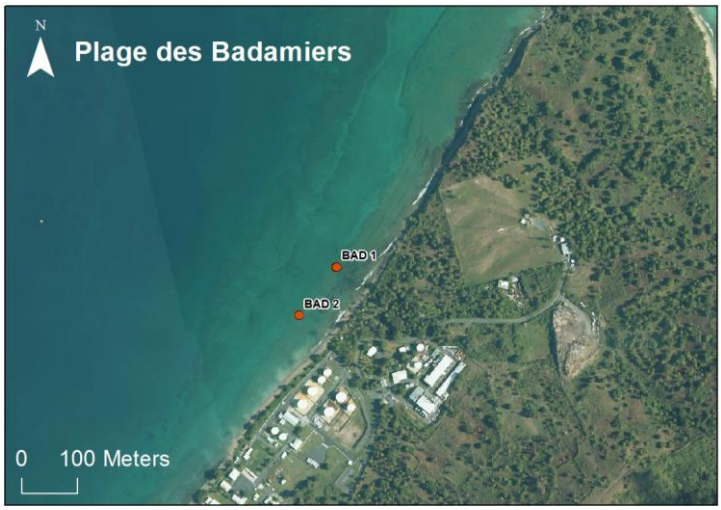


Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2008 et BD Ortho 2016 (Passe en S).



Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2008 et BD Ortho 2016 (Passe en S).





Réalisation : F. Kerninon, LEMAR-UBO,2018, Arcgis, BD Ortho 2008 et BD Ortho 2016 (Passe en S).

Annexe 4. Date d'échantillonnage et coordonnées des stations échantillonnées en 2017 et 2018 à Mayotte.

Nom de station	Code de station	Date d'échantillonnage	Type de collecte			Coordonnées géographiques (WGS84)		Cap
						Latitude	Longitude	
Tsoha	TSO	29/08/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,70047°S	045,05698°E	
					Fin	12,69996°S	045,05695°E	
				Transect 2	Début	12,70051°S	045,05722°E	
					Fin	12,70002°S	045,05716°E	
				Transect 3	Début	12,70052°S	045,05743°E	
					Fin	12,70002°S	045,05738°E	
Karoni	KAR	31/08/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,91911°S	045,13995°E	
					Fin	12,91890°S	045,13955°E	
				Transect 2	Début	12,91891°S	045,14005°E	
					Fin	12,91863°S	045,13964°E	
				Transect 3	Début	12,91872°S	045,14011°E	
					Fin	12,91844°S	045,13973°E	
N'Gouja	NGJ	01/09/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,96218°S	045, 08288°E	
					Fin	12,96256°S	045, 08261°E	
				Transect 2	Début	12,96220°S	045, 08271°E	
					Fin	12,96258°S	045,08245°E	
				Transect 3	Début	12,96214°S	045,08255°E	
					Fin	12,96254°S	045,08232°E	
Mstamboro	MTS	04/09/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,64434°S	045, 03926°E	
					Fin	12,6438°S	045,03946°E	
				Transect 2	Début	12,64437°S	045,03939°E	
					Fin	12,64396°S	045,03963°E	
				Transect 3	Début	12,64437°S	045,03949°E	
					Fin	12,64395°S	045,03971°E	
Kaweni	KAW	05/09/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,75791°S	045,23979°E	
					Fin	12,75786°S	045,24021°E	
				Transect 2	Début	12,75766°S	045,23978°E	
					Fin	12,75762°S	045,24023°E	
				Transect 3	Début	12,75744°S	045,23967°E	
					Fin	12,75743°S	045,24012°E	
Apondra	APO	07/09/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,74063°S	0,45,04543°E	
					Fin	12,74032°S	045,04510°E	
				Transect 2	Début	12,74084°S	045,04533°E	
					Fin	12,74056°S	045,04496°E	
				Transect 3	Début	12,74109°S	045,04519°E	
					Fin	12,74079°S	045,04485°E	
Sada	SAD	08/09/2017	Protocole complet	Transect 1	Début	12,84921°S	045,09439°E	
					Fin	12,84885°S	045,09410°E	
				Transect 2	Début	12,84928°S	045,09432°E	
					Fin	12,84896°S	045,09397°E	
				Transect 3	Début	12,84939°S	045,09419°E	
					Fin	12,84906°S	045,09386°E	

Nom de station	Code de station	Date d'échantillonnage	Type de collecte		Coordonnées géographiques (WGS84)		Cap
					Latitude	Longitude	
Exutoire vasière des Badamiers	VAS	08/10/2018	Point	VAS 1	12,78001°S	045,26501°E	
				VAS 2	12,77930°S	045,26566°E	
Plage des Badamiers	BAD	09/10/2018	Point	BAD 1	12,76458°S	045,28039°E	
				BAD 2	12,76458°S	045,28039°E	
Moya 2	MOY	10/10/2018	Point	MOY 1	12,78143°S	045,29786°E	
				MOY 2	12,78106°S	045,29772°E	
Pamandzi	PAM	11/10/2018	Point	PAM	12,80218°S	045,27543°E	
Hajungua	HAJ	11/10/2018	Point	HAJ	12,86325°S	045,21336°E	
Passe en S	PAS	11/10/2018	Transect 1	T1 début	12,86086°S	045,27312°E	
				T1 fin	12,86088°S	045,27358°E	
			Transect 2	T2 début	12,86117°S	045,27314°E	
				T2 fin	12,86123°S	045,27358°E	
			Transect 3	T3 début	12,86134°S	045,27314°E	
				T3 fin	12,86138°S	045,27355°E	
Longoni	LON	12/10/2018	Point	LON	12,71969°S	045,16947°E	
Papani	PAP	15/10/2018	Transect 1	T1 début	12,77479°S	045,29513°E	90
			Transect 3	T3 début	12,77544°S	045,29520°E	
Hamjago	HAM	16/10/2018	Point	HAM	12,68854°S	045,16947°E	
Boueni	BOE	17/10/2018	Transect 1	T1 début	12,90741°S	045,07691°E	240
				T1 fin	12,90764°S	045,07652°E	
			Transect 2	T2 début	12,90707°S	045,07673°E	
				T2 fin	12,90743°S	045,07640°E	
			Transect 3	T3 début	12,90680°S	045,07655°E	
				T3 fin	12,90716°S	045,07631°E	
Nyamba	NYA	17/10/2018	Transect 1	T1 début	12,81083°S	045,10092°E	245
				T1 fin	12,81103°S	045,10049°E	
			Transect 2	T2 début	12,81061°S	045,10078°E	
				T2 fin	12,81032°S	045,10034°E	
			Transect 3	T3 début	12,81032°S	045,10057°E	
				T3 fin	12,81058°S	045,10017°E	

Annexe 5. Publication de l'étude menée aux Antilles (en révision pour Marine Pollution Bulletin)

Title: Seagrass beds' response to anthropogenic pressures in the French Antilles: towards the development of integrated indicators for public policies

Authors: Fanny Kerninon[1], Claude E. Payri[2], François Le Loc'h[1], Teresa Alcoverro[3,4], Jean-Philippe Maréchal[5], Julien Chalifour[6], Sébastien Gréaux[7], Simone Mège[8], Julien Athanase[9], Sébastien Cordonnier[10], Marie-Laure Rouget[11], Elise Lorre[1], Thomas Uboldi[1], Olivier Monnier[12], Claire Hellio[1]

[1] University of Brest, CNRS, IRD, IFREMER, LEMAR, IUEM, rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

[2] UMR Entropie (IRD, Université de la Réunion, Université de la Nouvelle-Calédonie, CNRS, Ifremer), Institut de Recherche pour le Développent (IRD), 101 Promenade Roger Laroque, Nouméa, 98848, Nouvelle-Calédonie, France

[3] Centre d'Estudis Avançats de Blanes (CEAB-CSIC), Carretera d'accés a la cala sant Francesc 14, 17300 Blanes, Spain

[4] Nature Conservation Foundation, 3076/5, 4th Cross, Gokulam Park, Mysore, India

[5] Nova Blue Environment, 14 rue Chéry Rosette, 97233 Schœlcher, Martinique, France

[6] Réserve Naturelle Nationale de Saint-Martin, Anse Marcel, 97150, Saint-Martin, France

[7] Agence Territoriale de l'Environnement de Saint-Barthélemy, Rue de la République, Gustavia, 97133, Saint-Barthélemy, France

[8] Parc National de la Guadeloupe, rue Jean-Jaurès, 97122, Baie-Mahault, Guadeloupe, France

[9] Réserve Naturelle Nationale de Petite-Terre, Association Tité, Capitaineries, 97127 La Désirade, France

[10] Université des Antilles, UMR BOREA, B.P. 592, Pointe-à-Pitre, 97159 Guadeloupe, France

[11] UMS 3113, Univ Brest, IUEM, rue Dumont d'Urville, 29280 Plouzané, France

[12] Office français de la biodiversité, 5 Square Félix Nadar, 94300 Vincennes, France

Corresponding author:

E-mail address: fanny.kerninon@univ-brest.fr (F. Kerninon)

Abstract

Seagrass beds are increasingly impacted by human activities in coastal areas, particularly in tropical regions. The objective of this research program was to study seagrass beds caracteristics under various environmental conditions in the French Antilles (FA, Caribbean Sea). A total of 61 parameters, from plant physiology to seagrass ecosystem, were tested along a gradient of anthropogenic conditions, distributed across 11 sites and 3 islands of the FA. A selection of 7 parameters was identified as relevant for the monitoring of seagrass meadows in the framework of public policies. They combined “early warning indicators” (e.g. nutrients and some trace metals) and long-term responding parameters (e.g. shoot density) adapted to management time scales. The ecological status of seagrass meadows was evaluated using a PCA. This work is a first step towards the integrated management of seagrass meadows in the FA.

Keywords

Biological indicators, pressure-impact relationship, seagrass, ecological status, Caribbean Sea

1. Introduction

Seagrasses form rich and significant coastal habitats across tropical and temperate regions worldwide (Green and Short, 2003; Short et al., 2011) and support a wide range of ecological functions and services (Orth et al., 2006). Because of their position at the land-sea interface, they are at the forefront of the fast-changing environmental conditions induced by human activities in coastal areas (Short et Wyllie-Echeverria 1996; Orth et al., 2006). Increasing anthropogenic activities resulting from population growth, including deforestation, tourism, aquaculture and industrial activities combined with inadequate sewage treatment plants, are leading to the degradation of water quality and clarity (e.g. increase in nutrients, organic matter and sediment inputs). These threats are the major causes of the global decline of seagrass beds (Short et al., 2011; Waycott et al., 2009). After degradation or even disappearance, the recovery process is long and not systematic (Godet et al., 2008; O'Brien et al., 2018; Santos et al., 2019). Restoration methods are complicated and expensive, and their implementation is often limited to some species and small areas (Cunha et al., 2012; Katwijk et al., 2016). They also involve decreasing the sources of degradation, but long-term success is not guaranteed. In this context, the conservation and protection of seagrass beds are essential to maintain sustainability and ecosystem services (Mtwana Nordlund et al., 2016; Ruiz-Frau et al., 2017). These objectives require a better understanding of the ecological status and evolution of seagrass beds and challenges ecosystem management methods.

Depending on management issues and objectives, several monitoring strategies can be implemented: (1) general ecosystem monitoring under a pressure panel, (2) diagnosis of the ecological status of the environment (bioindication), (3) impact assessment, using stress indicators related to specific pressures, and (4) assessment of ecosystem resilience and effectiveness of management measures (Roca et al., 2016). This involves the use of different approaches and specific diagnostic tools that should be planned for in the design phase of the monitoring program (Legg and Nagy, 2006; Yoccoz et al., 2001). This is particularly important because no single indicator can achieve all management objectives and can be misleading if taken in isolation (Martínez-Crego et al., 2010; Prado et al., 2010; Roca et al., 2016). The choice of the most relevant parameters according to the type of seagrass meadow, specific objectives and the development of robust indicators, while optimizing the protocols, represents a major management challenge (Arthur et al., 2008; Madden et al., 2009; Kilminster et al., 2015; Roca et al., 2016).

In French oversea territories of the Caribbean region (French Antilles, FA), seagrass beds' management actions respond to several public policies with specific challenges set by the strategy for the

establishment and management of Marine Protected Areas (MPA, MEDDTL 2012), the European Water Framework Directive (WFD, European Commission), the French Coral Reefs Initiative (Ifrecor) and the French National Observatory of Biodiversity (FOB) (Fig. 1). In the context the WFD's implementation, several multimetric indicators have been developed in Europe for monospecific seagrass beds of *Posidonia oceanica* (Romero et al., 2007; Gobert et al., 2009; Lopez y Royo et al., 2010), *Cymodocea nodosa* (Oliva et al., 2012; Orlando-Bonaca et al., 2015) and *Zostera* sp. (García-Marín et al., 2013; Neto et al., 2013). The local specificities of tropical seagrass beds (i.e. plurispecific) and their geographical location (isolated islands) prevent the transposition of WFD indicators to the French overseas.

Seagrass beds in the Caribbean cover about 66000 km² (Miloslavich et al., 2010) and nine species are documented (van Tussenbroek et al., 2010; Short et al., 2011). Their surface area in the FA accounts for 217 km² and five seagrass species are reported: *Thalassia testudinum* and *Syringodium,* which are the two dominant species, *Halodule wrightii*, *Halophila decipiens* and the invasive *Halophila stipulacea* (Willette and Ambrose, 2012; Maréchal et al., 2013; Willette et al., 2014; Ifrecor, 2016).

Like most Caribbean regions, the FA territories face the development of human populations and their activities leading to increasing eutrophication, pollution and sedimentation in coastal areas (Diez et al., 2019). Since 2011, the region experiences recurrent massive coastal strandings of the pelagic brown macroalgae *Sargassum* (van Tussenbroek et al., 2017; Wang et al., 2019), to which are added the increasing power and frequency of hurricanes, as evidenced by the 2017 hurricane season (Pillet et al., 2019; Walcker et al., 2019).

Identifying the link between sources of disturbance and the ecological status of coastal habitats is key for the development of diagnostic tools for marine ecosystems (Marbà et al., 2013). This is particularly true as the selection of parameter to differentiate healthy from unhealthy seagrass beds can be very subjective, even when recommendations are provided by experts (Wood and Lavery, 2000). In order to provide factual information for decision-making, especially for indicators, the objectives of our work are multiple: (1) to study the response of seagrass meadows to several parameters along a gradient of anthropogenic pressures (i.e. nutrient inputs, organic matter, metal pollution and sedimentation); (2) to investigate the bioindication capacity of the two native and long-lived Caribbean seagrass species: *T. testudinum* and *S. filiforme,* for which very little work has yet been carried out for the development of bioindication tools; (3) to select the most relevant parameters for the construction of mulimetric indicators based on the management objectives of the FA public policies and implementation capacities.

2. Materials et methods

2.1. Study area and sampling sites

The study was carried out on the FA territories of the Lesser Antilles: Guadeloupe, Saint-Martin and Saint-Barthélemy islands (Fig. 2). Guadeloupe is one of the largest volcanic islands of the Lesser Antilles (1,780 km^2 with its dependencies). In the north of the arc of the Lesser Antilles, Saint-Martin (54 km^2 for the French part) and Saint-Barthélemy (24 km^2) are old volcanic islands covered in limestone. Study stations were selected according to: (1) the well-developed presence in adjacent coastal areas of the two dominant and indigenous seagrass species: *T. testudinum* and *S. filiforme*; (2) a man-induced gradient of water quality at the scale of these islands; (3) the availability of historical ecological (e.g. seagrass density and canopy height), physico-chemical (water temperature, salinity, dissolved O_2, turbidity, nitrate) and phytoplankton data, and (4) regional distribution (as the FA islands are distributed along the Caribbean arc).

Potential anthropogenic pressure was estimated based on the proximity and intensity of the disturbances, using pressures data and expert knowledge (Table 1, Table S1). Based on these criteria, 11 stations were sampled during the 2017 and 2018 dry seasons to account for inter-annual variability (Fig. 2, Table 1).

2.2. Parameters selection for the experiment

General trends in the sensitivity of seagrass beds and ecological responses to anthropogenic disturbance have been relatively well studied in recent years (Table 2) (Martínez-Crego et al., 2008; van Katwijk et al., 2011; Roca et al., 2016; Yang et al., 2018). As responses trend of parameters based on the literature (Table 2) must be validated across our study region (Martínez-Crego et al., 2008), we have selected parameters with complementary specificities, ranging from plant physiology to the seagrass bed ecosystem (Table 2). We also analyzed silt & clay, organic matter and carbonate contents in sediments for habitat characterization.

All parameters were then measured at local seagrass meadows to build a dataset. The objective was to select a set of parameters responding to anthropogenic disturbances, which could also be used to describe the ecological functioning of the meadow. We made the assumption that, with a holistic approach, we would be able to select the most powerful parameters to build multimetric indicators, which are now frequently used for their robustness in bioindication and health monitoring of seagrass beds (Wood and Lavery, 2000; Romero et al., 2007; Arthur et al., 2008). Faced with difficulties in collecting continuous data on the sources of disturbance and their intensity, we choose to pool all data together to help with and contribute to assessing the trends in environmental conditions.

2.3. Sampling design, data collection, and analyses

2.3.1. Sampling design

The sampling design was adapted from the Seagrass-Watch (McKenzie et al., 2001) and SeagrassNet (Short et al., 2006) protocols and complies with monitoring of seagrass beds in the FA (GTN Ifrecor-DCE 2017 for a review). Three linear transects of 50 meters-long each were deployed and monitored using the Line Intercept Transect (LIT) and the belt transect (1 m wide band along each transects) and quadrats (ten by transect) methods. Sampling was done by SCUBA diving or snorkeling depending on depth conditions (Table 1). Ten specimens of *T. testudinum* and *S. filiforme*, when present, were collected at the start, middle and end of each transect (three collecting zones per transect, nine zones at each station). Morphometric measurements, physiological analysis and characterization of leaf epiphytes were performed on each samples. Sediment samples were collected with minicorers (3 cm in diameter and 5 cm long) in the middle section of each transect. Samples of seagrasses and sediments were immediately refrigerated until measurements and further analysis were carried out.

2.3.2. Sediment characteristics

Minicorers were emptied and sediments were dried at 60 °C. Organic matter contents were calculated according to mass loss after combustion at 450 °C for 5 hours. Carbonate contents were determined following Jiang et al. (2019). The amount of silt and clay (<63 µm; Blott and Pye, 2001) was assessed on sieved samples using a laser diffractometer (MASTERSIZE 2000) and data were analyzed using the Malvern V5.61 software.

