



HAL
open science

Dynamique et fonctionnement des herbiers marins dans un complexe récifal anthropisé (île de la Réunion, océan Indien)

Alexis Cuvillier

► **To cite this version:**

Alexis Cuvillier. Dynamique et fonctionnement des herbiers marins dans un complexe récifal anthropisé (île de la Réunion, océan Indien). *Ecologie, Environnement*. Université de la Réunion, 2016. Français. NNT : 2016LARE0037 . tel-01485579

HAL Id: tel-01485579

<https://theses.hal.science/tel-01485579>

Submitted on 9 Mar 2017

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.



THESE

Pour obtenir le grade de
DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE LA REUNION
U.F.R SCIENCES ET TECHNOLOGIES
UMR ENTROPIE 9920

Discipline : Ecologie Marine

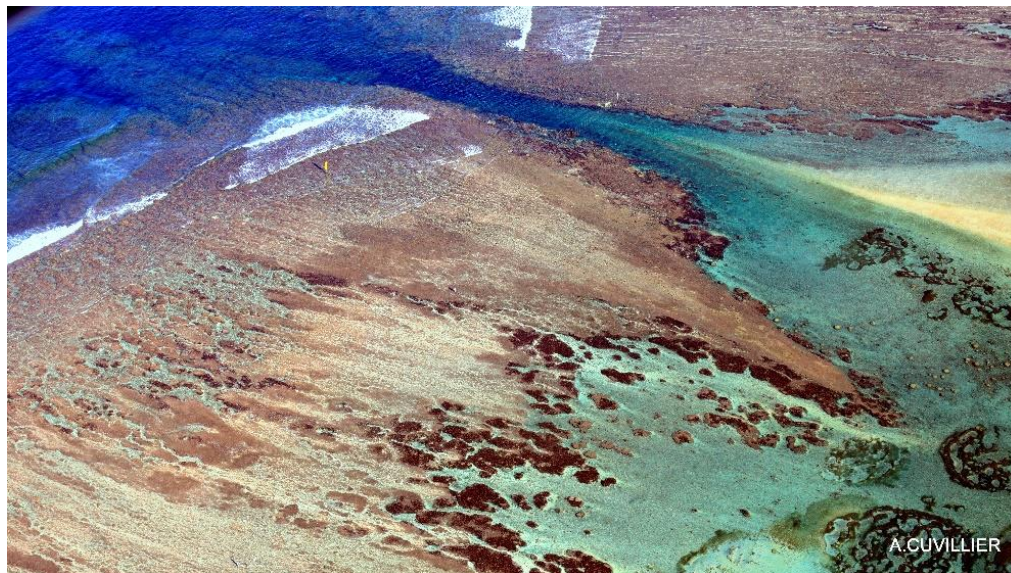
Présentée par

Alexis CUVILLIER

DYNAMIQUE ET FONCTIONNEMENT DES HERBIERS MARINS DANS UN COMPLEXE RECIFAL ANTHROPISE (ILE DE LA REUNION, OCEAN INDIEN)

Directeur et de thèse : **Pr Henrich BRUGGEMANN**

Co-encadrant de thèse : **Dr Patrick FROUIN**



Soutenue le **1 Décembre 2016** à l'Université de La Réunion devant la commission d'examen composée de :