2.3.3. *Seagrass meadow descriptors and physiological descriptors*

The density of *T. testudinum* and *S. filiforme* was estimated using 10 x 20cm quadrats (CARICOMP 1994, Bouchon et al., 2003). Seagrass abundance and cover were estimated using 50 x 50cm meshed quadrats. For each transect, fragmentation was assessed according to the LIT method (GTN Ifrecor-DCE 2017). The collected seagrasses specimens were rinsed with distilled water and measured with a precision of ± 0.5mm using a ruler. For *T. testudinum* the Leaf Area Index (LAI, $m^2\ m^{-2}$) was calculated according to the following equation:

$$\mathrm{LAI} = \frac{\mathrm{LL} \times \mathrm{LW} \times \mathrm{Lves}}{1\,000\,000} \times \mathrm{Shoots}$$

(whith LL: leaf length (mm), LW: leaf width (mm), Lves: number of leaves per shoot, Shoots: shoots density m^{-2}). The presence of grazing marks and necrosis on *T. testudinum* leaves was recorded. Visible epiphytes were removed (see below) and leaves were wiped clean. Leaves and rhizomes from each harvesting area and species were dried separately at 60°C and the mass of dry leaves was weighed. For each species, leaves and rhizomes from the nine harvesting zones were pooled and grounded to powder using an agate planetary mill (Pulverisette, 05.20, Fritsch).

Analyses of C & N contents and $\delta^{13}C$ & $\delta^{15}N$ isotopes were performed using an elemental analyzer (Flash EA 2000, Thermo Scientific) coupled to an Isotope Ratio Mass Spectrometer (Delta V+ with a conflo IV interface, Thermo Scientific) at the Pôle Spectrométrie Océan (PSO Plouzané, France). Measurements of $\delta^{13}C$ and $\delta^{15}N$ were expressed as relative values per thousand (‰). Analytical accuracies based on repeated measurements of acetanilide (Thermo Scientific) were 0.03 ‰ for $\delta^{13}C$, 0.06 ‰ for $\delta^{15}N$, 0.2 % for C and 0.1 % for N. The contents in phosphorus (P) and trace elements (ETs) in the form of cadmium (Cd), cobalt (Co), copper (Cu), lead (Pb), iron (Fe), nickel (Ni), zinc (Zn), chromium (Cr), manganese (Mn), cadmium (Cd) and mercury (Hg) were measured in *T. testudinum* tissues. For this purpose, 250 mg of ground leaves and rhizomes were calcined in an oven at 500°C for 8 hours before being digested with HNO_3 (65 %), HCl (32%) and HF (40 %) at 90°C. The measurements were performed using an ICP-MS (ICP Q-MS-X series 2, Thermo Scientific) at the PSO. The accuracy of the analysis was determined using the certificate material references (BCR670 and ERM 200).

2.3.4. Benthic associated macrofauna and flora and epiphyte communities

The benthic macrofaunal diversity was assessed using ten 50 x 50 cm quadrats (sessile epifauna) and across belt transects (large macrofauna). Macroalgae and cyanobacteria cover was visually estimated in each quadrat. The total species richness of the associated faunal communities was calculated as the sum of the data collected from both quadrats and belt transects. In addition, the diversity and % cover of epiphytes were estimated for each leaf, before being scraped off, dried and weighed.

2.4. Statistical analysis

Prior to statistical analyses, data were tested for variance homogeneity and normality of distributions. If necessary, data were transformed into logarithms to meet variance analyses type assumptions. Linear regressions were performed to calculate the coefficient of determination (R^2) and linear correlation (Pearson Correlation test, Cor) to assess the relationships between parameters. ANOVAs (1-way, 2-way nested and 3-way nested) were used to identify significant differences in each parameter between stations, years and the potential anthropogenic pressure gradient. When ANOVA was significant between stations, a post hoc comparison of sample means was performed using the Tukey multiple comparison test. Then, parameters of 2018 field campaign showing significant differences between sites were included in a first Principal Component Analysis (PCA) to explore their behavior in a continuous way (following the protocol of Martínez-Crego et al., 2008). On the basis on this analysis, and in order avoid redundancy, a second set of paramaters was selected, including physiological parameters on *T. testudinum* leaves (less destructive and more sensitive parameters) strongly correlated ($r \leq 0.80$) with the first component of the PCA, and with the environnemental gradient of anthropogenic pressures (see Results). Some key structural parameters (density and cover of seagrasses) were also included in this selection for the implementation of a second PCA, in order to

propose a classification of sites according to seagrass meadows status. All statistical tests and analyses were performed using R v3.4.3.

3. Results

3.1. Seagrass meadow, plant, and physiological descriptors

3.1.1. Morphological, structural and landscape parameters

Seagrass meadow characteristics are summarized in Table 3 (all morphological data are detailed in Table S2).

Mean LAI varied from 0.20 to 3.79 and there was no significant pattern depending on years ($p > 0.05$, Table 3). Most of the seagrass leaves had grazing marks (about 30 %), except samples from Marigot (1.39 %), Petite-Terre (2.91 %) and Colombier (3.54 %). The necrosis percentage in *T. testudinum* leaves also appeared to be station-specific with trends stable in time (Table 3).

For the seagrass density and cover analysis, we excluded quadrats with values = 0. Most of the meadows were continuous and rarely fragmented (Table S3), but the seagrass cover was spatially heterogeneous (Table S4). Mean shoot density ranged from 111.11 m^{-2} to 1173.21 m^{-2} for *T. testudinum* and values were stable across the two years of the study, except for Passe à Colas ($p < 0.01$) and Tintamarre ($p < 0.001$) (Table 3). For *S. filiforme*, the mean shoot density varied between 300 and 2897.62 m^{-2} (Table 3). For both species, densities were consistent with other values observed in the region (Cortés et al., 2010; van Tussenbroek et al., 2014; Chalifour, 2017; Créocean, 2017).

3.1.2. Stable isotopic ratio, nutrients and ETs contents in seagrass tissues

Although both leaves and rhizomes were analyzed, we choose to show the results for leaves only. The values obtained for rhizomes are available as supplementary data in Tables S8 and S9.

$\delta^{13}C$ values in *T. testudinum* leaves varied between -12.50 and -6.60 ‰. Leaves and rhizomes values appeared strongly correlated ($R^2 = 0.61$, $p < 0.001$, Fig. 3A). $\delta^{15}N$ ranged from -2.73 to 9.41 ‰ in *T. testudinum* leaves (Fig. 3B). There was no significant difference between the two years for isotopic ratio. The correlation between the two parts of the plant was also strongly positive and significant for $\delta^{15}N$ ($R^2 = 0.54$, $p < 0.001$, Fig. 4). For stations located in low impact areas, the $\delta^{15}N$ signal was relatively stable (mean = 1.40 ± 0.71 ‰) whereas it was more heterogeneous for the most impacted stations (mean = 3.89 ± 2.27 ‰). The overall range of $\delta^{15}N$ in *S. filiforme* leaves was also large (from -1.62 to 6.56 ‰, Table S9) and strongly correlated to $\delta^{15}N$ content in *T. testudinum* leaves ($R^2 = 0.56$, $p < 0.001$, Fig. 5).

Nitrogen content in *T. testudinum* leaves varied from 1.20 to 2.80 % and was relatively stable across the two years, except in samples from Colombier and Marigot (Fig. 3C, $p < 0.001$). The N values in leaves of *T. testudinum* (Fig. 3C) and *S. filiforme* ($p < 0.001$, Table S9) were significantly larger in the remote island of Petite-Terre compared to other stations located further away from anthropogenic influence such as Tintamarre Island and Passe à Colas. For *T. testudinum*, N was on average 41 % higher in leaves than in rhizomes. Phosphorus contents in *T. testudinum* leaves were between 0.11 and 0.34 % and were also stable across years, except in samples from Christophe Islet and Marigot ($p < 0.001$, Fig. 3E).

Most of the targeted ETs in *T. testudinum* showed spatial variations (Fig. 3). Mn values in leaves generally increased across the gradient (min: 6.08 $\mu g.g^{-1}$, max: 398.76 $\mu g.g^{-1}$; Fig. 3F, Table S6) and were consistent between the two sampling periods, except in samples from Petit-cul-de sac, Christophe Islet, Galion and Marigot ($p < 0.001$). Fe (Fig. 3G) and Zn (Fig. 3H) contents in leaves were stable across the two years but showed large and significant differences between the least impacted and the most impacted stations (e.g. Tintamarre *vs.* Marigot) (Fig. 3G, Fig. 3H, Table S6). Our results also highlighted that Mn, Ni, Cd and Pb were more abundant in leaves than in rhizomes (Fig. 3F, Fig. 3G, Tables S8 and S10).

3.1.3. Benthic associated fauna, flora and epiphyte communities

The assessment of the seagrass associated communities is synthesized in Table 4 and detailed data is available in Tables S11, S12 and S13. Benthic macrofauna assemblages and abundance varied significantly across stations and islands (Table 4, Table S13). Some stations had a higher abundance of grazers, such as at Bouée verte, Passe à Colas and Christophe Islet (e.g. sea urchins densities were 6.35 ± 0.77, 5.00 ± 0.17 and 1.28 ± 0.20 per m^2, respectively).

Macroalgal cover (Table 4) and diversity (Table S12) varied considerably between sampling sites. The lowest macroalgal covers were measured at Bouée verte (1.15 ± 3.82 %) and Passe à Colas (1.82 ± 2.02 %), while the highest covers were observed at Christophe Islet (17.48 ± 8.35 %) and Petit-cul-de sac (14.90 ± 10.07 %).

The epiphyte communities of *T. testudinum* leaves were dominated mainly by encrusting calcareous algae, which represented on average about 80 % of the epiphytes' relative cover (Table S11). The cyanobacteria relative cover on *T. testudinum* leaves was significantly higher in samples from Petite-Terre (30.29 %), Petit-cul-de sac (9.02 %) and Colombier (3.14 %) than at other stations ($p < 0.05$). No trend emerged from total epiphyte cover across stations (Table 4) and there was no correlation between total epiphyte cover and epiphyte load ($R^2 = 0.08$).

3.2. Sites classification according to seagrass ecological status

Based on the results of the first PCA (Fig. S1), of the physiological parameters of *T. testudinum* leaves physiological most correlated with the environnemental gradient of anthropogenic pressures (N, C/N, Pb and Zn, Table S14) and some structural parameters (seagrass density and cover) were selected to implement a second PCA for site classification (Fig. 6). A common response of metrics is observed, with the exception of *S. filiforme* density, on both sides of the first axis of the PCA (explaining 67 % of total variability), illustrating ecological status and the anthropogenic impact. The parameters positively correlated to this first component included N, Pb, Zn in *T. testudinum* leaves, which were, therefore, interpreted as markers of degraded meadows. In contrast, the parameters negatively correlated to the first component were considered indicators of the good ecological status of seagrass beds, including seagrass cover and C/N ratio.

4. Discussion

4.1. Spatial and temporal parameter variations

In this study, a large number of seagrass meadow parameters were measured including descriptors of the physiology, individuals, populations, landscapes and associated communities. With stratified sampling and by collecting data at a one-year interval, we identified several parameters responding to anthropogenic disturbances at the regional scale in the FA.

At the physiological level, we recorded a wide range of nutrients, ETs and stable isotopic ratio values in plant leaves (Fig. 3, Tables S9 and S10) and compared them to reference Caribbean data (Christiaen et al., 2014; Govers et al., 2014a). In particular, $\delta^{13}C$ is known to respond specifically to light conditions: the availability of light, increases the photosynthetic activity, leading to a $\delta^{13}C$ enrichment in leaves (Farquhar et al., 1989; Serrano et al., 2011). Our data revealed a similar pattern, except for Petit-Bourg and Galion (Fig. 3A), suggesting that other drivers influence $\delta^{13}C$, such as the balance between HCO_3^- and CO_2 used as an inorganic carbon source by seagrasses (Durako, 1993; Beer et al., 2002). In other studies, $\delta^{15}N$ values in *T. testudinum* leaves range from 0.3 to 7 ‰ (with a mean around 3 ‰, Christiaen et al., 2014 for a review). With $\delta^{15}N$ values ranging up to 12.14 ‰ (Fig. 3B), our data represent the highest record for seagrasses in the area. The large range of values observed in samples from Galion could be linked to the environmental dynamics occurring at the mouth of a pond influenced by pulse watershed releases. Previous studied have shown that $\delta^{15}N$ data can be used to track the origin of nitrogen, which is possible at small spatial scales if N sources are limited (Fourqurean et al., 1997; Udy et al., 1999; Mutchler et al., 2007; Christiaen et al., 2014). Urban or agriculture wastewater typically leads to high $\delta^{15}N$ values in seagrass tissues from surrounding meadows (Schubert et al., 2013; Jones et al., 2018). In contrast, low values have been associated with unimpacted environments (Castro et al., 2007). There are several documented hypotheses, sometimes conflicting, about the intermediate trends and negative values of $\delta^{15}N$ in seagrass tissues, which, depending on genus and latitude, can

lead to confusion (Yamamuro et al., 2003; Christiaen et al., 2014; Walton et al., 2016). As observed elsewhere (Yamamuro et al., 2003), the $\delta^{15}N$ measured in seagrass leaves could be linked to a local dissolved inorganic nitrogen source (water and sediments). This seems to be supported by the spatial correlation we observed between values of $\delta^{15}N$ in *T. testudinum* and *S. filiforme.* Similarly, the correlation between nitrogen stable isotopic ratios measured in leaves and rhizomes reflects the seagrass capacity to assimilate these elements as nutrients through both leaves and rhizomes.

In our study, N values in *T. testudinum* leaves showed large variations compared to data from the literature (see Govers et al., 2014 for a review) and had a tendency to increase along our gradient of anthropogenic pressures (Fig. 3C). However, there were some exceptions including the Petite-Terre and Colombier stations (Fig. 3C). At Petite-Terre Island, the high N values measured in seagrass leaves could be linked to the presence of a large population of Lesser Antillean Iguana (*Iguana delicatissima*) (about 10,000 individuals for 1.5 km^2), whose fecal matter possibly contributes to the seagrass meadow N enrichment, like bird guano in coral reefs (Lorrain et al., 2017; Graham et al., 2018) or mangrove ecosystems (McFadden et al., 2016). The tissues of *T. testudinum* collected in Colombier bay, another location isolated from watershed input, had a relatively high N concentration due to its coastal configuration and displayed a significant shift between the two years of the study (Fig. 3C). One section of the bay, which is close to our sampling station, is accessible to boat anchoring with possible episodic wastewater discharge that could explain theses values. The range of N values and their tendency to increase from the least to the most impacted locations (Fig. 3C, Table S6) suggest that N in *T. testudinum* and *S. filiforme* leaves could be considered a useful bioindicator of N water enrichment. Except for Petite-Terre seagrass samples, leaf nitrogen content was around 17 % higher in *T. testudinum*, a climax species, than in *S. filiforme,* an opportunistic species (Table S9), thus confirming the higher sensitivity of the slow-growing species (Fourqurean et al., 1997).

The P content of *T. testudinum* was consistent with values from the literature ranging between 0.10 to 0.51 % (reviewed in Govers et al., 2014a), but fluctuated depending on stations (Fig. 3E). These results demonstrate that nutrients in seagrass leaves could be good bioindicators to detect eutrophication, especially in an environment limited in N, P and carbonate sediments (Duarte, 1990). This is a key finding as most of the studied seagrass meadows in the FA occur in similar environments (Table 1). It must be noted, however, that non-anthropogenic factors such the decomposition of sargassum (van Tussenbroek et al., 2017) and the occurrence of upwellings (Hill and McQuaid, 2008), have been recorded as a potential source(s) of nutrients for seagrass tissues, a parameter that was not assessed in the present study.

We also found that ETs in *T. testudinum* leaves could be promising bioindicators of metal pollution as shown by Zn, Pb, Fe, Cd and Mn trends across stations and pressures gradient, which were consistent with the range of values available in the literature for this species (Zn: 3 to 1144 $\mu g.g^{-1}$, Pb: 0.3 to 18.6

µg.g^{-1}, Fe: 2.6 to 19670 µg.g^{-1}, Cd: 0.1 to 2 µg.g^{-1}, Mn: 11 to 780 µg.g^{-1}, Govers et al., 2014b and Vonk et al., 2018 for reviews). If some of ETs (Cu, Fe, Zn, Ni) are naturally present in seagrass tissues, accumulation in the tissues has been linked to coastal pollution and shown to be toxic to the seagrass (Prange and Dennison, 2000). One hypothesis for the significant augmentation of Mn, Cd, Fe, nutrients and δ^{15}N between the two years of sampling at the most anthropogenically-impacted station (Marigot) is the proximity of a wastewater discharge point and the significant land runoff and sediment remobilization during hurricane Irma (September 2017). A similar post-hurricane phenomenon has been shown in the Mexican region (Whelan III et al., 2011). However, the high values and trends observed at Marigot (increase in both nutrients and ETs co-occurring with seagrass decline) could reveal a worst case scenario.

Indeed, the wide range of values observed for the physiological parameters of *T. testudinum* leaves makes it possible to pre-identify thresholds for these parameters in response to anthropogenic pressures (Fig. 7), a first step towards the development of seagrass beds bioindicators adapted to the FA.

At the individual level, unlike other studies (e.g. Romero et al., 2007) in which leaf necrosis was correlated to the bad ecological of *P. oceanica*, our leaf necrosis data for *T. testudinum* was not related to the gradient of anthropogenic disturbance. This difference could be explained by the nature of the parameter considered by Roca et al. (2016): hypersalinity stress, which is a very specific pressure not represented in our gradient.

Parameters related to the seagrasses' surrounding landscape, structure, and morphology appeared to be strongly dependent on the type of adjacent ecosystems (mangrove or coral reef), the proximity to rivers, as well as hydrodynamics (Carruthers et al., 2003) and grazing pressure (e.g. Valentine and Duffy, 2006 for a review). These parameters are, therefore, more linked to the site's specificities including productivity drivers (e.g. light condition), which likely explains the absence of spatial patterns in the gradient of anthropogenic disturbance selected for this study. As a consequence, it is not relevant to try and link theses landscape, structure and morphology parameters to a specific environmental disturbance, except in case of an exceptional climatic event, such as suggested by the declining trends observed for most of these parameters after hurricane Irma at Galion, Petit-cul-de-sac and Tintamarre.