Pr. Lionel DENIS

Université de Lille 1

Rapporteur

Dr. Mathew VANDERKLIFT

CSIRO Oceans & Atmosphere Flagship

Rapporteur

Dr. Pascale CUET

Université de La Réunion

Examinatrice

Dr. Katia BALLORAIN

Agence des aires marines protégées

Examinatrice

Dr. Patrick FROUIN

Université de La Réunion

Co-encadrant

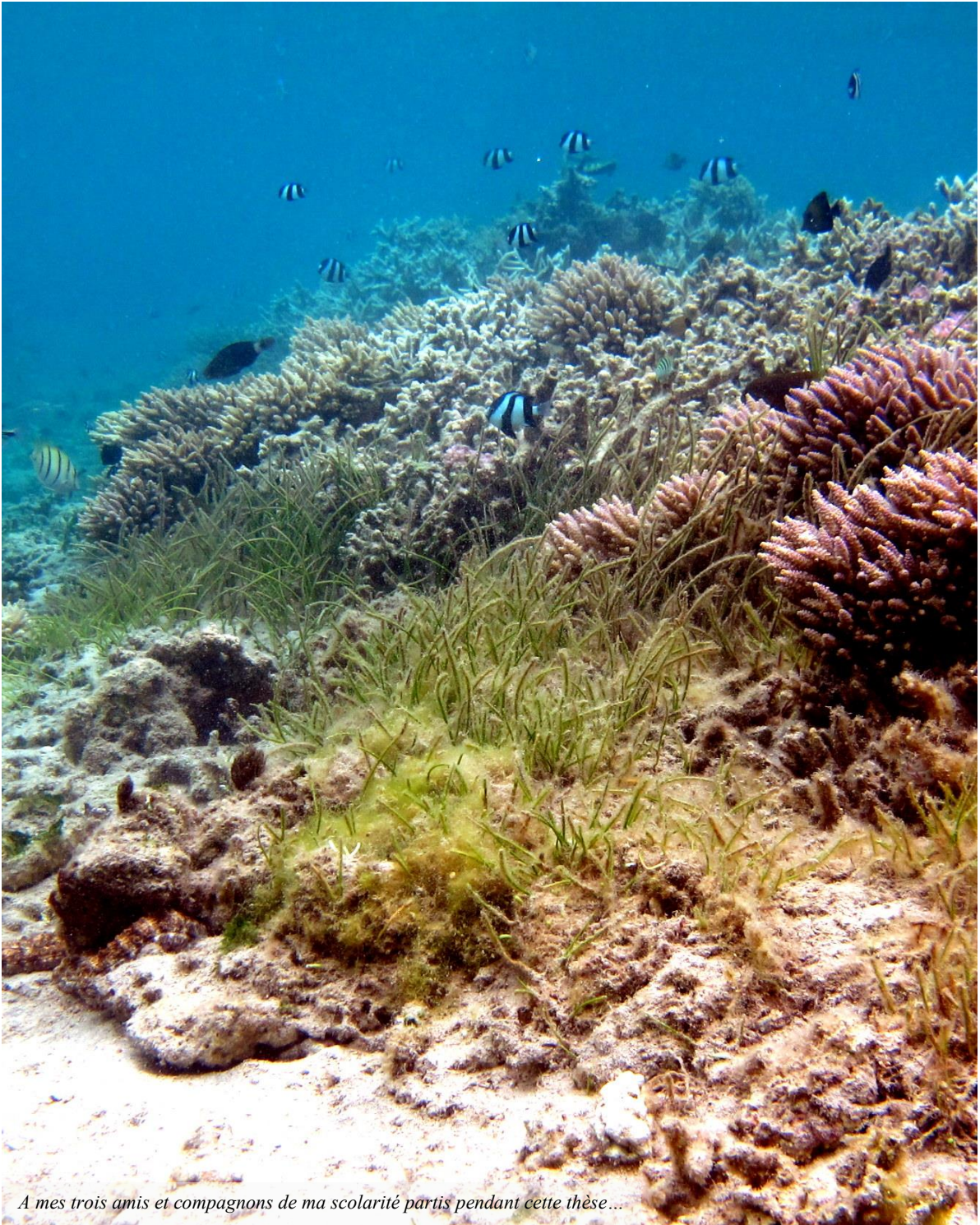
Pr. Henrich BRUGGEMANN

Université de La Réunion

Directeur de thèse

Liste des collaborateurs de ce travail





« Mauvais est celui qui se repose, quand il doit urgemment faire quelque chose »

Puissent ces modestes travaux contribuer, à leurs niveaux, à la considération des herbiers à leur juste valeur ainsi qu'à la protection nécessaire des espaces naturels et des espèces au travers d'une meilleure prise en compte de la place de ceux-ci dans les enjeux écologiques et sociétaux.

Avant-Propos

Alors que les herbiers marins n'ont été pris en compte par la communauté scientifique que relativement récemment, les algues ont quant à elles eu une histoire scientifique beaucoup plus longue, avec des études menées dès le XVIII^{ème} siècle. Il est vrai qu'Aristote (IV^{ème} siècle av J.-C) décrivait des graines de *Posidonia oceanica* et que bien plus tard, Carl von Linné distinguait deux espèces de phanérogames marines : *Zostera marina* (1753) et *Zostera oceanica* (1757). Néanmoins, les descriptions des herbiers marins restent très succinctes. Seul, le grand-père de Charles Darwin, Erasmus Darwin, écrivait à propos de *Zostera*, dans son livre « Botanic Garden » partie V :

“ Stretch'd on her mossy couch, in trackless deeps, Queen of the coral groves, Zostera sleeps; The silvery sea-weed matted round her bed, And distant surges murmuring o'er her head.”

Les pionniers dans l'étude de la biologie des herbiers sont arrivés dans la seconde partie du XIX^{ème} siècle avec P. Ascherson, puis avec C.H. Ostenfeld et W.A. Setchell au début du XX^{ème} siècle. Malgré une pandémie en Atlantique Nord, qui assura le déclin des herbiers marins dans les années 1930 ainsi que l'ensemble de leurs fonctions écosystémiques, il aura fallu attendre l'apparition du livre « Seagrass of the World » écrit par C. den Hartog en 1970 pour voir apparaître les premiers éléments taxinomiques des herbiers marins qui n'avait jamais été inclus dans la systématique du monde végétal élaborée un siècle auparavant. Ce fut donc une période cruciale, couplée à l'arrivée des nouvelles techniques de plongée sous-marine qui a permis de mettre à la lumière les rôles majeurs des herbiers marins dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers du monde entier (excepté l'Antarctique). Le besoin actuel d'accroître la connaissance sur les herbiers marins devient urgent pour faire face à la perte accélérée de cet habitat exceptionnel fortement influencé par la rapide urbanisation de la zone côtière.

Liste des productions scientifiques

Articles produits et acceptés dans le cadre de cette thèse

Cuvillier A, Hoarau L, Frouin P, Bruggemann H, Letourneur Y (2015) Seagrass beds as feeding territory for farming *Stegastes* spp.(Pomacentridae). *Marine Biodiversity*, 1-2.

Cuvillier A, Villeneuve N, Cordier E, Kolasinski J, Maurel L, Farnier N, Frouin P (2016) Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci*:In press

Frouin P, A Cuvillier (2016) Herbiers de La Réunion. *Feuille Marine actualités 2013-2015 des herbiers d'outre-mer*, 18-19

Articles produits et soumis dans le cadre de cette thèse

Cuvillier A, Cuet P, Gagon MS, Bureau S, Chiroleu F, Frouin P (soumis) Responses of seagrass communities (*Syringodium isoetifolium*) to eutrophication in tropical environment. *Estuaries and Coast*

Cuvillier A, Kolansinski J, Cuet P, Rungassamy T, Hoarau L, Frouin P (soumis) Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) from a coral reef ecosystem. *Aquatic Botany*

Article en cours de préparation

Cuvillier A, Kolansinski J, Cuet P, Rungassamy T, Frouin P, Henrich Bruggemann (en preparation) Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions.

Présentations orales

Cuvillier A, Hily C, Villeneuve N, Frouin P (2013) Herbier marins de La Réunion : dynamique et fonctionnement dans un contexte anthropisé. *BIOECOTROP*. Octobre 2013.