Our study highlighted broad variations in the composition and abundance of the associated benthic macrofauna. The three sampling stations located in the largest *T. testudinum* meadow of the FA (Christophe Islet, Bouée verte and Passe à Colas) had a particularly high diversity and density of

macrofauna, illustrating the importance of the meadows' ecological function, the ecosystem services they provide and the patrimonial interest they represent.

The frequent occurrence of macroalgae can be considered informative of the eutrophic conditions and the sign of an ecological transition (Duarte, 1995; Burkholder et al., 2007). For Petit-Bourg and Galion stations, the presence of drifting nitrophilic green macroalgae (around 7 %, e.g. *Ulva* sp.) could be linked to the proximity of a watershed effluent supplying nutrients to the coastal waters. For the Petit-cul-de-sac station, the development of these macroalgae could be related to putative untreated domestic discharge from the nearby villas coupled with the semi-closed configuration of the bay.

The epiphyte communities found on the leaves of *T. testudinum* were dominated by encrusting calcareous red algae, a result similar to previous records (Carruthers et al., 2005; Corlett and Jones, 2007). Among this red calcareous cover, we did not detect any significant filamentous algae and we were unable to confirm the epiphyte biomass as an indicator of nutrient inputs.

4.2. Identification of the most relevant parameters and first sampling strategy recommendations for seagrass bed monitoring in the FA

The selection of parameters carried out after ANOVAs and PCAs analysis makes it possible to propose a set of relevant indicators for the monitoring of FA seagrass beds in a anthroposation context (Fig. 6, Fig. S1, Table S5, S6 and S14); this constitutes a preliminary step in the setting up of multimetric indicators.

To enhance the effectiveness of the protocols and minimize implementation costs, it is important to avoid redundancies and prioritize the most useful parameters according to the objectives of the monitoring. Several criteria also need to be considered, such as the promotion of non-destructive methodologies, when possible, as well as low-tech measurement methods producing results easy to interpret. In this study, we demonstrated that physiological parameters such as leaf N and some ETs (i.e. Zn and Pb) represent promising "early warning indicators" for the monitoring of the *T. testudinum* and *S. filiforme* seagrass meadows of the FA in the context of WFD implementation. These parameters are also very useful for monitoring the evolution of the state of the seagrass meadows, which is key information for local (MPA) and national (FOB, Ifrecor) stakeholders. Indeed, seagrasses, particularly long-lived species, can record information about environmental conditions in their tissues (e.g. nutrients, pollutants, Fourqurean et al., 1997; Burkholder et al., 2007; Govers et al., 2014b; Holmer et al., 2016) and, to some extent, the health status of the seagrass (for instance the accumulation of some ETs can also affect seagrass health (Prange and Dennison, 2000). These sub-individual physiological parameters can respond quickly (e.g. decline) to specific disturbances and attest to the recovery process when the stressors are reduced (e.g. Roca et al., 2016). Our results confirm the bioindication capacity of *T. testudinum* and *S. filiforme* particularly the slow-growing *T. testudinum*. Bonanno and

Raccuia (2018) also showed the ability of *H. stipulacea* to accumulate ETs. The similar responses observed in the three species, thus, points physiological parameters as promising indicators for long-term bioindication in the region; particularly when considering the tendency of Caribbean seagrass meadows to change in composition with a decline of the climax seagrass species progressively replaced by opportunistic and invasive species (van Tussenbroek et al., 2014; Smulders et al., 2017; Christianen et al., 2019).

For minimum technical constraints and to provide a good compromise between time, cost and effectiveness, we recommend that monitoring should at least include measurements of nitrogen in seagrass leaves, which are more sensitive than rhizomes and can be sampled in a less destructive way. Besides, as highlighted by our results, all the early warning indicators are very specific to a particular disturbance (Roca et al., 2016). This is why seagrass monitoring protocols should also include structural and demographic parameters, which are relevant for their integration capacity (Burkholder et al., 2007; Roca et al., 2016) and compatible with management time scales. Therefore, estimates of seagrass cover or seagrass density, the second being less subjective than the former especially for high canopy seagrass beds, which do not require laboratory work, are recommended as generic parameters for the classification of ecosystem structure, functions and seagrass habitats (Carruthers et al., 2003). Depending on the implementation protocol and the type of seagrass meadow, this protocol can be time-consuming in the field, but its efficiency has been proved for detecting long-term changes in seagrass communities faced with multiple disturbances (van Tussenbroek et al., 2014; Roca et al., 2016). Used alone, however, these measures are not sufficient to detect changes and implement management actions early enough to prevent the degradation of the meadows (van Katwijk et al., 2011; Roca et al., 2016), as testified by the declining trend of our most degraded station, Marigot (Vaslet and ATE, 2018, this study).

The approach used in our study (geolocated transects), as well as that of the SeagrassNet or Seagrass-Watch (permanent transects, McKenzie et al., 2001; Short et al., 2006), are more adapted to irregular seagrass meadows composed of pioneer or opportunistic species than to continuous seagrass meadows with long lived species (e.g. van Tussenbroek et al., 2014). This approach is also useful to integrate landscape and spatial characteristics of the meadow and to inform about hydrodynamic processes (Patriquin, 1975) or physical disturbances (Demers et al., 2013; La Manna et al., 2015). Indeed, as the frequency of disturbances is likely to increase in the future, it can be expected that seagrass beds will become more patchy and heterogeneous with a higher abundance of *S. filiforme* and *H. stipulacea*, which are better adapted to future environmental conditions. During field monitoring, if time allows, information about the macroalgal communities should also be recorded, especially if nutrients and organic matter inputs are suspected and frequent algal-phase shifts have been recorded before (Montefalcone et al., 2015; van Tussenbroek et al., 2017).

Epiphyte communities are known to respond to eutrophication (Frankovich and Fourqurean, 1997; Zhang et al., 2014; Prado, 2018), but they don't seem to be very sensitive in our study area (Frankovich and Fourqurean, 1997, this study) and were therefore not considered as a key indicator.
Similarly, the seagrass sediment characteristics, morphometrics, and associated macrofauna descriptors monitored in an annual bases (as they are in several FA monitoring, in GTN Ifrecor-DCE 2017) in view of our results and the literature, did not appear essential. However these parameters can be usefull if measured at the start of the monitoring program and with less frequency. In case of multiple disturbances, the most useful strategy for identifying drivers of change is to have a holistic approach of seagrass data that is directly related to the environmental conditions (McMahon et al., 2013; Kilminster et al., 2015; Roca et al., 2016).

We recognize that more information on timeframes may be needed to better understand local conditions, to verify the selection of candidate parameters. Nevertheless at this time, when implementing public policies in the FA, the best option for monitoring seagrass beds (including long term, impact and management of effective strategies) is to combine, at least, parameters from physiological (early warning environmental change indicators) and structural (related to the integrity of the system) levels. To date, the WFD and MPA monitoring protocols implemented in the FA are relatively similar to each other and include only structural parameters (GTN Ifrecor-DCE 2017 for a review). While the addition of early warning indicators is justified for the regulatory seagrass beds monitoring (WFD), leading change can be difficult for MPA managers whose time and resources are often limited. They are, however, very concerned about identifying drivers of ecosystem change to take the most effective management actions locally. One solution could be to select the most relevant parameters in each category and adapt the sampling frequency, but the optimal solution would be to share seagrass monitoring actions between the various stakeholders to meet each program's objectives fully. Bringing together human and financial resources across the FA regional public policies would be strategically relevant, particularly when budgets are limited, and would make it easier to meet the needs of national reporting actions in the framework of Ifrecor and FOB.

4.3. Site classification

Our final PCA provides the first site classification based on the ecological status of seagrass meadows (Fig. 6).

The less impacted seagrass meadows were Tintamarre and Passe à Colas, which are located offshore, and relatively far from any source of disturbance (Fig. 6, Table S1). This high score can be further strengthened for Passe à Colas by the presence of local high abundance and diversity of fauna

assemblages (Table 4, Table S13), attesting for the heritage value of such an ecosystem (Hyman et al., 2019). In contrast, identifying the very eutrophic and polluted seagrass beds allow us to raise an alert on their health status. Indeed, the station with the lowest rate, Marigot, seems to be in a transition to a potential collapse, which could have very bad consequences for the area: without its seagrass meadow for water purification and sediment accretion, the ecological status of the bay could become even worse. An urgent effort is needed to improve the water treatment system for this island, which is under pressure from luxury tourism.

5. Conclusion

With continuous degradation of environmental conditions and changes in habitat structure, it is now essential to assess the status of the Caribbean seagrass meadows and the water quality to implement proper management actions and strengthen the preservation of seagrass beds. To improve seagrass monitoring at the regional scale in the FA, we tested a panel of indicators across contrasting environmental conditions. We have identified 7 parameters providing particularly relevant information on the health of seagrass beds and water quality. For the first time, we provide a full description of several seagrass meadows in the FA which considerably improves the current understanding of how they function. We recorded a broad range of ecological status that will serve to determine thresholds of change and to identify reference sites. Moreover, quantification of anthropogenic pressures would improve the selection of parameters used for site classification. The next step of the project will be the aggregation of parameters in an integrated toolbox of indicators and protocols. A new data set, including another FA territory (Martinique Island) will be used to validate these indicators, a step that will be carried out in consultation with the relevant scientists and managers.

CRediT authorship contribution statement

F. Kerninon: Funding acquisition, Project administration, Conceptualization, Investigation, Formal analysis, Writing. **C. Hellio**, **C.E. Payri** and **J-P. Maréchal**: review & editing, Supervision. **J. Chalifour**, **S. Gréaux**, **S. Mège**, **J. Anthanase**, **S. Cordonnier, M-L. Rouget**, **E. Lorre** and **T. Uboldi**: Investigation. **O. Monnier**: Project administration, review & editing. **F. Le Loc'h** and **T. Alcoverro**: review & editing.

Conflict of interest

The authors declare that they have no known competing financial interests or personal relationships that could have appeared to influence the work reported in this paper.

Acknowledgments

This study was funded by the French Ministry for an Ecological and Solidary Transition within the framework of the French Coral Reef Initiative and the French Biodiversity Office. We acknowledge critical field support provided by local partners: Eric Delcroix, Didier Baltide, Olivier Gros, Claude Bouchon, Yolande Bouchon-Navaro, Xavier Delloue, Xavier Keiser, Jimmy Le Bec, Axel Priouzeau, Caroline Fleury, Christophe Joé, Ashley Daniel, Guillaume Montagne, Vincent Oliva, Franck Roccuzzi, Amandine Vaslet, Cécile Berton, Jonas Hochart, Clémence Jarry, Serge Toulet, Olivier Raynaud. We thanks Jean-Marie Manuron, Oanez Lebeau, Céline Liorzou, Eloïse Ramazeilles, Julie Dijoux for their help with laboratory analyses and Claire Bissery, Pablo Brosset and Anaïs Medieu for their guidance with statistical analysis.

References

Arthur, R., Babu, Y., Lobo, A. S., Iyer, V., Moses, K. S., Santhankrishnan, M., Sen, S., Alcoverro, T. M., 2008. Scraping the bottom: Monitoring human impacts on benthic ecosystems of Tamil Nadu. UNDP/UNTRS and NCF. Chennai, 218 pages.

Beer, S., Björk, M., Hellblom, F., Axelsson, L., 2002. Inorganic carbon utilization in marine angiosperms (seagrasses). https://doi.org/10.1071/PP01185

Blott, S.J., Pye, K., 2001. GRADISTAT: a grain size distribution and statistics package for the analysis of unconsolidated sediments. Earth Surf. Process. Landforms 26, 1237–1248. https://doi.org/10.1002/esp.261

Bonanno, G., Raccuia, S.A., 2018. Seagrass *Halophila stipulacea*: Capacity of accumulation and biomonitoring of trace elements. Science of The Total Environment 633, 257–263. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.03.196

Boström, C., Jackson, E.L., Simenstad, C.A., 2006. Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. Estuarine, Coastal and Shelf Science 68, 383–403. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.01.026

Bouchon, C., Bouchon-Navarro, Y., Louis, M., Portillo, P., 2003. Manuel technique d'étude des récifs coralliens de la région Caraïbe. Université des Antilles et de la Guyane, 56 pages.

Burkholder, J.M., Tomasko, D.A., Touchette, B.W., 2007. Seagrasses and eutrophication. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 350, 46–72. https://doi.org/10.1016/j.jembe.2007.06.024

CARICOMP., 1994. CARICOMP Methods Manual-Level I. Manual of Methods for Mapping and Monitoring of Physical and Biological Parameters in the Coastal Zone of the Caribbean. CARICOMP Data Management Centre, University of the West Indies, Mona, Kingston, Jamaica.

Carruthers, T., Jacome, G., Barnes, P., 2003. Seagrass habitats of bocas del Toro, Panama. A balance between river, mangrove and coral influences. 31st scientific meeting of the association of marine laboratories of the Caribbean, Trinidad, Poster.

Carruthers, T.J.B., van Tussenbroek, B.I., Dennison, W.C., 2005. Influence of submarine springs and wastewater on nutrient dynamics of Caribbean seagrass meadows. Estuarine, Coastal and Shelf Science 64, 191–199. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.01.015

Castro, P., Valiela, I., Freitas, H., 2007. Eutrophication in Portuguese estuaries evidenced by $\delta^{15}N$ of macrophytes. Mar. Ecol. Prog. Ser. 351, 43–51. https://doi.org/10.3354/meps07173

Chalifour, J., 2017. Suivi de l'état de santé des communautés coralliennes et des herbiers de la RNN de Saint-Martin, État des lieux 2016 et évolution 2007-2016, 22 pages + annexes.

Christiaen, B., Bernard, R.J., Mortazavi, B., Cebrian, J., Ortmann, A.C., 2014. The degree of urbanization across the globe is not reflected in the $\delta^{15}N$ of seagrass leaves. Marine Pollution Bulletin 83, 440–445. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.06.024

Christianen, M.J.A., Smulders, F.O.H., Engel, M.S., Nava, M.I., Willis, S., Debrot, A.O., Palsbøll, P.J., Vonk, J.A., Becking, L.E., 2019. Megaherbivores may impact expansion of invasive seagrass in the Caribbean. J Ecol 107, 45–57. https://doi.org/10.1111/1365-2745.13021

Coleman, V.L., Burkholder, J.M., 1994. Community structure and productivity of epiphytic microalgae on eelgrass (*Zostera marina* L.) under water-column nitrate enrichment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 179, 29–48. https://doi.org/10.1016/0022-0981(94)90015-9

Corlett, H., Jones, B., 2007. Epiphyte communities on *Thalassia testudinum* from Grand Cayman, British West Indies: Their composition, structure, and contribution to lagoonal sediments. Sedimentary Geology 194, 245–262. https://doi.org/10.1016/j.sedgeo.2006.06.010

Cortés, J., Fonseca, A.C., Nivia-Ruiz, J., Nielsen-Muñoz, V., Samper-Villarreal, J., Salas, E., Martínez, S., Zamora-Trejos, P., 2010. Monitoring coral reefs, seagrasses and mangroves in Costa Rica (CARICOMP). Rev. Biol. Trop. 58 Suppl 3, 1–22.

Créocean 2017. Suivi de l'état de santé des Réserves Naturelles Marines de Guadeloupe et Saint-Barthélemy - État des lieux 2016 et évolution 2007-2016, 114 pages.

Cunha, A.H., Marbá, N.N., Katwijk, M.M. van, Pickerell, C., Henriques, M., Bernard, G., Ferreira, M.A., Garcia, S., Garmendia, J.M., Manent, P., 2012. Changing Paradigms in Seagrass Restoration. Restoration Ecology 20, 427–430. https://doi.org/10.1111/j.1526-100X.2012.00878.

Demers, M.-C.A., Davis, A.R., Knott, N.A., 2013. A comparison of the impact of 'seagrass-friendly' boat mooring systems on *Posidonia australis*. Marine Environmental Research 83, 54–62. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2012.10.010

Diez, S.M., Patil, P.G., Morton, J., Rodriguez, D.J., Vanzella, A., Robin, D.V., Maes, T., Corbin, C., 2019. Marine Pollution in the Caribbean: Not a Minute to Waste. Washington, D.C.: World Bank Group.

Duarte, C., 1990. Seagrass nutrient content. Mar. Ecol. Prog. Ser. 67, 201–207. https://doi.org/10.3354/meps067201

Duarte, C.M., 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. Ophelia 41, 87–112. https://doi.org/10.1080/00785236.1995.10422039

Durako, M.J., 1993. Photosynthetic utilization of CO2(aq) and HCO 3 - in *Thalassia testudinum* (Hydrocharitaceae). Marine Biology 115, 373–380. https://doi.org/10.1007/BF00349834

European Commission., 2000. Directive 2000/60/EC of the European Parliament and of the council of 23 october 2000 establishing a framework for community action in the field of water policy, 72 pages.

Farquhar, G.D., Ehleringer, J.R., Hubick, K.T., 1989. Carbon Isotope Discrimination and Photosynthesis. Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology 40, 503–537. https://doi.org/10.1146/annurev.pp.40.060189.002443

Fourqurean, J.W., Moore, T.O., Fry, B., Hollibaugh, J.T., 1997. Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}N$, and $\delta^{13}C$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. Marine Ecology Progress Series 157, 147–157.

Frankovich, T.A., Fourqurean, J.W., 1997. Seagrass epiphyte loads along a nutrient availability gradient, Florida Bay, USA. Marine Ecology Progress Series 159, 37–50.