Cuvillier A, Hily C, Villeneuve N, Frouin P (2013) Dynamics of monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) in anthropogenic context, reunion island. 8th WIOMSA Scientific Symposium, Novembre 2013, Unversidade Eduardo Mondlane, Maputo, Mozambique.

Cuvillier A, Hily C, Villeneuve N, Frouin P (2014) Dynamique des herbiers monospécifiques à *Syringodium isoetifolium* dans un contexte anthropisé sur l'île de La Réunion. *Journée des doctorants en écologie marine*. Mai 2014.

Cuvillier A, Cuet P, Kolasinski J, Frouin P (2015) Fonctionnement des herbiers monospécifiques à *Syringodium isoetifolium* dans un contexte anthropisé. *Journée des doctorants en écologie marine*. Mai 2015.

Vulgarisations scientifiques

Cuvillier A, Hily C, Frouin P (2012) Etude sur les herbiers marins de la Réunion. Forum des jeunes chercheurs. Mai 2012. *prix de la meilleure présentation scientifique

Fêtes de la science (2012, 2013, 2014) Stand sur la valorisation de la recherche en écologie marine, Université de La Réunion.

Rencontre en école primaire (2014), Découverte de la faune et de la flore en zone tropicale marine. Ecole primaire Sacré Cœur Saint Paul, Novembre 2014, Mouvaux, France.

Poster : Cuvillier A., Bédier A, Jaquemet S (2013) Les herbiers réunionnais. Fête de la science, Novembre 2013, Université de La Réunion.

Poster : Cuvillier A. (2014) Herbiers marins de La Réunion: Fonctionnement et dynamique dans un contexte anthropisé. Doctoriales 2014, Université de La Réunion.

Film scientifique : Cuvillier A., Gabon MS (2015) Productivité des herbiers marins de La Réunion participation au film documentaire Aires Marine protégés (prod. WWF/Université de La Réunion). 58'. 2015.

Article de presse issu d'une interview

« **Les herbiers à l'étude** » article paru dans le Quotidien, 10 Novembre 2013 (annexe 6)

Rapports des stagiaires co-encadrés pendant la thèse

Farnier N, (2013) Dynamique, structure et communautés associées dans l'herbier marin à *Syringodium isoetifolium* du complexe récifal de l'Ermitage / La Saline, île de La Réunion. Mémoire de master 2, Master BEST, Université de La Réunion, 2013. 37p+ annexes.

Gabon M, (2014) Production d'un herbier marin tropical à *Syringodium isoetifolium* soumis à enrichissement nutritif (Réunion, océan Indien). Mémoire de master 2, Master SML université de Bretagne occidentale. 22p.

Bouloche-Sabine H, Gauthier J, (2014) Caractérisation d'herbiers marins monospécifiques à *Syringodium isoetifolium* et des communautés associées au sein du complexe récifal de l'ermitage / la saline, île de la réunion. Mémoire de master 1, Master BEST, Université de La Réunion

Goron M, Charpentier A, (2014) Etude de l'écologie trophique des communautés ichthyologiques herbivores associées aux herbiers marins à *Syringodium isoetifolium* au sein du complexe récifal de Saint-Gilles / La Saline, île de La Réunion. Mémoire de master 1, Master BEST, Université de La Réunion

Remerciements



Mes remerciements s'adressent en premier lieu à l'UMR ENTROPIE et l'Université de La Réunion pour m'avoir accueilli durant ces 4 années de thèses, en m'assurant un soutien logistique, administratif et bien sûr scientifique ainsi qu'un soutien financier et formateur pour ma dernière année où j'ai eu la possibilité d'être ATER. Pour cela, je tiens à remercier toutes les personnes ayant contribué à mes travaux de thèse.

Je tiens également à remercier **Mathieu Le Corre** directeur du laboratoire (ex ECOMAR) pour m'avoir accueilli et fait confiance pour mener jusqu'au bout cette thèse.

J'adresse ma grande gratitude à l'ensemble des membres du jury pour avoir accepté d'examiner ce travail : **Lionel Denis, Mat Vanderklift, Katia Ballorain, Pascale Cuet.**

Puis arrive **PEF**, eul Patron, eul big boss de cette thèse...

Merci de m'avoir fait confiance...deux ans de suite pour obtenir cette bourse région...puis les fonds de fonctionnement...puis les autorisations de prélèvements... Il aura fallu bien batailler pour mener à bien ce projet et tu étais présent pour tout cela. Merci de ta persévérance et patience sur mes qualités orthographiques relativement houleuses si j'ose dire... Merci d'avoir été là, à mon écoute quand j'ai eu la succession de quelques obstacles morales, puis physiques... immobilisation d'une puis l'autres chevilles, puis après les ligaments croisés...et l'opération...et puis j'ai même décidé d'être Papa pendant la thèse et tu ne m'as pas laissé tomber, au contraire tu m'as encouragé. Bref tu étais là et c'était vraiment cool. Même si nos réunions commençaient et finissaient toujours en refaisant le monde, ou en parlant de moto, tout s'est bien déroulé. Merci de m'avoir un peu canalisé, car oui je serais parti vers un sixième ou septième axe si tu n'étais pas là. Bon...on en a quand même développé 4...Merci de m'avoir apporté ton expertise scientifique. Ta rigueur sur le terrain sur les données a été très formatrice pour moi. Bon heureusement, on a pas trop touché au formol...Tes qualités rédactionnelles et de synthèse s'ancrent doucement, mais sûrement en moi, car les débuts étaient très... comment dire... rocambolesques. Merci également de m'avoir permis de développer une grande autonomie (mise en place méthodologique, terrain, analyse). Bonne autonomie forcée, au vu de la charge de travail que tu avais, mais tu étais là pour me rebooster, ou recadrer au moment opportun. Bien sûr je n'oublie pas notre joli voyage au