García-Marín, P., Cabaço, S., Hernández, I., Vergara, J.J., Silva, J., Santos, R., 2013. Multi-metric index based on the seagrass *Zostera noltii* (ZoNI) for ecological quality assessment of coastal and estuarine systems in SW Iberian Peninsula. Marine Pollution Bulletin 68, 46–54. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2012.12.025

Gobert, S., Sartoretto, S., Rico-Raimondino, V., Andral, B., Chery, A., Lejeune, P., Boissery, P., 2009. Assessment of the ecological status of Mediterranean French coastal waters as required by the Water Framework Directive using the *Posidonia oceanica* Rapid Easy Index: PREI. Marine Pollution Bulletin 58, 1727–1733. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2009.06.012

Godet, L., Fournier, J., van Katwijk, M., Olivier, F., Le Mao, P., Retière, C., 2008. Before and after wasting disease in common eelgrass *Zostera marina* along the French Atlantic coasts: a general overview and first accurate mapping. Dis. Aquat. Org. 79, 249–255. https://doi.org/10.3354/dao01897

Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., de Brouwer, J.H.F., van Katwijk, M.M., 2014a. Eutrophication threatens Caribbean seagrasses – An example from Curaçao and Bonaire. Marine Pollution Bulletin 89, 481–486. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.09.003

Govers, L.L., Lamers, L.P.M., Bouma, T.J., Eygensteyn, J., de Brouwer, J.H.F., Hendriks, A.J., Huijbers, C.M., van Katwijk, M.M., 2014b. Seagrasses as indicators for coastal trace metal pollution: A global meta-analysis serving as a benchmark, and a Caribbean case study. Environmental Pollution 195, 210–217. https://doi.org/10.1016/j.envpol.2014.08.028

Graham, N.A.J., Wilson, S.K., Carr, P., Hoey, A.S., Jennings, S., MacNeil, M.A., 2018. Seabirds enhance coral reef productivity and functioning in the absence of invasive rats. Nature 559, 250–253. https://doi.org/10.1038/s41586-018-0202-3

Green, E.P., Short, F.T., 2003. World Atlas of Seagrasses. UNEP-WCMC.

GTN Herbiers Ifrecor-DCE., 2017. Compte – rendu de l'atelier national « Herbiers » Ifrecor-DCE. Séminaire Science-gestion, 6, 7 & 10 avril 2017, Schoelcher, Martinique. Rapport UBO-AFB-Ifrecor, 26 pages + annexes.

Hill, J.M., McQuaid, C.D., 2008. δ13C and δ^{15}N biogeographic trends in rocky intertidal communities along the coast of South Africa: Evidence of strong environmental signatures. Estuarine, Coastal and Shelf Science 80, 261–268. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.08.005

Holmer, M., Georgiev, V.G., Karamfilov, V.K., 2016. Effects of point source of untreated sewage waters on seagrass (*Zostera marina* and *Z. noltii*) beds in the South-Western Black Sea. Aquatic Botany 133, 1–9. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2016.05.001

Hyman, A.C., Frazer, T.K., Jacoby, C.A., Frost, J.R., Kowalewski, M., 2019. Long-term persistence of structured habitats: seagrass meadows as enduring hotspots of biodiversity and faunal stability. Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences 286, 20191861. https://doi.org/10.1098/rspb.2019.1861

Ifrecor, 2016. Etat des récifs coralliens et des écosystèmes associés des outre-mer français en 2015, 168 pages.

Jiang, Z., Zhao, C., Yu, S., Liu, S., Cui, L., Wu, Y., Fang, Y., Huang, X., 2019. Contrasting root length, nutrient content and carbon sequestration of seagrass growing in offshore carbonate and onshore terrigenous sediments in the South China Sea. Science of The Total Environment 662, 151–159. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2019.01.175

Jones, B.L., Cullen-Unsworth, L.C., Unsworth, R.K.F., 2018. Tracking Nitrogen Source Using δ^{15}N Reveals Human and Agricultural Drivers of Seagrass Degradation across the British Isles. Front Plant Sci 9. https://doi.org/10.3389/fpls.2018.00133

Katwijk, M.M. van, Thorhaug, A., Marbà, N., Orth, R.J., Duarte, C.M., Kendrick, G.A., Althuizen, I.H.J., Balestri, E., Bernard, G., Cambridge, M.L., Cunha, A., Durance, C., Giesen, W., Han, Q., Hosokawa, S., Kiswara, W., Komatsu, T., Lardicci, C., Lee, K.-S., Meinesz, A., Nakaoka, M., O'Brien, K.R., Paling, E.I., Pickerell, C., Ransijn, A.M.A., Verduin, J.J., 2016. Global analysis of seagrass restoration: the importance of large-scale planting. Journal of Applied Ecology 53, 567–578. https://doi.org/10.1111/1365-2664.12562

Kilminster, K., McMahon, K., Waycott, M., Kendrick, G.A., Scanes, P., McKenzie, L., O'Brien, K.R., Lyons, M., Ferguson, A., Maxwell, P., Glasby, T., Udy, J., 2015. Unravelling complexity in seagrass systems for management: Australia as a microcosm. Science of The Total Environment 534, 97–109. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.04.061

La Manna, G., Donno, Y., Sarà, G., Ceccherelli, G., 2015. The detrimental consequences for seagrass of ineffective marine park management related to boat anchoring. Marine Pollution Bulletin 90, 160–166. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2014.11.001

Legg, C.J., Nagy, L., 2006. Why most conservation monitoring is, but need not be, a waste of time. Journal of Environmental Management 78, 194–199. https://doi.org/10.1016/j.jenvman.2005.04.016

Lopez y Royo, C., Casazza, G., Pergent-Martini, C., Pergent, G., 2010. A biotic index using the seagrass *Posidonia oceanica* (BiPo), to evaluate ecological status of coastal waters. Ecological Indicators 10, 380–389. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.07.005

Lorrain, A., Houlbrèque, F., Benzoni, F., Barjon, L., Tremblay-Boyer, L., Menkes, C., Gillikin, D.P., Payri, C., Jourdan, H., Boussarie, G., Verheyden, A., Vidal, E., 2017. Seabirds supply nitrogen to reef-building corals on remote Pacific islets. Sci Rep 7, 3721. https://doi.org/10.1038/s41598-017-03781-y

Madden, C.J., Rudnick, D.T., McDonald, A.A., Cunniff, K.M., Fourqurean, J.W., 2009. Ecological indicators for assessing and communicating seagrass status and trends in Florida Bay. Ecological Indicators, Indicators for Everglades Restoration 9, S68–S82. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2009.02.004

Marbà, N., Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Birk, S., Pedersen, A., Neto, J.M., Orfanidis, S., Garmendia, J.M., Muxika, I., Borja, A., Dencheva, K., Duarte, C.M., 2013. Diversity of European seagrass indicators: patterns within and across regions. Hydrobiologia 704, 265–278. https://doi.org/10.1007/s10750-012-1403-7

Maréchal, J.-P., Meesters, E.H., Vedie, F., Hellio, C., 2013. Occurrence of the alien seagrass *Halophila stipulacea* in Martinique (French West Indies). Mar. Biodivers. Rec. 6, e127. https://doi.org/10.1017/S1755267213000961

Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Romero, J., 2010. Biotic indices for assessing the status of coastal waters: a review of strengths and weaknesses. J. Environ. Monit. 12, 1013. https://doi.org/10.1039/b920937a

Martínez-Crego, B., Vergés, A., Alcoverro, T., Romero, J., 2008. Selection of multiple seagrass indicators for environmental biomonitoring. Mar. Ecol. Prog. Ser. 361, 93–109. https://doi.org/10.3354/meps07358

McCloskey, R.M., Unsworth, R.K.F., 2015. Decreasing seagrass density negatively influences associated fauna. PeerJ 3, e1053. https://doi.org/10.7717/peerj.1053

McFadden, T.N., Kauffman, J.B., Bhomia, R.K., 2016. Effects of nesting waterbirds on nutrient levels in mangroves, Gulf of Fonseca, Honduras. Wetlands Ecol Manage 24, 217–229. https://doi.org/10.1007/s11273-016-9480-4

McMahon, K., Collier, C., Lavery, P.S., 2013. Identifying robust bioindicators of light stress in seagrasses: A meta-analysis. Ecological Indicators 30, 7–15. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.01.030

Miloslavich, P., Díaz, J.M., Klein, E., Alvarado, J.J., Díaz, C., Gobin, J., Escobar-Briones, E., Cruz-Motta, J.J., Weil, E., Cortés, J., Bastidas, A.C., Robertson, R., Zapata, F., Martín, A., Castillo, J., Kazandjian, A., Ortiz, M., 2010. Marine Biodiversity in the Caribbean: Regional Estimates and Distribution Patterns. PLoS ONE 5, e11916. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0011916

McKenzie, L.J., Campbell, S.J., Roder, C.A., 2001. Seagrass-Watch: manual for mapping and monitoring seagrass resources by community (citizen) volunteers. Queensland Department of Primary Industries, Cairns, 94 pages.

MEDDTL., 2012. Ministère de l'Ecologie, du Développement durable, des transports et du Logement, Agence des aires marines protégées, (Mars 2012), Stratégie nationale pour la création et la gestion des aires marines protégées, 89 pages.

Montefalcone, M., Vassallo, P., Gatti, G., Parravicini, V., Paoli, C., Morri, C., Bianchi, C.N., 2015. The exergy of a phase shift: Ecosystem functioning loss in seagrass meadows of the Mediterranean Sea. Estuarine, Coastal and Shelf Science 156, 186–194. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.12.001

Mtwana Nordlund, L., Koch, E.W., Barbier, E.B., Creed, J.C., 2016. Seagrass Ecosystem Services and Their Variability across Genera and Geographical Regions. PLoS ONE 11, e0163091. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0163091

Mutchler, T., Dunton, K.H., Townsend-Small, A., Fredriksen, S., Rasser, M.K., 2007. Isotopic and elemental indicators of nutrient sources and status of coastal habitats in the Caribbean Sea, Yucatan Peninsula, Mexico. Estuarine, Coastal and Shelf Science 74, 449–457. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.04.005

Neto, J.M., Barroso, D.V., Barría, P., 2013. Seagrass Quality Index (SQI), a Water Framework Directive compliant tool for the assessment of transitional and coastal intertidal areas. Ecological Indicators 30, 130–137. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2013.02.015

O'Brien, K.R., Waycott, M., Maxwell, P., Kendrick, G.A., Udy, J.W., Ferguson, A.J.P., Kilminster, K., Scanes, P., McKenzie, L.J., McMahon, K., Adams, M.P., Samper-Villarreal, J., Collier, C., Lyons, M., Mumby, P.J., Radke, L., Christianen, M.J.A., Dennison, W.C., 2018. Seagrass ecosystem trajectory depends on the relative timescales of resistance, recovery and disturbance. Marine Pollution Bulletin 134, 166–176. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.006

Oliva, S., Mascaró, O., Llagostera, I., Pérez, M., Romero, J., 2012. Selection of metrics based on the seagrass *Cymodocea nodosa* and development of a biotic index (CYMOX) for assessing ecological status of coastal and transitional waters. Estuarine, Coastal and Shelf Science 114, 7–17. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.08.022

Orlando-Bonaca, M., Francé, J., Mavrič, B., Grego, M., Lipej, L., Flander-Putrle, V., Šiško, M., Falace, A., 2015. A new index (MediSkew) for the assessment of the *Cymodocea nodosa* (Ucria) Ascherson meadow's status. Marine Environmental Research 110, 132–141. https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2015.08.009

Orth, R.J., Carruthers, T.J.B., Dennison, W.C., Duarte, C.M., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Olyarnik, S., Short, F.T., Waycott, M., Williams, S.L., 2006. A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. BioScience 56, 987. https://doi.org/10.1641/0006-3568(2006)56[987:AGCFSE]2.0.CO;2

Patriquin, D.G., 1975. "Migration" of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. Aquatic Botany 1, 163–189. https://doi.org/10.1016/0304-3770(75)90021-2

Pillet, V., Duvat, V.K.E., Krien, Y., Cécé, R., Arnaud, G., Pignon-Mussaud, C., 2019. Assessing the impacts of shoreline hardening on beach response to hurricanes: Saint-Barthélemy, Lesser Antilles. Ocean & Coastal Management 174, 71–91. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2019.03.021

Prado, P., 2018. Seagrass epiphytic assemblages are strong indicators of agricultural discharge but weak indicators of host features. Estuarine, Coastal and Shelf Science 204, 140–148. https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.02.026

Prado, P., Romero, J., Alcoverro, T., 2010. Nutrient status, plant availability and seasonal forcing mediate fish herbivory in temperate seagrass beds. Mar. Ecol. Prog. Ser. 409, 229–239. https://doi.org/10.3354/meps08585

Prange, J.A., Dennison, W.C., 2000. Physiological Responses of Five Seagrass Species to Trace Metals. Marine Pollution Bulletin 41, 327–336. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(00)00126-0

Roca, G., Alcoverro, T., Krause-Jensen, D., Balsby, T.J.S., van Katwijk, M.M., Marbà, N., Santos, R., Arthur, R., Mascaró, O., Fernández-Torquemada, Y., Pérez, M., Duarte, C.M., Romero, J., 2016. Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: A global review and management synthesis. Ecological Indicators 63, 310–323. https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.12.007

Romero, J., Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Pérez, M., 2007. A multivariate index based on the seagrass *Posidonia oceanica* (POMI) to assess ecological status of coastal waters under the water framework directive (WFD). Marine Pollution Bulletin 55, 196–204. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2006.08.032

Ruiz-Frau, A., Gelcich, S., Hendriks, I.E., Duarte, C.M., Marbà, N., 2017. Current state of seagrass ecosystem services: Research and policy integration. Ocean & Coastal Management 149, 107–115. https://doi.org/10.1016/j.ocecoaman.2017.10.004

Santos, C.B. de los, Krause-Jensen, D., Alcoverro, T., Marbà, N., Duarte, C.M., Katwijk, M.M. van, Pérez, M., Romero, J., Sánchez-Lizaso, J.L., Roca, G., Jankowska, E., Pérez-Lloréns, J.L., Fournier, J., Montefalcone, M., Pergent, G., Ruiz, J.M., Cabaço, S., Cook, K., Wilkes, R.J., Moy, F.E., Trayter, G.M.-R., Arañó, X.S., Jong, D.J. de, Fernández-Torquemada, Y., Auby, I., Vergara, J.J., Santos, R., 2019. Recent trend reversal for declining European seagrass meadows. Nat Commun 10, 1–8. https://doi.org/10.1038/s41467-019-11340-4

Schubert, P.R., Karez, R., Reusch, T.B.H., Dierking, J., 2013. Isotopic signatures of eelgrass (*Zostera marina* L.) as bioindicator of anthropogenic nutrient input in the western Baltic Sea. Marine Pollution Bulletin 72, 64–70. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.04.029

Serrano, O., Mateo, M.Á., Renom, P., 2011. Seasonal response of *Posidonia oceanica* to light disturbances. https://doi.org/10.3354/meps08955

Short, F.T, McKenzie, L.J., Coles, R.G., Vidler, K.P., Gaeckle, J.L., 2006. SeagrassNet. Manual for Scientific Monitoring of Seagrass Habitat, Worldwide Edition. University of New Hampshire Publication, 75 pages.

Short, F.T., Polidoro, B., Livingstone, S.R., Carpenter, K.E., Bandeira, S., Bujang, J.S., Calumpong, H.P., Carruthers, T.J.B., Coles, R.G., Dennison, W.C., Erftemeijer, P.L.A., Fortes, M.D., Freeman, A.S., Jagtap, T.G., Kamal, A.H.M., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Nafie, Y.A.L., Nasution, I.M., Orth, R.J., Prathep, A., Sanciangco, J.C., Tussenbroek, B. van, Vergara, S.G., Waycott, M., Zieman, J.C., 2011. Extinction risk assessment of the world's seagrass species. BIOL. CONSERV. 144, 1961–1971. https://doi.org/10.1016/j.biocon.2011.04.010

Short, F.T., Wyllie-Echeverria, S., 1996. Natural and human-induced disturbance of seagrasses. Environmental Conservation 23, 17–27. https://doi.org/10.1017/S0376892900038212

Smulders, F.O.H., Vonk, J.A., Engel, M.S., Christianen, M.J.A., 2017. Expansion and fragment settlement of the non-native seagrass *Halophila stipulacea* in a Caribbean bay. Marine Biology Research 13, 967–974. https://doi.org/10.1080/17451000.2017.1333620

Udy, J., Dennison, W., Lee Long, W., McKenzie, L., 1999. Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. Mar. Ecol. Prog. Ser. 185, 257–271. https://doi.org/10.3354/meps185257

Uku, J., Björk, M., 2001. The distribution of epiphytic algae on three Kenyan seagrass species. South African Journal of Botany 67, 475–482. https://doi.org/10.1016/S0254-6299(15)31166-2

Valentine, J.F., Duffy, J.E., 2006. The Central Role of Grazing in Seagrass Ecology, in: LARKUM, A.W.D., ORTH, R.J., DUARTE, C.M. (Eds.), SEAGRASSES: BIOLOGY, ECOLOGYAND CONSERVATION. Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 463–501. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-2983-7_20

van Katwijk, M., Vergeer, L., Schmitz, G., Roelofs, J., 1997. Ammonium toxicity in eelgrass *Zostera marina*. Mar. Ecol. Prog. Ser. 157, 159–173. https://doi.org/10.3354/meps157159

van Katwijk, M.M., van der Welle, M.E.W., Lucassen, E.C.H.E.T., Vonk, J.A., Christianen, M.J.A., Kiswara, W., al Hakim, I.I., Arifin, A., Bouma, T.J., Roelofs, J.G.M., Lamers, L.P.M., 2011. Early warning indicators for river nutrient and sediment loads in tropical seagrass beds: a benchmark from a near-pristine archipelago in Indonesia. Mar. Pollut. Bull. 62, 1512–1520. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.04.007

van Tussenbroek, B.I., Cortés, J., Collin, R., Fonseca, A.C., Gayle, P.M.H., Guzmán, H.M., Jácome, G.E., Juman, R., Koltes, K.H., Oxenford, H.A., Rodríguez-Ramirez, A., Samper-Villarreal, J., Smith, S.R., Tschirky, J.J., Weil, E., 2014. Caribbean-Wide, Long-Term Study of Seagrass Beds Reveals Local Variations, Shifts in Community Structure and Occasional Collapse. PLoS ONE 9, e90600. https://doi.org/10.1371/journal.pone.0090600

van Tussenbroek, B.I., Hernández Arana, H.A., Rodríguez-Martínez, R.E., Espinoza-Avalos, J., Canizales-Flores, H.M., González-Godoy, C.E., Barba-Santos, M.G., Vega-Zepeda, A., Collado-Vides, L., 2017. Severe impacts of brown tides caused by Sargassum spp. on near-shore Caribbean seagrass communities. Marine Pollution Bulletin 122, 272–281. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.06.057

van Tussenbroek, B.I., Lot, A., Universidad Nacional Autónoma de México (UNAM), Instituto de Ciencias del Mar y Limnología [VNV], Instituto de Biología (UNAM) [VNV], 2010. Guía de los pastos marinos tropicales del Atlántico oeste (A guide to the tropical seagrasses of the western Atlantic).