Mozambique ou j'ai réalisé mon premier « talk » in English.. with a big french accent...J'espère sincèrement qu'on pourra continuer à bosser ensemble, car je pense qu'on est en formation toute notre vie et que j'ai encore à apprendre de toi sauf concernant les deadlines...^^

Je voulais également remercier **Pascale Cuet**. Vraiment merci Pascale, j'ai adoré bosser avec toi. J'ai beaucoup appris en travaillant avec toi : la rigueur du chimiste ! les qualités de « lave-vaisselle » du chimiste...ainsi que ta façon d'analyser et d'interpréter les données. J'ai découvert en détail, un nouveau domaine de l'écologie marine, et développé de nouvelles compétences grâce à toi. Merci beaucoup également pour ton soutien moral, tes encouragements quand l'énergie était un peu plus absente... J'ai encore beaucoup à apprendre, jeune chimiste en « herbe » que je suis...sans jeu de mots. Je me rappelle, m'être bien gratté la tête et dépoussiéré d'anciennes notions de chimie, quand tu m'expliquais certaines analyses, où d'avoir un peu « honte » quand cela faisait partie simplement de tes cours en master ...oups. Bon ça date quand même. Merci pour tout ce que tu as été pendant cette thèse.

On peut maintenant, en venir à **TATA JO** ! Je n'ai pas trop de mots pour décrire à quel point je te remercie. Depuis mon stade de bébé master 1 à la fin de mon doctorat, tu as toujours été là pour donner les bons conseils. Pour l'échantillonnage, pour les manip en labo, pour l'analyse et même l'écriture, Madame isotope stable Réunion, a été là pour moi. **Joanna Kolasinski**, sans toi et ton expérience sur le sujet, je ne serais pas allé très loin. Tu m'as même permis de faire LE déplacement de la thèse. Un séjour plus que sympa, à St Péteursbourg...oups non St Pit, in Florida, où malgré une masse de boulot, on a réussi à bien se marrer, avec la tata mobile (simpson's car). Les Américains sont bien sympathiques ! Ils manquent juste un peu d'expérience pour la bière... Merci pour tout ce que tu as donné comme énergie pour moi, je t'en serai toujours reconnaissant.

Merci à **Henrich Bruggemann**. Je te remercie beaucoup pour la prise en charge de la thèse sur les derniers mois (les moins faciles..). Même si la collaboration été déjà présente (sur l'axe poisson), tu as été d'un soutien, scientifique et amical qui est arrivé pile au bon moment pour finir correctement cette thèse. J'espère sincèrement pouvoir retravailler avec toi. D'ailleurs nous avons un joli article à finir, donc ça ne fait aucun doute. Ta vision globale et ta capacité à t'approprier mes résultats m'ont beaucoup apporté. Merci encore !

Je remercie tout particulièrement **Nicolas Villeneuve**, le non-biologiste de l'équipe sans qui la partie analyse spatiale ne se serait pas faite. Ton énergie et ton dynamisme on permis de faire de ce volet de la thèse le premier à avoir vu le jour. Tu m'as placé dans la situation la plus grisante de la thèse : à bord d'un ULM, fenêtre ouverte, la tête dans le vide avec mes jolies lunettes de piscine et un Canon 1D mark3 (juste ça.. \$\$\$...). Merci de m'avoir fait confiance.

J'ai également eu la chance de travailler avec **Emmanuel Cordier**, Mr Houle Réunion, le deuxième géologue de cette thèse. Merci Manu pour ton aide précieuse, avec le courantomètre, tes commentaires précis sur la dynamique sédimentaire, sur les données de houles...Puis également, pour les super moments passés ensemble, notamment cette traversée lyrique entre La Réunion et Maurice.

Je tiens sincèrement, à remercier **Ludovic Hoarau**. Ta passion pour l'écologie marine, ta façon de te mettre à fond dans ce que tu fais, ta vision du monde récifal m'ont toujours impressionné. Merci pour les différents coups de main pendant la thèse : porter 50 litres d'eau de mer pour moi quand mon genou n'en était pas capable, le dynamisme que tu as eu sur notre premier ptit bébé (publication *Stegastes*...) et j'en passe... Merci Ludo !

Merci à **Laurence Maurel**, ton expérience SIG a été très précieuse pour moi. J'ai appris énormément grâce à toi sur le domaine. T'as un problème avec Qgis, tu vas voir Laurence Maurel, et c'est réglé. Merci de ton investissement pour la partie SIG de la thèse, mais également pour tous les bons moments passés pendant ton séjour au labo.

Je remercie également ma super équipe de stagiaires ! Sans je n'aurais jamais pu tout réaliser. Merci beaucoup à **Nicolas Farnier**, avec qui la thèse a décollé (premier échantillonnage, premier comptage...). On en aura comptées, lavées, séchées, carbonisées ses « brindilles » !! Et là, arrive **Marine Sarah**

Gabon ! Décollage du volet chimie de la thèse... que de souvenirs... ses journées et nuits passées dans l'eau sont gravées. Sans broncher et tout le temps avec le sourire, même si c'était pour filtrer, laver, ou échantillonner parfois à 22h, ou 4h du matin ou à 12h en plein cagnard sur la plage et même parfois sans avoir le temps de manger. Je retiens également ces petits moments sur la plage en attendant l'incubation puis sympa ! Je tiens également à remercier mes deux binômes de master 1 également (Hélène et Julien ; Antoine et Marc), qui ont fait du super boulot.