Vaslet A., ATE., 2018. Plan de gestion de la Réserve Naturelle Nationale de St-Barthélemy : 2018-2027. Partie C – Fiches actions, 194 pages.

Vonk, J.A., Smulders, F.O.H., Christianen, M.J.A., Govers, L.L., 2018. Seagrass leaf element content: A global overview. Marine Pollution Bulletin 134, 123–133. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.09.066

Walcker, R., Laplanche, C., Herteman, M., Lambs, L., Fromard, F., 2019. Damages caused by hurricane Irma in the human-degraded mangroves of Saint Martin (Caribbean). Sci Rep 9, 18971. https://doi.org/10.1038/s41598-019-55393-3

Walton, M.E.M., Al-Maslamani, I., Haddaway, N., Kennedy, H., Castillo, A., Al-Ansari, E.S., Al-Shaikh, I., Abdel-Moati, M., Al-Yafei, M.A.A., Le Vay, L., 2016. Extreme 15N Depletion in Seagrasses. Estuaries and Coasts 39, 1709–1723. https://doi.org/10.1007/s12237-016-0103-3

Wang, M., Hu, C., Barnes, B.B., Mitchum, G., Lapointe, B., Montoya, J.P., 2019. The great Atlantic *Sargassum* belt. Science 365, 83–87. https://doi.org/10.1126/science.aaw7912

Waycott, M., Duarte, C.M., Carruthers, T.J.B., Orth, R.J., Dennison, W.C., Olyarnik, S., Calladine, A., Fourqurean, J.W., Heck, K.L., Hughes, A.R., Kendrick, G.A., Kenworthy, W.J., Short, F.T., Williams, S.L., 2009. Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. Proceedings of the National Academy of Sciences 106, 12377–12381. https://doi.org/10.1073/pnas.0905620106

Whelan III, T., Van Tussenbroek, B.I., Barba Santos, M.G., 2011. Changes in trace metals in *Thalassia testudinum* after hurricane impacts. Marine Pollution Bulletin 62, 2797–2802. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2011.09.007

Willette, D.A., Ambrose, R.F., 2012. Effects of the invasive seagrass *Halophila stipulacea* on the native seagrass, *Syringodium filiforme*, and associated fish and epibiota communities in the Eastern Caribbean. Aquatic Botany 103, 74–82. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2012.06.007

Willette, D.A., Chalifour, J., Debrot, A.O.D., Engel, M.S., Miller, J., Oxenford, H.A., Short, F.T., Steiner, S.C.C., Védie, F., 2014. Continued expansion of the trans-Atlantic invasive marine angiosperm *Halophila stipulacea* in the Eastern Caribbean. Aquatic Botany 112, 98–102. https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2013.10.001

Wood, N., Lavery, P., 2000. Monitoring Seagrass Ecosystem Health—The Role of Perception in Defining Health and Indicators. Ecosystem Health 6, 134–148. https://doi.org/10.1046/j.1526-0992.2000.00015

Yamamuro, M., Kayanne, H., Yamano, H., 2003. of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. Marine Pollution Bulletin 46, 452–458. https://doi.org/10.1016/S0025-326X(02)00463-0

Yang, X., Zhang, P., Li, W., Hu, C., Zhang, X., He, P., 2018. Evaluation of four seagrass species as early warning indicators for nitrogen overloading: Implications for eutrophic evaluation and ecosystem management. Science of The Total Environment 635, 1132–1143. https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.227

Yoccoz, N.G., Nichols, J.D., Boulinier, T., 2001. Monitoring of biological diversity in space and time. Trends in Ecology & Evolution 16, 446–453. https://doi.org/10.1016/S0169-5347(01)02205-4

Zhang, J., Huang, X., Jiang, Z., 2014. Physiological responses of the seagrass *Thalassia hemprichii* (Ehrenb.) Aschers as indicators of nutrient loading. Marine Pollution Bulletin 83, 508–515. https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2013.12.056

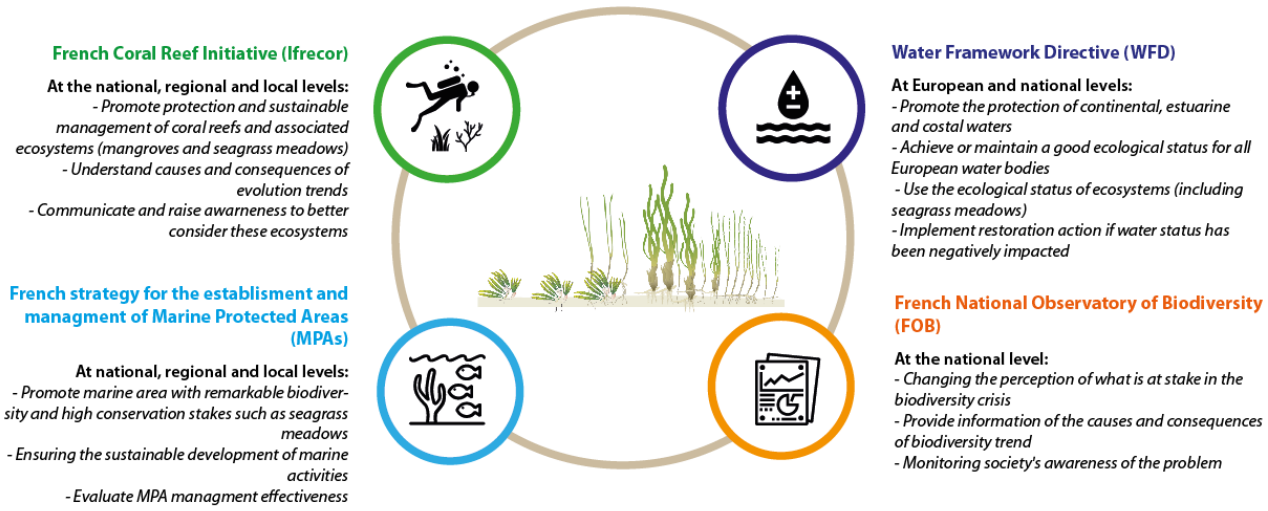


Figure 1. Schematic organization of the main public policies applying to seagrass meadows of the French Antilles.

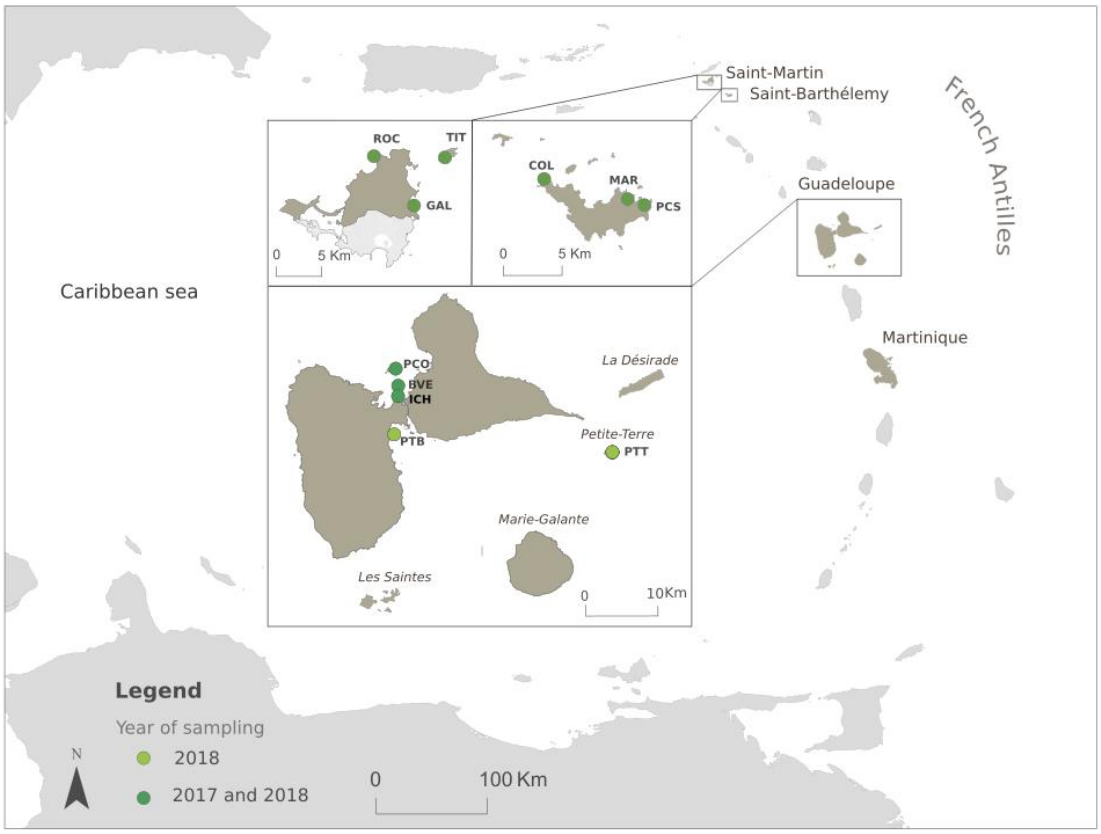


Figure 2. Map of the study area showing the 11 sampling stations across the French Antilles (in brown on the map). TIT: Tintamarre, PCO: Passe à Colas, PTT: Petite-Terre, PCS: Petit-cul-de sac, COL: Colombier, BVE: Bouée verte, ROC: Rocher Créole, ICH: Christophe Islet, PTB: Petit-Bourg, GAL: Galion and MAR: Marigot.

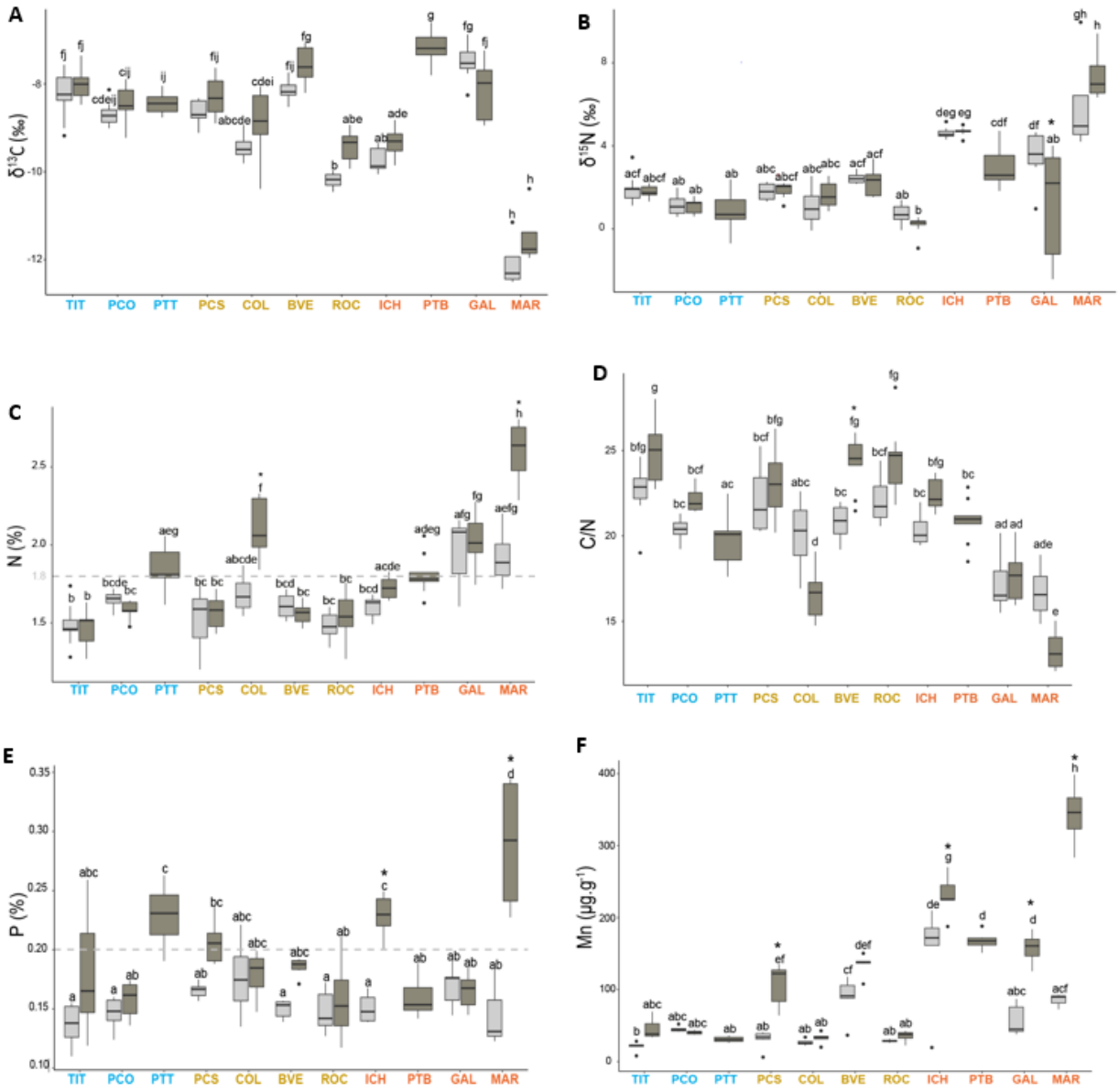


Figure 3. $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), N (C), C/N (D), P (E), Mn (F), Fe (G), Zn (H), Cd (I) and Pb (J) contents in *T. testudinum* leaves across stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)) and year (2017 in grey and 2018 in brown).* indicates significant differences ($P < 0.05$) between the two years of sampling. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across boxplots. The dotted line on Fig. 3C and Fig. 3E indicates the global threshold of nutrients limited (N < 1.8 % and P < 0.2 %) according to Duarte (1990). TIT: Tintamarre, PCO: Passe à Colas, PTT: Petite-Terre, PCS: Petit-cul-de sac, COL: Colombier, BVE: Bouée verte, ROC: Rocher Créole, ICH: Christophe Islet, PTB: Petit-Bourg, GAL: Galion and MAR: Marigot.

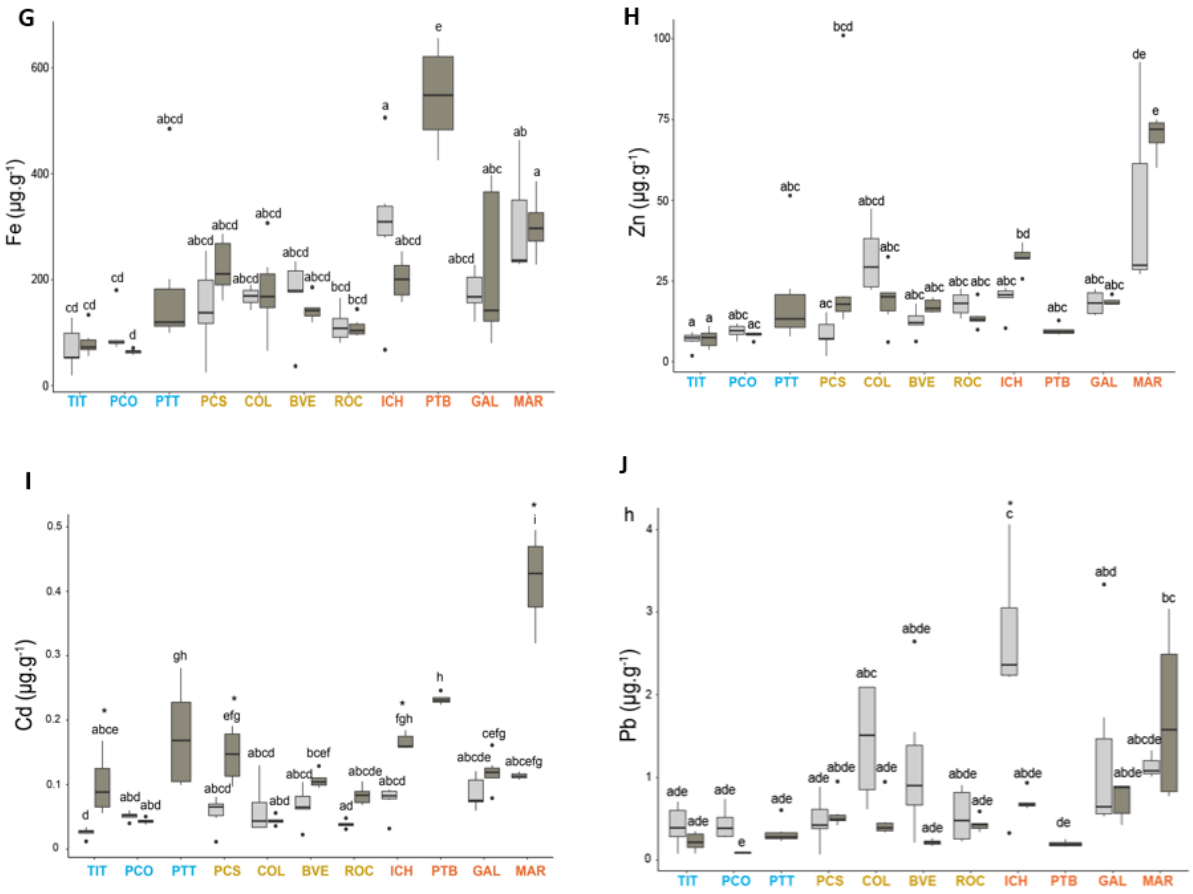


Figure 3. $\delta^{13}C$ (A), $\delta^{15}N$ (B), N (C), C/N (D), P (E), Mn (F), Fe (G), Zn (H), Cd (I) and Pb (J) contents in *T. testudinum* leaves across stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)) and year (2017 in grey and 2018 in brown).* indicates significant differences ($P < 0.05$) between the two years of sampling. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across boxplots. The dotted line on Fig. 3C and Fig. 3E indicates the global threshold of nutrients limited (N < 1.8 % and P < 0.2 %) according to Duarte (1990). TIT: Tintamarre, PCO: Passe à Colas, PTT: Petite-Terre, PCS: Petit-cul-de sac, COL: Colombier, BVE: Bouée verte, ROC: Rocher Créole, ICH: Christophe Islet, PTB: Petit-Bourg, GAL: Galion and MAR: Marigot

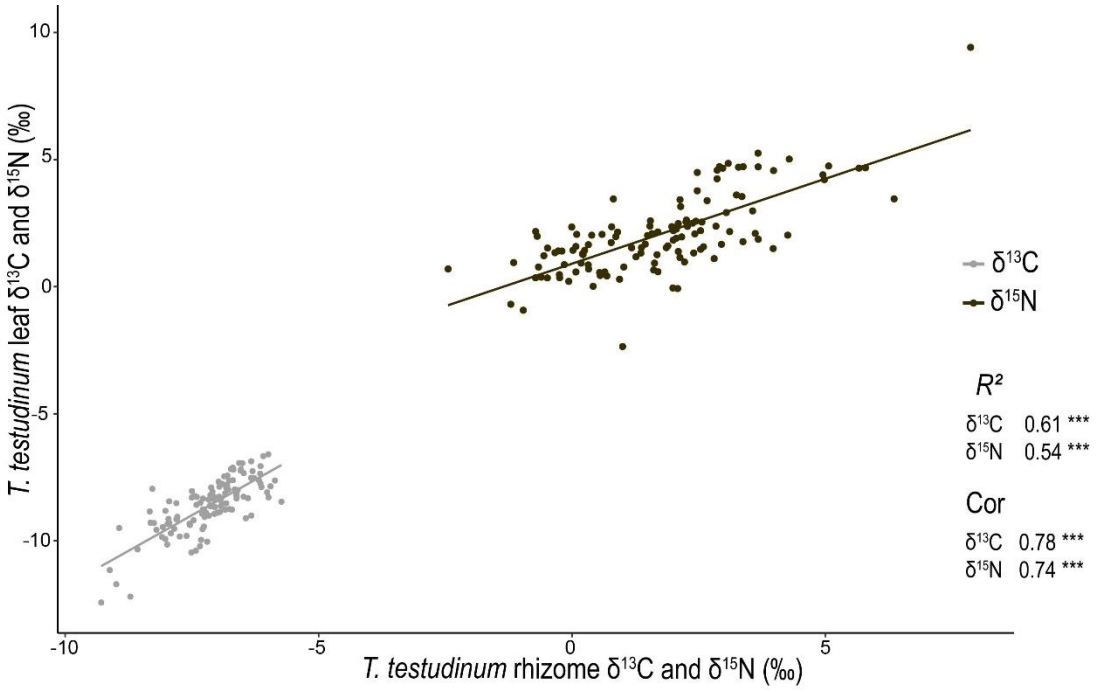


Figure 4: Correlation between leaf and rhizome values of $\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$ (‰) in *T. testudinum*. *** P < 0.001.

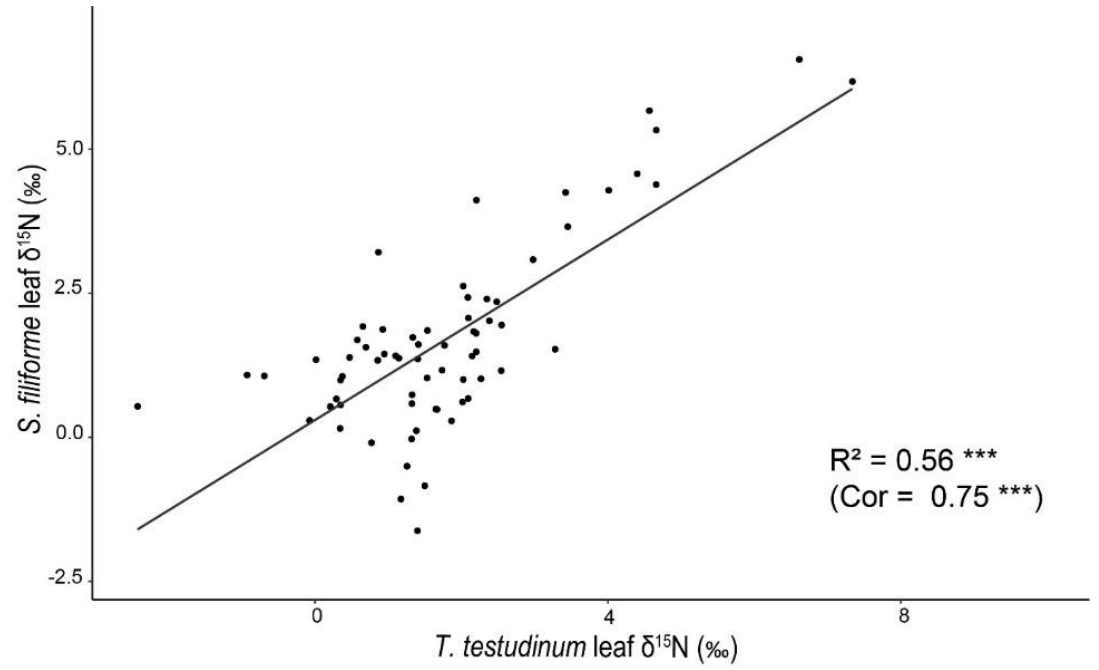


Figure 5: Correlation between leaf $\delta^{15}N$ values in *S. filiforme* and *T. testudinum* (‰). ***P < 0.001.

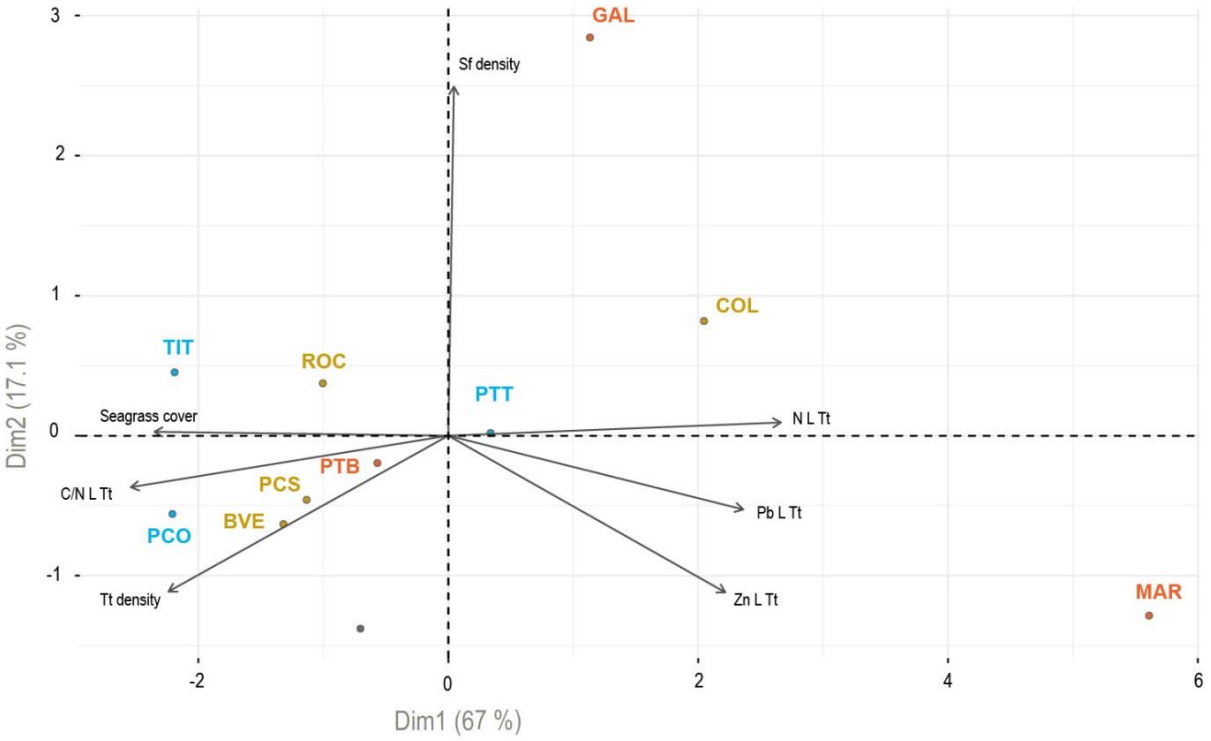


Figure 6. Biplot diagram combining the ordination plot of the sampling sites (the different colors correspond to the initial stations classification (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)) and loading factors of the 7 selected parameters. TIT: Tintamarre, PCO: Passe à Colas, PTT: Petite-Terre, PCS: Petit-cul-de sac, COL: Colombier, BVE: Bouée verte, ROC: Rocher Créole, ICH: Christophe Islet, PTB: Petit-Bourg, GAL: Galion and MAR: Marigot.

Figure 7. Conceptual diagram of thresholds estimated for physiological parameters in *T. testudinum* leaves according to the gradient of anthropogenic pressure. The colours of the arrow reflect the pressure gradient according to the initial stations classification.

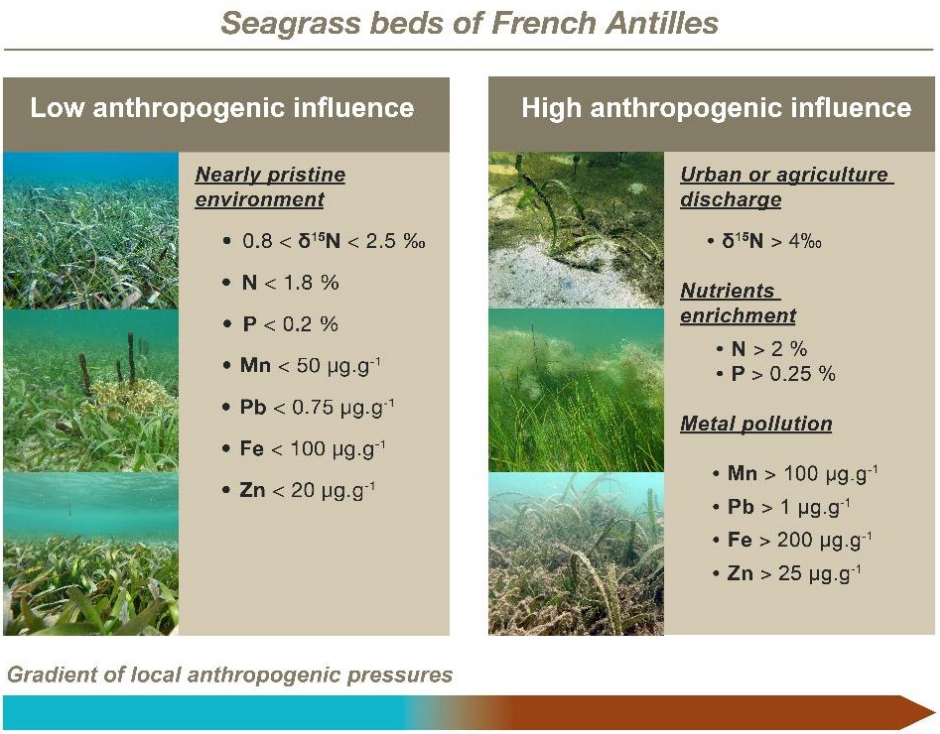


Table 1. Specificities of the sampling stations (potential anthropogenic pressures was estimated according to the proximity and intensity of the disturbance, using pressures data and expert knowledge (Table S1): low (blue), moderate (yellow) and high (red)). For sites that were sampled twice, we consider the value, except for carbonates for which only one measure was made. Species abbreviations: Tt = *Thalassia testudinum*, Sf = *Syringodium filiforme*, Hs = *Halophila stipulacea*, Hw = *Halodule wrightii.*

Sampling station	**Island**	**Depth (m)**	**Seagrass species**	**Sediment caracteristic**			**Type of local disturbances (and potential anthrogenic pressures level)**
				Silt and clay (<63 µm) %	Organic matter (%)	Carbonates (%)	
Passe à Colas (PCO)	Guadeloupe	3	Tt, Sf	15.49	4.80	91.46	Low
Tintamarre (TIT)	Saint-Martin	2	Tt, Sf	3.56	2.44	99.11	Low
Petite-Terre (PTT)	Guadeloupe	2	Tt, Sf, Hw	0.31	1.92	93.49	Some boating and recreation (low)
Bouée verte (BVE)	Guadeloupe	3	Tt	1.92	3.74	93.20	Midde of a plume of waste waters (moderate)
Rocher Créole (ROC)	Saint-Martin	7	Tt, Sf	7.20	2.71	89.07	Limited boating (moderate)
Petit cul-de-sac (PCS)	Saint-Barthélemy	2	Tt, Sf	2.04	2.44	83.05	Domestic sewages (moderate)
Colombier (COL)	Saint-Barthélemy	9	Tt, Sf, Hs	1.83	2.15	85.20	Boating (moderate)
Petit-Bourg (PTB)	Guadeloupe	1	Tt, Hs	20.48	16.20	45.31	Waste waters and urban discharge, industry (high)
Galion (GAL)	Saint-Martin	2	Tt, Sf	0.00	2.07	81.80	Waste waters, and urban discharge (high)
Christophe Islet (ICH)	Guadeloupe	2	Tt	8.38	12.45	85.64	Waste waters and urban discharge, industry (high)
Marigot (MAR)	Saint-Barthélemy	0.5	Tt, Sf	1.13	1.60	66.11	Domestic sewages (high)

Table 2. Parameters and expected responses (↑: increase, ↓: decrease) to environmental degradation according to the literature (non-exhaustive list).

Level	**Parameters**	**Response to degradation**	**References**
Physiological	N, C/N, and P content in seagrass tissues	↑	Burkholder et al., 2007; Gover et al., 2014b; Zhang et al., 2014; Holmer et al., 2016
	$\delta^{13}C$ in seagrass tissues	↓	Longstaff and Dennison, 1999; Serrano et al., 2011
	$\delta^{15}N$ in seagrass tissues	↑ / ↓	Udy et al., 1999 ; Castro et al., 2007; Schubert et al., 2013; Jones et al., 2018
	Trace metals in seagrass tissues	↑	Prange & Dennison, 2000; Gover et al., 2014b
Individual	Leaves morphologicals parameters (number of leaves, leaf length, leaf area, leaf biomass)	↑ / ↓	Udy et al., 1999, Zhang et al., 2014
	Leaf necrosis	↑	Romero et al., 2007, van Katwijk et al., 1997
Population	Shoot density, seagrass cover	↓	Short and Wyllie-Echeverria, 1996; Serrano et al., 2011
Landscape	Fragmentation	↑	Demers et al., 2013; La Manna et al., 2014
Communities	Macroalgae taxa	↑ / ↓	Montefalcone et al., 2015
	Macroalgae cover (%)	↑	Duarte 1995, Burkholder et al., 2007; van Tussenbroek et al., 2011
	Leaf epiphyte biomass	↑	Frankovich and Fourqurean, 1997; Zhang et al., 2014; Prado, 2018
	Category of epiphytes	↑ / ↓	Martinez-Crégo et al., 2010
	Cyanobacteria cover	↑ / ↓	Coleman and Burkholder, 1994; Uku and Björk, 2001
	Benthic macrofauna	↑ / ↓	Boström et al., 2006; McCloskey and Unsworth, 2015

Table 3. Results of morphological and structural parameters for the 11 stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)). Results are presented as an average between the two years (mean ± SE), except when there was a significant difference between years (represented by * according to $P < 0.05$), in which case values are shown for both years. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across stations. Tt = *Thalassia testudinum,* Sf = *Syringodium filiforme* (only density).

Sampling station	Leaf area index Tt (m^2 m^{-2})	Foliar biomass Tt ($mg.plant^{-1}$)		Leaf necrosis Tt (%)	Seagrass total cover (%)		Density Tt ($shoot.m^{-2}$)		Density Sf ($shoot.m^{-2}$)	
Passe à colas	3.12 ± 0.41^{ab}	143.86 ± 45.21^{ef}		44.88 ± 7.57^{ef}	88.22 ± 12.58^{a}		1173.21 - 870.00^{a}	*	300.00 ± 229.13^{ab}	
Tintamarre	3.79 ± 0.62^{b}	167.44 - 300.67^{d}	*	44.87 ± 13.58^{d}	81.37 ± 14.60^{ae}		958.33 - 605.56^{df}	*	1554.05 ± 1182.77^{b}	
Petite-Terre	0.41 ± 0.23	27.16 ± 8.83^{b}		25.79 ± 9.35^{b}	45.48 ± 13.19^{b}		510.00 ± 290.07^{bc}		593.33 ± 271.56^{a}	
Rocher Créole	1.72 ± 0.41^{ce}	155.14 ± 48.81^{cef}		32.90 ± 11.61^{cef}	$71,08 \pm 16.35^{de}$		420.00 ± 206.20^{cg}		1075.45 ± 750.42^{ab}	
Petit cul-de-sac	2.28 ± 0.63^{ac}	111.79 ± 30.86^{ae}		$45,45 \pm 7.99^{ae}$	97.50 - 73.97^{a}	*	842.00 ± 376.13^{d}		1135.09 ± 668.08^{ab}	
Colombier	0.20 ± 0.09^{d}	67.97 ± 20.81^{ab}		23.01 ± 11.21^{ab}	26.00 ± 16.76^{c}		130 ± 64.92^{e}		1236.67 - 667.86^{ab}	*
Bouée verte	1.53 ± 0.48^{ce}	105.92 ± 44.89^{abe}		41.69 ± 8.11^{abe}	65.97 ± 17.13^{d}		639 ± 225.51^{bf}		0	
Petit-Bourg	2.81 ± 1.17	207.14 ± 70.23^{cdf}		26.86 ± 3.75^{cdf}	65.20 ± 27.34^{d}		536 ± 361.97^{bc}		0	
Christophe Islet	3.13 ± 0.86^{ab}	176.2 - 84.89^{aef}	*	40.43 ± 8.30^{aef}	91.77 - 74.5^{a}	*	894 ± 215.72^{ad}		0	
Galion	0.99 ± 0.57^{de}	163.98 - 251.36^{cd}	*	45.50 ± 17.28^{cd}	83.31 - 58.08^{de}	*	245 ± 211.24^{eg}		4164.58 ± 1989.81^{c}	
Marigot	ND	106.17 ± 43.66^{abcef}		18.98 ± 9.83^{abcef}	ND		ND		ND	

Table 4. Benthic associated macrofauna, macroalgae, cyanobacteria and epiphyte communities (mean ± SE) for the 11 study stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)). For parameters for which two years of data were available, the mean of the two years is presented (mean ± SE), except when there was a significant difference between years (represented by * according to $P < 0.05$), in which case the values are shown for both years. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across stations. Tt = *Thalassia testudinum*. NA: data not available.