Je remercie toute l'équipe du laboratoire pour leur soutien pendant ces années où j'ai découvert bien plus que des collègues. Merci à toi, **Lionel Bigot** pour tes conseils avisés et ton soutien permanent, je me souviendrai toujours de notre sortie à deux pour récupérer les sondes, c'était épique, ton efficacité m'a toujours effaré... Merci à toi **Lucie Penin** (chti power !) pour ton écoute, tes conseils scientifiques et pédagogiques (vive les cours de zoologie !), ta confiance pour les plongées, sans oublier le séjour au Mozambique et notre réservation... (héhé), mais aussi pour les affaires de bébé et les conseils ! Merci à toi, **Hélène Magalon** pour tous ces moments passés à discuter de tout et rien dans la célèbre salle 20! Ton soutien, tes paroles qui ont permis de me booster. Tes conseils ont été précieux pour moi. Merci à toi, **Sophie Bureau** pour ton aide précieuse sur le terrain avec les super cloches, pour le régime « Case à pain » et d'avoir été patiente avec ma « façon » d'ordonner mon matériel... Merci à toi, **Gael Pothin**, le patron de R, pour ton aide statistique, et toutes les discussions que l'on a pu avoir autour d'un café, ou d'une (ou deux, ou trois) bière. Merci à vous, l'équipe hydraire **Nicole Gravier-Bonnet** et **Chloé Bourmaud** pour toutes les chouettes discussions que l'on a eues. Merci à toi **Mathieu Le Corre**, j'ai apprécié ton soutien et notre longue discussion qui a permis de soulever pas mal de points communs sur le déroulement de nos thèses respectives. Merci à toi **Audrey Jaeger**, on a bien rigolé avec les bébés L1 et ton écoute pendant les moments un peu plus durs. Un grand merci à toi, **Sébastien Jaquemet**, sans toi, je ne serais peut-être pas arrivé jusque-là. Tu m'as supporté deux ans de suite en tant que stagiaire, tu m'as soutenu et dirigé vers Patrick à la fin du stage pour obtenir cette thèse, tu m'as soutenu pour obtenir le poste d'ATER, je te suis vraiment reconnaissant, merci beaucoup Seb. Je tiens à te remercier également, **Chantal Conand** pour ton soutien, ton dynamisme et ta passion pour l'écologie marine m'a rapidement impressionné. Je retiens, nos super moments au Mozambique, nos discussions au sujet des genoux... quand on était tous les deux pas très vifs dans les déplacements. Merci à **Mireille Guillaume**, qui en sortie de master m'a permis de garder un pied au laboratoire. Je retiendrai, les sorties pour la ponte des coraux, le restaurant à la suite de notre sortie terrain avec Henrich, et la super rencontre avec **Mme Jay**, merci à toi.

Merci à toute l'équipe de thésards, postdocs et contractuels du laboratoire avec qui on a passé des moments mémorables.... Je ne peux pas tout relater..., ça risque de dépasser l'écriture de ce manuscrit. Merci à toi **Benoit** (eul Boubourse), **Virginie** (Vichnou Gégé...), **Clément** (Mr shark isotope, l'homme qui réfléchissait plus vite que son ombre), **la team génétique : Bautisse, Pauline, Agathe**, **la team corail : Florian, Simon**, **la team irradiée : Nicolas** (Mr Biodiversité), **Anne** (Miss eco-socio), **Myriam** (Miss playa – sable), **Antoine** (otolithman), **Antonin** (Sharkman), **Estelle** (Modelwoman).

Un spécial et profond merci à mon Ginoux (**Benoit Gineste**), eul boubourse du sud (La Lorraine...) avec qui j'ai partagé tellement de moments inoubliables, depuis mon arrivé à La Réunion en 2008. Bon courage chez les manchots de Kerguelen! Les mots me manquent pour décrire notre amitié... mais merci ! Ainsi qu'à **Virginie Plot** pour ces deux années de poses café, repas, ptits déj, soirée, longues discussions... Merci Vichnou !

Je remercie chaudement l'équipe pédagogique et membres du laboratoire PVBMT pour leur soutien durant mes premières expériences en tant qu'enseignant. Merci à toi **Maud Balland** ! J'admire ton dynamisme, ta pédagogie et ton implication pour les étudiants. Merci aussi à toi **Laurence Humeau**, pour ton aide dans les cours de biologie végétale, c'était sympa de bosser côte à côte. Merci à toi **Johanna Clemencet**, pour toutes ces discussions et aussi l'opportunité que tu nous donnes pour faire état de nos travaux de thèse publiquement. Merci à toi, **Hippolyte Kodja** pour notre collaboration pédagogique. Merci à toi, **Fabien Guérin**, pour les discussions moto – guitare et de nous avoir aidé avec

Patrick à refaire le monde pendant nos réunions. Mais aussi, merci pour la guitare, la veste de moto et le casque ! héhé.

Je tiens à remercier toute l'équipe de la **Réserve Naturelle Marine de La Réunion**, qui m'a toujours bien accueilli dans leurs locaux, et permis de réaliser mes enquêtes auprès des pêcheurs. Merci de votre confiance également pour les prélèvements réalisés lors de cette thèse. Un merci spécial à **Guillaume Nedellec** !

Je remercie également **Christian Hily** pour m'avoir permis de commencer cette thèse ainsi que pour les nombreux échanges skype en début de thèse. Mais aussi pour m'avoir accueilli au sein du LEMAR et chez toi également à BREST, une ville que je ne connaissais pas du tout. Merci pour ta sympathie et ton recul scientifique qui nous a apporté beaucoup.

Je voulais remercier également **Thierry Mulochau** et **Patrick Durville** qui m'ont beaucoup apporté lors de mon contrat à l'aquarium de La Réunion, notamment dans mes connaissances sur les espèces de poissons de La Réunion.

Merci à mon **kiné** et mon **chirurgien** pour la réparation de mon genou... bon je reviens bientôt...