Sampling station	**Benthic macrofauna species richness**	**Macroalgae total cover (%)**	**Cyanobacteria cover (seagrass and substrate) (%)**	**Total Tt leaf epiphytes cover (%)**	**Tt Leaf epiphyte load (mg.cm²)**
	2018	2018	2018	2017-2018	2018
Tintamarre	9	5.30 ± 11.34^{a}	0.17 ± 0.91	21.07 ± 23.31^{eg}	10.02^{d}
Passe à Colas	19	1.82 ± 2.02^{a}	0	14.85 ± 15.76^{abc}	2.13^{ab}
Petite-Terre	1	6.03 ± 7.52^{a}	4.00 ± 2.77	20.25 ± 23.49^{defg}	1.56^{ab}
Petit cul-de-sac	2	14.90 ± 10.07^{b}	0.4 ± 1.85	16.28 ± 19.50^{abd}	3.06^{ab}
Colombier	7	7.70 ± 6.83^{a}	1.00 ± 3.71	24.38 ± 28.95^{ef}	4.09^{abc}
Bouée verte	21	1.15 ± 3.82^{a}	0.03 ± 0.18	5.00 -20.34^{ach} *	1.36^{a}
Rocher Créole	2	5.68 ± 4.27^{a}	0	24.95 ± 26.46^{f}	8.85^{cd}
Christophe Islet	14	17.48 ± 8.35^{b}	0.10 + 0.55	6.78 -17.73^{ch} *	1.31^{ab}
Petit-Bourg	12	7.90 ± 10.42^{a}	2.33 ± 8.98	17.56 ± 21.00^{bdg}	6.18^{bcd}
Galion	4	7.23 ± 12.85^{a}	0	9.74 ± 14.70^{h}	6.04^{abcd}
Marigot	NA	NA	NA	7.69 -19.00^{ach} *	NA

Supplementary material

Table S1. Details on the environmental conditions of the stations. Class of turbidity index: 1: very low (visibility > 15 m), 2: low (visibility 15 – 10 m), 3: moderate (10 - 5 m visibility), 4: important (visibility 5 - 1 m), very important: 5 (visibility < 1 m).

Sampling station	MES (mg.L-1)	Turbidity index	Distance from the mainland (km)
Passe à Colas (PCO)	17.53	2	5 - 7
Tintamarre (TIT)	14.13	2	3.5 - 4.7
Petite-Terre (PTT)	32.06	2	10 - 13
Bouée verte (BVE)	13.51	2	3 - 3.5
Rocher Créole (ROC)	11.11	2	0.5
Petit cul-de-sac (PCS)	13.20	3	0.04
Colombier (COL)	11.05	1	0.07 - 0.4
Petit-Bourg (PTB)	32.06	4	1
Galion (GAL)	10.43	4	0.01
Christophe Islet (ICH)	19.37	4	1
Marigot (MAR)	124.77	5	0.003

Table S2. Mean of morphologicals characteristic of *T. testudinum* leaves between the two years of sampling for the 11 study stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red). Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across parameters and years. * indicate significant differences ($P < 0.05$) across year only. NA: not available samples.

Sampling station	Leaves per shoot			Leaf lenght (cm)			Leaf width (cm)			Leaf area (cm²)			Grazing marks (%)		
	2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017	2018	
Tintamarre	3.12^{gi}	4.04^{k}	*	11.09^{cdh}	13.43^{e}	*	1.05^{b}	1.27^{n}	*	19.23^{ij}	27.52^{l}	*	19.73^{abef}	32.70^{bcdf}	*
Passe à Colas	2.88^{eh}	3.25^{cg}	*	10.67^{ch}	11.31^{cdh}		0.89^{deg}	0.99^{ci}	*	15.91^{fg}	17.98^{gi}		23.44^{abcef}	54.49^{d}	*
Petite-Terre	NA	2.84^{e}		NA	5.33^{g}		NA	0.53^{m}		NA	5.30^{e}		NA	3.37^{a}	
Petit cul-de-sac	2.6^{f}	2.93^{ehi}	*	9.97^{bh}	13.32^{e}	*	0.88^{dgh}	0.84^{ghk}		14.61^{fh}	18.51^{gi}	*	8.75^{ae}	29.20^{bcef}	*
Colombier	3.49^{abcd}	3.65^{dj}		8.27^{ab}	7.41^{a}		0.70^{a}	0.65^{a}		9.51^{abc}	8.61^{ab}		2.49^{a}	4.25^{a}	
Bouée verte	3.49^{abd}	3.26^{cg}		9.9^{bh}	7.1^{ag}	*	0.88^{dg}	0.83^{hjk}	*	13.67^{fh}	9.91^{bc}	*	9.22^{ae}	42.31^{cd}	*
Rocher Créole	3.37^{abc}	3.83^{jl}	*	12.87^{de}	12.09^{cde}		0.95^{fi}	0.94^{ef}		19.20^{ij}	17.39^{gi}		17.37^{abef}	34.01^{bcdf}	*
Christophe Islet	3.37^{abc}	3.08^{ghi}	*	15.36^{f}	10.54^{ch}	*	0.92^{def}	0.78^{j}	*	22.21^{d}	13.55^{fh}	*	12.02^{aef}	28.86^{bcef}	*
Petit-Bourg	NA	3.94^{kl}		NA	13.61^{e}		NA	1.03^{bc}		NA	21.59^{dj}		NA	42.08^{cd}	
Galion	2.69^{ef}	3.55^{ad}	*	12.48^{cde}	16.85^{f}	*	1.04^{bc}	1.14^{l}	*	23.47^{d}	31.34^{k}	*	34.94^{bcd}	34.40^{bcdf}	*
Marigot	3.27^{bcg}	4.09^{k}	*	6.78^{ag}	10.79^{cdh}	*	0.66^{a}	0.79^{jk}	*	6.81^{ae}	12.13^{ch}	*	0^{a}	3.81^{ae}	*

Table S3. Seagrass meadow landscape parameters for the 11 study stations (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red). NA: not available data (no sampling field or enough visibility).

Sampling station	Fragmentation (%)	
	2017	2018
Tintamarre	0	7.87
Passe à Colas	0	0
Petite-Terre	NA	6.53
Petit cul-de-sac	0	2.2
Colombier	0	4.87
Bouée verte	0	10
Rocher Créole	0	0
Christophe Islet	0	4.47
Petit-Bourg	NA	0
Galion	NA	NA
Marigot	NA	NA

Table S4. Relative seagrass cover (%) (mean of 2017 and 2018 values ± SE) by species across station (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)).

Sampling station	*T. testudinum* (%)	*S. filiforme* (%)	*H. stipulacea* (%)	*H. wrightii* (%)
Tintamarre	81.92 ± 20.03	18.08 ± 20.03	0	0
Passe à Colas	99.25 ± 3.63	0.75 ± 3.63	0	0
Petite-Terre	42.6 ± 28.16	20.66 ± 16.12	0	36.75 ± 31.78
Petit cul-de-sac	62.04 ± 24.04	37.97 ± 24.04	0	0
Colombier	3.33 ± 9.87	96.52 ± 9.85	0.14 ± 0.72	0
Bouée verte	100.00 ± 0.00	0	0	0
Rocher Créole	49.83 ± 31.20	50.17 ± 31.20	0	0
Christophe Islet	100.00 ± 0.00	0	0	0
Petit-Bourg	90.53 ± 24.96	0	9.47 ± 24.96	0
Galion	18.29 ± 22.72	77.97 ± 27.34	1.89 ± 13.74	1.85 ± 13.46

Table S5. Results of the three-way nested ANOVA evaluating the simultaneous effect of pressure gradient, station and year on structural and morphological parameters. p-values are represented by asterisks : *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05. L: leaves, Tt: *Thalassia testudinum*, Sf: *Syringodium filiform*e.

		Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
Structural parameters	**Seagrass cover**					
	Pressure	1	96	96	0.390	***
	Station	8	182118	22765	92.185	***
	Year	1	18295	18295	74.086	***
	Density Tt					
	Pressure	1	3558570	3558570	48.685	***
	Station	8	25572649	3196581	43.733	***
	Year	1	1169249	1169249	15.997	***
	Density Sf					
	Pressure	1	216015157	216015157	253.46	***
	Station	5	186202703	37240541	43.70	***
	Year	1	24836810	24836810	29.14	***
Morphological parameters	**Necrosis L Tt**					
	Pressure	1	96	96	0.390	***
	Station	8	182118	22765	92.185	***
	Year	1	18295	18295	74.086	***
	Grazing marks L Tt					
	Pressure	1	325	325	2.669	ns
	Station	9	22864	2540	20.862	***
	Year	1	10256	10256	84.221	***
	LAI Tt					
	Pressure	1	180367	20041	76.204	***
	Station	9	18380	18380	69.889	***
	Year	7	8710	1244	4.732	***
	Biomass L Tt					
	Pressure	1	8651	8651	4.776	*
	Station	9	427707	47523	26.240	***
	Year	1	2991	2991	1.652	ns
	Length L Tt					
	Pressure	1	3848	3848	106.837	***
	Station	9	30439	3382	93.905	***
	Year	1	175	175	4.861	*
	Width L Tt					
	Pressure	1	0.93	0.926	30.83	***
	Station	9	149.06	16.563	551.21	***
	Year	1	0.85	0.850	28.28	***
	Leaves area Tt					
	Pressure	1	4017	4017	56.09	***
	Station	9	196440	21827	304.77	***
	Year	1	1463	1463	20.43	***
	Number of leaves per shoot Tt					
	Pressure	1	14.4	14.42	28.21	***
	Station	9	524.4	58.27	114.01	***
	Year	1	148.9	148.86	291.28	***

Table S6. Three-way nested ANOVA results of physiologicals parameters (*T. testudinum* leaves) including the gradient of potential anthropogenic pressure, the station and the year. p-values are represented by asterisks : *** P < 0.001, ** P < 0.01, * P < 0.05.

Parameter	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value	Parameter	Df	Sum Sq	Mean Sq	F	p-value
δ^{13}C L Tt						**Fe L Tt**					
Pressure	1	7.22	7.219	70.189	***	Pressure	1	20.767	20.767	232.198	***
Station	9	151.54	16.838	33.522	***	Station	9	8.323	0.925	10.340	***
Year	1	3.30	3.302	16.395		Year	1	0.140	0.140	1.565	
δ^{15}N L Tt						**Ni L Tt**					
Pressure	1	160.21	160.21	428.042	***	Pressure	1	0.3907	0.3907	17.511	***
Station	9	131.82	14.65	39.133	***	Station	9	1.8249	0.2028	9.088	***
Year	1	0.09	0.09	0.244		Year	1	0.7047	0.7047	31.587	***
C/N L Tt						**Cu F Tt**					
Pressure	1	224.8	224.76	60.432	***	Pressure	1	1.81	1.813	30.04	***
Station	9	745.0	82.77	37.040	***	Station	9	38.99	4.332	71.77	***
Year	1	48.5	48.50	20.865	***	Year	7	17.94	17.936	297.12	***
N L Tt						**Zn L Tt**					
Pressure	1	2.102	2.1024	116.784	***	Pressure	1	13.599	13.599	194.612	***
Station	9	5.253	0.5836	32.419	***	Station	9	14.852	1.650	23.617	***
Year	1	0.295	0.2952	16.395	***	Year	7	0.198	2.833	2.833	
P L Tt						**Cd L Tt**					
Pressure	1	0.0907	0.0907	4.860	*	Pressure	1	13.546	13.546	126.545	***
Station	9	1.4121	0.1569	8.412	***	Station	9	17.327	1.925	17.985	***
Year	1	0.8814	0.8814	47.253	***	Year	7	10.203	10.203	95.314	***
Cr L Tt						**Pb L Tt**					
Pressure	1	1.031	1.0313	9.901	**	Pressure	1	22.606	22.606	114.167	***
Station	9	3.470	0.3855	3.701	***	Station	9	19.477	2.164	10.930	***
Year	1	0.291	0.2907	2.791		Year	7	12.841	12.841	64.853	***
Mn L Tt											
Pressure	1	34.73	34.73	1540.52	***						
Station	9	20.35	2.26	100.31	***						
Year	1	6.94	6.94	308.01	***						

Table S7. Stable isotopes ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) (‰), nutrients (N and P) (%), and C content in *T. testudinum* rhizomes (mean ± SE) across stations (mean of 2017 and 2018 data, except for P where analyses were only performed on 2018 samples). Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between stations. NA: not available samples. There is no significant differences between the two years of the study for $\delta^{15}N$, $\delta^{13}C$, C, N and C/N.

Sampling station	$\delta^{15}N$	$\delta^{13}C$	C	N	C/N	P
Tintamarre	1.47 ± 1.15^{bc}	-6.32 ± 0.32^{d}	32.26 ± 1.40^{cd}	0.64 ± 0.22^{ab}	55.13 ± 16.05^{ab}	0.11 ± 0.09^{ab}
Passe à Colas	0.05 ± 0.68^{ab}	-6.96 ± 0.46^{ab}	29.20 ± 2.58^{ab}	0.53 ± 0.12^{a}	57.16 ± 12.76^{ab}	ND
Petite-Terre	-0.47 ± 1.09^{a}	-7.36 ± 0.27^{ac}	30.34 ± 1.10^{abc}	0.55 ± 0.05^{a}	55.36 ± 6.05^{ab}	0.08 ± 0.01^{b}
Petit cul-de-sac	2.17 ± 1.06^{cde}	-6.97 ± 0.45^{ab}	32.12 ± 1.10^{cd}	0.64 ± 0.26^{ab}	56.73 ± 19.32^{ab}	0.14 ± 0.06^{ab}
Colombier	1.90 ± 1.04^{cd}	-7.55 ± 0.43^{c}	32.53 ± 1.13^{d}	1.02 ± 0.31^{c}	34.28 ± 10.02^{c}	0.14 ± 0.05^{ab}
Bouée verte	2.07 ± 0.99^{cde}	-6.72 ± 0.30^{bd}	31.81 ± 1.08^{acd}	0.70 ± 0.11^{ab}	46.46 ± 8.13^{ac}	0.16 ± 0.03^{ab}
Rocher Créole	0.35 ± 0.81^{ab}	-7.65 ± 0.38^{ce}	33.27 ± 1.31^{d}	0.48 ± 0.11^{a}	71.98 ± 14.99^{b}	0.11 ± 0.05^{ab}
Christophe Islet	3.63 ± 1.09^{ef}	-8.12 ± 0.33^{e}	31.85 ± 1.77^{abcd}	0.63 ± 0.14^{ab}	52.83 ± 10.79^{a}	0.17 ± 0.06^{ab}
Petit-Bourg	2.24 ± 0.86^{cde}	-6.51 ± 0.30^{bd}	31.87 ± 1.18^{abcd}	0.89 ± 0.25^{bc}	38.22 ± 9.60^{ac}	0.11 ± 0.04^{ab}
Galion	3.29 ± 2.05^{def}	-6.64 ± 0.33^{bd}	29.77 ± 2.49^{b}	1.19 ± 0.35^{c}	27.46 ± 11.99^{c}	0.23 ± 0.17^{a}
Marigot	4.87 ± 2.16^{f}	-9.03 ± 0.24^{f}	31.12 ± 1.51^{abcd}	0.77 ± 0.26^{abc}	44.38 ± 17.70^{ac}	0.14^{ab}

Table S8. Trace elements (Mn, Fe, Zn, Pb, Cd, Cr, Cu, Ni and Hg) content (µg.g-1) in *T. testudinum* rhizomes (mean ± SE) across stations for 2018 samples. Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) across stations. NA: not available samples. ND: non detectable, concentrations below detection limit (< 0.01 µg.g-1).

Sampling station	Mn	Fe	Zn	Pb	Cd	Cr	Cu	Ni	Hg
Tintamarre	0.92 ± 0.37^{c}	90.04 ± 68.55^{a}	5.86 ± 2.34^{ac}	0.06 ± 0.03^{b}	0.01 ± 0.00^{a}	0.35 ± 0.22^{a}	1.40 ± 0.56^{a}	0.42 ± 0.22^{bc}	ND
Passe à Colas	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA	NA
Petite-Terre	6.83 ± 0.59^{bc}	134.48 ± 26.57^{a}	2.01 ± 0.42^{a}	0.23 ± 0.05^{ab}	0.02 ± 0.01^{a}	0.91 ± 0.16^{b}	1.85 ± 0.43^{ab}	1.11 ± 0.22^{abc}	ND
Petit cul-de-sac	2.84 ± 0.72^{bc}	206.92 ± 58.89^{a}	11.15 ± 3.26^{bc}	0.72 ± 1.17^{ab}	0.05 ± 0.01^{ab}	0.45 ± 0.19^{a}	2.18 ± 0.81^{abc}	0.27 ± 0.14^{c}	ND
Colombier	14.33 ± 6.34^{abc}	486.61 ± 215.52^{a}	20.11 ± 3.58^{d}	0.32 ± 0.20^{a}	0.02 ± 0.01^{a}	0.52 ± 0.25^{a}	4.02 ± 1.80^{cd}	1.59 ± 0.66^{a}	ND
Bouée verte	11.92 ± 3.93^{abc}	517.79 ± 192.73^{a}	20.41 ± 1.89^{de}	0.28 ± 0.05^{ab}	0.03 ± 0.01^{a}	0.45 ± 0.08^{a}	1.48 ± 0.34^{ab}	1.3 ± 0.41^{ab}	ND
Rocher Créole	2.78 ± 0.83^{bc}	207.74 ± 41.53^{a}	16.07 ± 3.22^{bd}	0.27 ± 0.11^{ab}	0.05 ± 0.02^{ab}	0.49 ± 0.20^{a}	2.41 ± 0.73^{abcd}	0.64 ± 0.36^{bc}	ND
Christophe Islet	27.40 ± 19.41^{ad}	363.83 ± 166.64^{a}	27.37 ± 3.40^{e}	0.29 ± 0.08^{ab}	0.04 ± 0.02^{ab}	0.31 ± 0.09^{a}	1.35 ± 0.19^{a}	0.18 ± 0.03^{c}	ND
Petit-Bourg	45.07 ± 13.05^{d}	2613.51 ± 1194.44^{b}	12.25 ± 2.37^{bc}	0.22 ± 0.10^{ab}	0.09 ± 0.05^{b}	0.41 ± 0.17^{a}	4.5 ± 1.64^{d}	0.69 ± 0.32^{bc}	ND
Galion	19.91 ± 12.64^{abc}	930.45 ± 1653.99^{a}	17.09 ± 8.15^{bd}	0.08 ± 0.07b	0.06 ± 0.02^{ab}	0.26 ± 0.13^{a}	4.00 ± 1.52^{bcd}	1.36 ± 0.90^{ab}	ND
Marigot	34.79^{abd}	351.70^{ab}	20.67^{bde}	0.22^{ab}	0.03^{ab}	0.61^{ab}	2.71^{abcd}	1.7^{abc}	ND

Table S9. Stable isotopes ($\delta^{15}N$ and $\delta^{13}C$) (‰), N and C (%) content in *S. filiforme* leaf (mean ± SE) across stations when the species was present (mean of 2017 and 2018). Letters indicate significant differences ($P < 0.05$) between stations. * indicate significant differences ($P < 0.05$) across year only.