Je tiens à finir ces remerciements avec la famille. Merci à vous mes parents, **Marielle et Fabrice Cuvillier** pour votre soutien et confiance durant toute ma scolarité. Je serai éternellement reconnaissant des efforts que vous avez fournis pour que j'atteigne de niveau d'étude. Mais également, merci d'avoir cru en moi quand je vous ai annoncé du jour au lendemain que je partais pour l'hémisphère sud, bien loin de notre charmante région, Le Nord. Sans oublié mes deux sœurs **Xaviéra et Clara** qui m'ont toujours soutenu et supporté...pendant toutes ces années !

De même je voulais remercier chaudement ma belle-famille, **Soka et Bénédicte, Cléa et Naéva Rungassamy** pour votre aide, votre extrême gentillesse et générosité. Nous sommes maintenant liés par Alban, et vous m'aurez sur le dos, un bout de temps.

Je voulais finir par mon plus grand soutien pendant cette thèse, **Tévamie Rungassamy**. Je voulais te remercier pour ... tout...Sans toi, je ne serais jamais arrivé là. Après une rencontre à la station de Wimereux en 2007, tu m'as redonné des objectifs et perspectives. Commenant par recenser la faune et la flore des plages de mon enfance, tu m'as permis d'aller prospecter ce dont j'avais toujours vu rêver et observer uniquement dans des documentaires : la faune et la flore marine tropicale. Aujourd'hui, j'en arrive à finir mon doctorat également grâce à toi, à ton courage et ton soutien. En effet, avoir un enfant avec un doctorant en fin de thèse ce n'est pas facile, facile...Merci pour tout Téva. J'arrête là, ça va devenir gênant. A nous, le futur !

Au risque de me répéter, et sans vouloir être insistant, merci donc à toutes les personnes qui ont partagé un peu ou beaucoup de cette aventure engagée depuis plusieurs années, et même bien avant le projet de thèse en lui-même.

Table des matières

Liste des Listes des productions scientifiques.....	v
Liste des figures.....	xiv
Liste des tableaux.....	xxi
Introduction générale.....	1

PARTIE I : Etat des connaissances et perceptions des herbiers marins de La Réunion

CHAPITRE 1: Les herbiers marins	10
1. Généralités	11
2. Adaptations à la vie marine.....	15
2.1 Généralités.....	15
2.2 Morphologie et anatomie de l'appareil végétatif.....	16
2.2.1 Les racines.....	16
2.2.2 Les rhizomes.....	17
2.2.3 La feuille.....	18
2.2.4 La gaine basale	19
2.3 Morphologie et anatomie de l'appareil reproducteur : les fleurs.....	20
3. Conclusion.....	21
4. Liste d'informations intéressantes sur les herbiers marins	22
CHAPITRE 2: Présentation de la zone d'étude	25
1. La Réunion.....	26
1.1 Contexte géographique et géologique	26
1.2 Les facteurs climatiques	27
1.2.1 Les vents.....	27
1.2.2 La température de l'air	28
1.2.3 Pluviométrie et hydrographie	29
1.3 Les facteurs océaniques.....	30
1.3.1 Les marées.....	30
1.3.2 Houles.....	30
1.3.3 Les courants.....	31
1.3.4 La température et salinité des eaux de surface	32
2. Les récifs coralliens de La Réunion	34
3. Sites d'études	36
3.1 Le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline.....	36
3.1.1 MNS	39
3.1.2 PAS.....	40
3.1.3 PLA	42

4. Les herbiers marins de La Réunion.....	43
4.1 <i>Syringodium isoetifolium</i>	45
4.1.1 Généralités.....	45
4.1.2 Morphologie de <i>S. isoetifolium</i>	46
4.1.3 Anatomie de <i>S. isoetifolium</i>	46
4.1.4 Reproduction de <i>S. isoetifolium</i>	48
4.1.5 Propriétés physiques de <i>S. isoetifolium</i>	49
4.1.6 Généralité sur la croissance et productivité de <i>S. isoetifolium</i>	49

CHAPITRE 3: Etude éco-sociologique des herbiers marins à La Réunion, Océan Indien **53**

1. Introduction	54
2. Matériels et méthodes	56
3. Résultat et discussion	56
3.1 Les Hôtels.....	56
3.2 Les restaurants et boutiques de plage	57
3.3 Les gestionnaires de l'environnement.....	58
3.4 Les touristes.....	58
3.5 Les résidents	59
3.6 Les pêcheurs	60
4. Conclusion.....	62

PARTIE II : Dynamique spatiale des herbiers à La Réunion

CHAPITRE 4: Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean) **65**

1. Introduction	67
2. Materials and methods.....	68
2.1 Study area.....	68
2.2 Seagrass seascape mapping	70
2.2.1 Long term analysis	70
2.2.2 Short term analysis	71
2.3 Data analysis	71
2.3.1 Seascape metrics.....	71
2.3.2 Environmental data.....	71
3. Results	72
3.1 Seagrass dynamics.....	72
3.1.1 Decadal variability	72
3.1.2 Seasonal variability	74
3.2 Environmental features.....	77
3.2.1 Spatial variation of the reef structure	77
3.2.2 Hydrodynamics features.....	77
4. Discussion	78
4.1 Physical factors.....	79
4.2 Biotic factors	81
4.3 Anthropogenic factors	82
5. Conclusion.....	83

PARTIE III : Productivité et Eutrophisation

CHAPITRE 5: Responses of seagrass communities (*Syringodium isoetifolium*) to eutrophication in tropical environment **93**

1. Introduction	95
2. Materials and Methods	96
2.1 Study site	96
2.2 Experimental design	97
2.3 Chemical and analytical analyses	99
2.4 Data analyses	99
3. Results	102
3.1 Experiments under natural conditions	102
3.1.1 Environmental factors	102
3.1.2 Oxygen and carbon fluxes	103
3.1.3 Net nutrient fluxes	106
3.2 Response to nutrient input	107
3.2.1 Nutrient uptake rates	107
3.2.2 Oxygen net production	108
4. Discussion	109
4.1 Links between oxygen and carbon production	110
4.2 Temporal variability in net production	110
4.3 Gross production	111
4.4 Response to nutrient enrichment at PAS site	111
4.5 Nutrient uptake kinetics and fluxes	112

CHAPITRE 6 : Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) from a coral reef ecosystem **121**

1. Introduction	123
2. Materials and Methods	125
2.1 Study site	125
2.2 Sample processing	126
2.2.1 Sample collection	126
2.2.2 Isotope analysis	127
2.3 Data analysis	127
3. Results	128
3.1 Spatial and temporal variability	128
3.1.1 Spatial variability	128
3.1.2 Seasonal variability	132
4. Discussion	132
4.1 Spatial variation	132
4.2 Seasonal variability	135
5. Conclusion	136

PARTIE III : Rôles trophiques des herbiers marins de La

Réunion

CHAPITRE 7: Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions **145**

1. Introduction	147
2. Materials and Methods	149
2.1 Study sites	149
2.2 Sampling and sample processing	150
2.2.1 Sample collection	150
2.2.2 Isotope analysis	151
2.3 Data analysis	152
3. Results	153
3.1 Structure of seagrass beds	153
3.2 Structure of associated communities	154
3.2.1 Echinoderms	154
3.2.2 Fishes	155
3.3 Trophic network analysis	156
3.3.1 General pattern	156
3.3.2 SIA of food sources and consumers	157
3.3.2.1 Holothuria leucospilota	157
3.3.2.2 Fishes	158
4. Discussion	160
4.1 Echinoderm community	160
4.2 Fish community	163
5. Conclusion	166

CHAPITRE 8: Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions.....**173**

DISCUSSION GENERALE **180**

1. Un système stable ou perturbé ? Causes et conséquences	181
1.1 Un écosystème stable?.....	181
1.2 Un écosystème perturbé	182
2. Un écosystème primordial pour le récif réunionnais	187
2.1 Un rôle important dans les processus sédimentaires	188
2.2 Un rôle dans la chimie des eaux récifales	190
2.2.1 Face à l'eutrophisation	190
2.2.2 Oxygénation du milieu	191
2.2.3 Favorisation de la calcification.....	191
2.2.4 Propriétés antibactériennes	192
2.3 Rôle biologique	193
2.3.1 Les herbiers comme source alimentaire	193
2.3.2 Les épiphytes comme source alimentaire majeure	195
2.3.3 La matière organique fixée par les épiphytes comme source d'alimentation.....	196
2.3.4 Les herbiers comme zone de nourricerie et de prédation	196
3. Conclusion	198

Liste des Figures

Introduction générale

Figure 1.1. Illustration des mécanismes de réaction et correction d'un écosystème face à des perturbations.....2

Chapitre 1 : Les herbiers marins

Figure 1.1 Illustration de la classification des angiospermes marines (familles en bleu, genres en noir).....12

Figure 1.2 Distribution globale des herbiers marins représentée en vert (données issus de 2005 UNEP-WCMC) ainsi que la diversité sous 5 classes représentées par des nuances de vert (Short et al. 2007).13

Figure 1.3 Gammarens s'alimentant sur un grain de pollen ou le mucilage d'une fleur mâle de *Thalassia testudinum* pendant la nuit Photo: Brigitta I. van Tussenbroek (Van Tussenbroek et al. 2012; lien internet n°1).....14

Figure 1.4 Illustration du piégeage des sédiments et réduction de l'hydrodynamisme dans un herbier.....14

Figure 1.5 Illustration de la morphologie générale chez les herbiers marins ; exemple de 3 espèces (*Thalassodendron ciliatum* ; *Halophila spinulosa* ; *Halodule uninervis*).....15

Figure. 1.6 Anatomie générale de la racine des herbiers marins (images modifiées issues de Larkum et al. 2006).....16

Figure 1.7 Anatomie générale d'un rhizome chez les phanérogames marines (réalisée d'après Larkum et al. (2006)).....18

Figure 1.8 Anatomie d'une feuille, exemple d'une feuille tubulaire de l'espèce *Syringodium isoetifolium*. Représentation d'un sept (zone frontalière).....19

Figure 1.9 Illustration de fleurs ou fruits de 5 espèces de phanérogames marines (source : google image).....21

Chapitre 2 : Présentation de la zone d'étude

Figure 2.1. Localisation de La Réunion dans l'ouest de l'océan Indien.....26

Figure 2.2. Les différents régimes de vents à La Réunion (d'après Gabrié et Montaggioni, 1986).....27

Figure 2.3. Illustration des températures annuelles moyennes sur La Réunion (source Météo France).....28

Figure 2.4. Évolution de la température moyenne de l'air de 1988 à 2014 sur la station de Pointe trois bassins.....28

Figure 2.5. Pluviométrie annuelle sur La Réunion entre 1981 et 2010 (source Météo France).....29

Figure 2.6. Évolution de la pluviométrie mensuelle entre 2000 et 2015 sur la station Pointe trois bassins.....29

Figure 2.7. Régimes de houle sur l'île de La Réunion (d'après Troadec, 1991).....31