Sampling station	$\delta^{13}C$	$\delta^{15}N$	C		N	C/N
Tintamarre	-8.50 ± 0.75^{b}	0.51 ± 0.79^{ab}	33.19 ± 3.56^{b}		1.19 ± 0.15^{b}	28.04 ± 2.26^{c}
Petite-Terre	-5.66 ± 0.65^{a}	1.45 ± 0.63^{a}	40.10 ± 0.62^{a}		2.08 ± 0.21^{a}	19.47 ± 1.88^{a}
Colombier	-6.00 ± 1.24^{a}	1.33 ± 0.76^{a}	32.69 ± 1.79^{b}		1.41 ± 0.21^{bcd}	23.52 ± 2.81^{b}
Petit cul-de-sac	-7.78 ± 0.69^{b}	1.29 ± 0.98^{a}	32.88 ± 3.85^{b}		1.34 ± 0.31^{b}	25.09 ± 3.22^{bc}
Rocher Créole	-8.05 ± 0.88^{b}	0.07 ± 1.00^{b}	35.70 ± 4.61^{b}	*	1.37 ± 0.31^{bc}	26.78 ± 3.63^{bc}
Galion	-8.22 ± 1.36^{b}	3.61 ± 1.39^{c}	32.05 ± 2.79^{b}		1.67 ± 0.40^{cd}	19.97 ± 4.03^{a}
Marigot	-9.53 ± 2.39^{b}	5.75 ± 1.08^{d}	31.96 ± 2.55^{b}		1.94 ± 0.31^{ad}	16.63 ± 1.49^{a}

Table S10. Trace elements (Cr, Cu, Ni and Hg) content (µg.g-1) in *T. testudinum* leaves (mean ± SE) across stations for 2018 samples. Letters indicate significant differences (P < 0.05) across stations. NA: not available samples. ND: non detectable, concentrations below detection limit (< 0.01 µg.g-1).

Sampling station	**Cr**			**Ni**			**Cu**			**Hg**
	2017	2018		2017	2018		2017	2018		2017-2018
Tintamarre	0.35 ± 0.30^{a}	0.46 ± 0.40^{a}	*	3.14 ± 1.01^{ab}	5.57 ± 1.48^{c}	*	0.44 ± 0.12^{e}	0.96 ± 0.24^{def}		ND
Passe à Colas	0.36 ± 0.12^{a}	0.23 ± 0.05^{a}		4.56 ± 1.17^{abc}	4.28 ± 0.33^{abc}		0.78 ± 0.23^{def}	2.02 ± 0.39^{abcf}	*	NA
Petite-Terre	NA	0.58 ± 0.10^{a}		NA	5.06 ± 0.64^{ac}		NA	7.46 ± 1.78^{h}		ND
Petit cul-de-sac	0.24 ± 0.10^{a}	0.39 ± 0.11^{a}	*	2.82 ± 1.18^{b}	3.77 ± 0.35^{abc}		0.58 ± 0.22^{de}	2.87 ± 0.71^{bc}	*	ND
Colombier	0.40 ± 0.07^{a}	0.37 ± 0.09^{a}		4.66 ± 2.84^{abc}	3.53 ± 1.37^{abc}		2.39 ± 0.45^{abc}	1.80 ± 0.46^{abcdf}		ND
Bouée verte	0.39 ± 0.22^{a}	0.24 ± 0.03^{a}		3.05 ± 1.03^{ab}	4.09 ± 0.82^{abc}		0.57 ± 0.19^{de}	3.01 ± 0.83^{c}	*	ND
Rocher Créole	0.37 ± 0.21^{a}	0.35 ± 0.06^{a}		2.99 ± 0.22^{ab}	3.77 ± 0.89^{abc}		0.83 ± 0.10^{def}	1.30 ± 0.16^{adef}		ND
Christophe Islet	0.49 ± 0.16^{a}	0.42 ± 0.14^{a}	*	2.88 ± 0.72^{b}	7.22 ± 9.14^{abc}		0.85 ± 0.22^{def}	4.52 ± 0.25^{g}	*	ND
Petit-Bourg	NA	0.37 ± 0.04^{a}		NA	3.76 ± 0.58^{abc}		NA	5.55 ± 1.01^{g}		ND
Galion	0.40 ± 0.18^{a}	0.38 ± 0.15^{a}		3.97 ± 0.65^{abc}	4.03 ± 0.46a^{bc}		0.95 ± 0.31^{def}	1.16 ± 0.45^{adef}		ND
Marigot	0.63 ± 0.41^{a}	0.43 ± 0.25^{a}	*	3.49 ± 0.64^{abc}	5.66 ± 0.91^{c}		1.44 ± 0.09^{abdef}	2.75 ± 0.45^{bc}	*	ND

Table S11. Main type of epiphytes on *T. testudinum* leaves. Letters indicate significant differences (P < 0.05) across station. NA: not available samples.

Sampling station	Relative cover of coralline algae (%)		Relative cover of macrophytes (%)	
	2017	2018	2017	2018
Tintamarre	89.37 ± 27.03	92.27 ± 23.87	0	0.06 ± 0.99
Passe à Colas	97.58 ± 13.49	89.81 ± 19.59	0.95 ± 8.33	0
Petite-Terre	NA	64.78 ± 29.29	NA	2.20 ± 10.69
Petit cul-de-sac	83.09 ± 29.3	86.84 ± 19.82	0.36 ± 3.49	0.00 ± 0.05
Colombier	85.66 ± 27.17	81.74 ± 23.43	5.99 ± 16.58	9.70 ± 15.82
Bouée verte	70.33 ± 45.1	90.6 ± 22.41	0	0.06 ± 0.87
Rocher Créole	82.66 ± 21.84	42.29 ± 47.33	0	4.80 ± 11.05
Christophe Islet	30.46 ± 42.94	74.03 ± 24.72	12.38 ± 27.42	0.20 ± 2.22
Petit-Bourg	NA	77.88 ± 26.35	NA	1.89 ± 10.84
Galion	70.89 ± 37.38	63.86 ± 41.74	10.87 ± 23.07	7.43 ± 15.71
Marigot	99.24 ± 8.7	100 ± 0.00	0	0

Table S12. Category and respective cover of macroalgae (mean of 2018 values ± SE) for station.

Sampling station	Rhizophitic calcaerous macroalgae (%)	Rhizophitic non calcaerous macroalgae (%)	Drift macroalgae (%)	Cyanobacteria cover % (seagrass and substrate)
Tintamarre	2.80 ± 7.23	0.13 ± 0.51	2.37 ± 6.35	0.17 ± 0.91
Passe à Colas	0.77 ± 1.18	0.10 ± 0.40	0.95 ± 1.68	0
Petite-Terre	0.95 ± 1.78	0.10 ± 0.37	4.33 ± 7.88	4.00 ± 2.77
Petit cul-de-sac	3.77 ± 3.74	0.07 ± 0.37	11.07 ± 9.65	0.4 ± 1.85
Colombier	3.03 ± 2.99	4.60 ± 6.39	0.07 ± 0.25	1.00 ± 3.71
Bouée verte	0.67 ± 3.65	0.33 ± 1.27	0.15 ± 0.39	0.03 ± 0.18
Rocher Créole	3.38 ± 2.47	1.90 ± 2.22	0.40 ± 1.04	0
Christophe Islet	7.27 ± 5.92	8.80 ± 5.99	1.42 ± 2.15	0.10 ± 0.55
Petit-Bourg	0	0	7.90 ± 10.42	2.33 ± 8.98
Galion	0	0.10 ± 0.55	7.13 ± 12.89	0

Table S13. Abundance or cover of main benthic macrofauna taxons according stations. Only 2018 data are presented (mean ± SE).

Sampling station	Cnidaria		Porifera (%)	Mollusca (nb.m^{-2})	Echinoderma (nb.m^{-2})	Crustacea (nb.m^{-2})
	Corals (%)	Anemone (nb.m^{-2})				
Tintamarre	1.33 ± 2.31	428.00 ± 366.63	0	198.68 ± 143.42	0.01 ± 0.01	0
Passe à Colas	1.33 ± 0.58	0	28.33 ± 8.08	126.71 ± 16.21	1.30 ± 0.22	0
Petite-Terre	0.33 ± 0.58	0	0	0	0	0
Petit cul-de-sac	0	2.67 ± 4.62	0	0.03 ± 0.03	0	0
Bouée verte	23.67 ± 5.69	4.00 ± 6.93	34.33 ± 12.34	416.03 ± 59.22	6.41 ± 0.78	0
Colombier	1.67 ± 0.58	0	6.67 ± 7.64	9.44 ± 9.31	0	0
Christophe Islet	0	0	20.00 ± 7.81	94.68 ± 58.98	5.25 ± 0.20	0
Petit-Bourg	0	0	2.00 ± 3.46	4.00 ± 4.00	0.83 ± 0.70	0
Galion	0	52.00 ± 73.43	0	1.33 ± 2.31	0	0.01 ± 0.01

Table S14. Correlation of parameters to PCA components incorporating parameters showing significant differences between stations (ANOVA, $P < 0.05$). Parameters with the highest correlation with Component I ($r \leq 0.80$) are noted in bold. L = leaf, R = rhizome, Tt = *Thalassia testudinum*, Sf = *Syringodium filiforme.*

	Component I	**Component II**	**Component III**
δ^{15}N L Tt	0.71	-0.10	0.61
N L Tt	**0.95**	0.22	0.04
δ^{13}C L Tt	-0.75	0.20	0.01
C L Tt	-0.49	-0.24	0.39
C/N L Tt	**-0.90**	-0.27	0.05
P L Tt	0.79	-0.41	0.16
Cr L Tt	0.39	-0.17	-0.39
Mn L Tt	0.65	0.15	0.68
Fe L Tt	0.35	0.28	0.43
Ni L Tt	0.24	-0.36	0.40
Cu L Tt	0.16	-0.55	0.20
Zn L Tt	**0.88**	-0.10	0.21
Cd L Tt	0.75	-0.06	0.39
Pb L Tt	**0.89**	0.11	0.14
δ^{15}N R Tt	0.75	0.16	0.50
N R Tt	0.56	0.76	0.02
δ^{13}C R Tt	-0.78	0.33	-0.10
C R Tt	-0.34	0.16	-0.16
C/N R Tt	-0.68	-0.47	-0.23
P R Tt	0.12	0.74	0.19
Cr R Tt	0.36	-0.66	-0.42
Mn R Tt	0.43	0.12	0.74
Fe R Tt	-0.09	0.13	0.52
Ni R Tt	0.35	-0.09	0.46
Cu R Tt	0.10	0.55	0.14
Zn R Tt	0.29	0.18	0.55
Cd R Tt	-0.12	0.46	0.48
Pb R Tt	-0.04	-0.35	-0.03
Biomass L Tt	-0.45	-0.00	0.40
Fragmentation	0.33	0.57	-0.61
Tt density	-0.74	-0.37	0.34
Sf density	-0.10	0.78	-0.45
Seagrass cover	**-0.85**	0.08	0.25
Tt relative cover	-0.58	-0.37	0.70
Sf relative cover	0.42	0.52	-0.64
Grazing marks L Tt	-0.72	0.47	0.42
Necrosis L Tt	-0.73	0.25	0.13
Canopy Tt	-0.28	0.81	0.09
Tt L area	-0.38	0.80	0.07
Tt L width	-0.49	0.66	0.18
Biomass epibiose L Tt	0.26	0.42	-0.17
Epibiose cover Tt	0.02	-0.53	-0.44
Shannon fauna	-0.44	-0.09	0.51
Fauna diversity	-0.54	-0.12	0.60

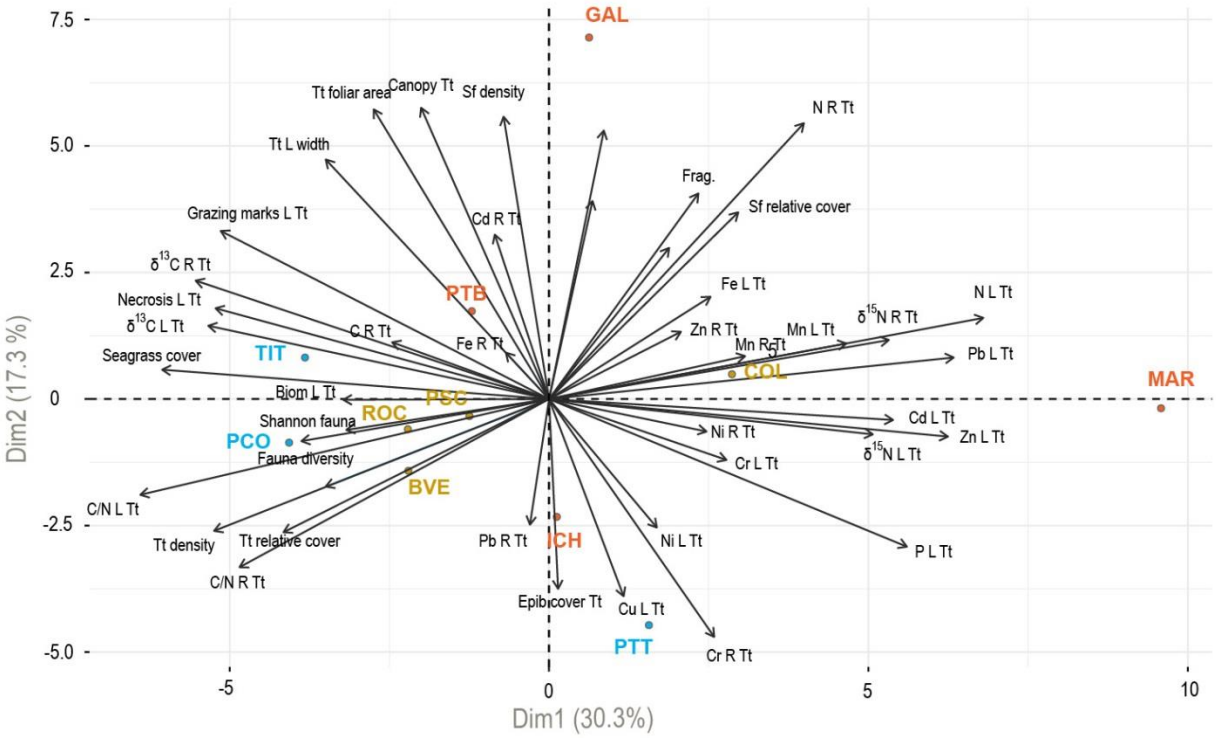


Figure S1. Biplot diagram combining the ordination plot of the sampling sites (the different colors correspond to the initial stations classification (potential anthropogenic pressures: low (blue), moderate (yellow) and high (red)) and loading factors of the 44 selected parameters from the first selection by ANOVAs analysis.

DOCTORAT SCIENCES BRETAGNE DE LA MER LOIRE ET DU LITTORAL

UBO Université de Bretagne Occidentale

Titre : Développement d'outils méthodologiques pour le suivi et l'évaluation de l'état de santé des herbiers d'outre-mer français et de leur environnement, dans un contexte de perturbations

Mots clés : Herbiers marins, indicateurs écologiques, relation pression-état, gestion, conservation, outre-mer français

Résumé : Les herbiers marins constituent des habitats remarquables et diversifiés des eaux côtières des territoires ultramarins français. Une meilleure compréhension de leur état écologique sous l'influence des perturbations multiples auxquels ils sont soumis est nécessaire pour répondre aux enjeux des politiques publiques environnementales s'appliquant à l'échelle de ces territoires. Divers paramètres représentant la plupart des compartiments biologiques, allant de la physiologie des phanérogames marines à l'écosystème ont été testés *in situ* dans des conditions environnementales contrastées. Ces expérimentations ont permis d'évaluer les relations pressions-état des herbiers de différents territoires dans les trois océans et de sélectionner les descripteurs les plus pertinents selon les principaux objectifs de gestion.

Sur la base des données collectées, une première version d'indicateurs intégrés combinant des indicateurs d'alerte précoce et de diagnostic (nutriments et certains métaux traces) et des paramètres de réponse à long terme (densité des plants et recouvrement) adaptés aux échelles de temps de la gestion ont été développés. Une première classification de l'état des herbiers étudiés est ainsi proposée. Ces outils intégrés devraient permettre de renforcer l'efficacité des mesures de gestion, tout en facilitant une mise en œuvre mutualisée des différentes politiques publiques. L'évaluation de l'état de santé des herbiers marins et de leur environnement est essentielle afin de déployer des mesures de gestion et de préservation appropriées pour améliorer de manière durable l'état et la résilience de cet écosystème menacé.

Title : Development of methodological tools for monitoring and assessing the health status of French overseas seagrass meadows and their environment, in a context of multiples disturbances

Keywords : Seagrass meadows, ecological indicators, pressure-impact relationship, ecological status, French overseas

Abstract : Seagrass meadows forms remarkable and diversified habitats in the coastal waters of the French overseas territories. A better understanding of their ecological status under multiple disturbances to which they are subjected is necessary to respond to environmental public policy issues applying to these territories. *In situ* experiments were conducted on the three oceans, in which parameters representing most biological compartments, ranging from the physiology of seagrass to the ecosystem, were tested under contrasting environmental conditions. These experiments lead to assess the pressure-state relationships of seagrass beds in different territories and to select the most relevant descriptors according to the main management objectives.

On the basis of the data collected, the first databases of integrated indicators combining early warning indicators (nutrients and trace metals) and long-term response parameters (plant density and cover) adapted to management time scales were developed. A first classification the health status of studied seagrass meadows is thus proposed. These integrated tools will make it possible to improve the effectiveness of the management of this threatened ecosystem, while facilitating the sharing of the implementation of the various public policies. The assessment of seagrass beds health status and their associated environment is essential to deployed appropriate management actions and improve ecosystem quality and long term resilience.