Figure 2.8. Vitesse des courants autour de La Réunion (modèle HYDRORUN, maille de 100 m).....	31
Figure 2.9. Évolution des températures de surface (modélisées de 2006) entre l’hiver austral (a) et l’été austral (b) aux alentours de La Réunion (réalisée d’après les données d’HYDRORUN).....	33
Figure 2.10. Localisation des récifs coralliens sur le littoral ouest de l’île de La Réunion ; a : le complexe récifal de l’Ermitage / La Saline, b : Saint Leu, c : Etang Salé et d : Saint Pierre.....	34
Figure 2.11. Vue aérienne du complexe récifal de L’Ermitage / La Saline. Localisation des influences hydrologiques (google earth).....	35
Figure 2.12. Représentation et illustration de la géomorphologie du complexe récifal de l’Ermitage / La Saline. (D’après ETIC 2005).....	36
Figure 2.13. Carte de la localisation des trois sites d’étude : MNS, PAS et PLA (en gras) ainsi que des sites d’étude suivis historiquement par le laboratoire (mise à jour).....	37
Figure 2.14. Localisation et illustration du site MNS ; A : localisation sur le complexe récifal de l’Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d’arrière récif) ; C : orthophotographie (janvier 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D : émergence des herbiers à marée basse ; E : limite d’herbier « progressive » ; F : limite d’herbier « érosive ».....	38
Figure 2.15. Localisation et illustration du site MNS ; A : localisation sur le complexe récifal de l’Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d’arrière récif) ; C : orthophotographie (janvier 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D : photo aérienne (janvier 2015), observation du champ de <i>Porites lutea</i> , des zones d’herbier au centre et de l’exutoire de la ravine ; E : observation de <i>Chelonia midas</i>	40
Figure 2.16. Localisation et illustration du site Planch’alézé ; A : localisation sur le complexe récifal de l’Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d’arrière récif) ; C : orthophotographie (Aout 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D et E : illustration des zones de front herbier/corail ; F : bloom de cyanobactéries sur les herbiers en été austral ; G : effet de l’émergence et de la dissection durant les marées de vives eaux sur les herbiers.....	42
Figure 2.17. Carte du zonage de la Réserve Marine de La Réunion (http://www.reservemarinereunion.fr).....	44
Figure 2.18 Distribution spatiale de l’espèce <i>Syringodium isoetifolium</i> (Short et al. 2010).....	45
Figure 2.19 Description morphologique de <i>Syringodium isoetifolium</i> . Modifié d’après Chartrand et al. 2009.....	46
Figure 2.20. Anatomie et structure de la feuille de <i>Syringodium isoetifolium</i> en coupe transversale colorée au carmin-vert de Mirande (a) et coupe longitudinale (b).....	47
Figure 2.21 Anatomie et ultrastructure des racines de <i>Syringodium isoetifolium</i> . L’épiderme (E) et cellules exodermiques (Ex) sont lignifiés; cellule du parenchyme cortical (C). Echelle =10µm. (tirée de (Larkum et al. 2006 - chapter 3).....	47
Figure 2.22. Anatomie du rhizome de <i>Syringodium isoetifolium</i> en coupe transversale et colorée en Carmin-Vert de Mirande.....	48

Figure 2.23 Illustration de l'organe reproducteur femelle chez *Syringodium isoetifolium*. *a* : inflorescence femelle ; *b* : 2 ovaires distincts qui se terminent par un simple style ; *c* : les ovaires se développent en fruits indéhiscent (photo de Clores, M. A. and Ago 2013)**49**

Figure 2.24 Schéma des mouvements des gazes dans les tissus photosynthétiques de la feuille de *Syringodium isoetifolium*. Modifié de Larkum et al. (2006).....**50**

Chapitre 3: Etude eco-sociologique des herbiers marins à La Réunion, Océan Indien

Figure 3.1. Schéma des principaux services des herbiers marins (modifiée d'après Charbonnel et al. (2000)).....**55**

Figure 3.2. Distribution des pratiques de pêche principales sur 20 pêcheurs de la RNMR.....**60**

Figure 3.3. Illustration d'activité nautique (ski nautique) au sein du complexe récifal de La Saline...**61**

Chapitre 4: Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean)

Figure 4.1. Location of study sites and considered scales. Reunion Island (a), Ermitage / La Saline reef (b), study site (c) (MNS = North side; PAS = Pass of l'Ermitage; PLA = Planch'alizés) . Illustration of scales related to seagrass ecosystem (d: SG = seagrass; BR= back-reef, IF= inner flat; e; f *Syringodium isoetifolium*).....**69**

Figure 4.2. Historical timeline of seagrass beds coverage and environmental features over 65 years, a: Evolution of seagrass coverage (TA); b: key events on the West coast of Reunion Island (¹ no data, describe as tidal waves; ² Hs = 5 m and t = 20 s for 6 hours; ³ Hs = 6 m t = 22 s for 3 days; ⁴ Hs = 5 m and t = 21 s for 2 days; ⁵ Hs = 6 m and t = 20 s for 4 hours; ⁶ 6 m with 22s for 2 days); c: Environmental features : grade 5 cyclone on the Saffir–Simpson hurricane scale (black vertical bars), extreme austral swell (grey vertical bars), human demography over the watershed (dotted line); nitrate load (dashed line).....**73**

Figure 4.3. Seagrass seascape pattern at seasonal scale, during a “crisis event” (summer 2014-winter 2014). Seagrasses in black; Back reef in light-grey; Inner reef flat in dark-grey; Beach in white.....**75**

Figure 4.4. Seagrass seascape metrics over 5 consecutive seasons; a: Total coverage area (TA) b: number of patches (NP); c: Fragmentation Index (FI); d: Aggregation Index (AI) e: Mean patch area (MPA); f: Coefficient of variation of patch area (CVPA); g: Number of holes (NH); h: Landscape Shape Index (LSI) for the three sites, MNS in dark rhomb; PAS grey square, PLA in light grey triangle.....**76**

Figure 4.5. Reef structure fluctuations: percentage coverage from 1950 to 2014 (Back reef (BR) in grey, inner-reef flat (IF) in black).....**77**

Chapitre 5: Responses of seagrass communities (*Syringodium isoetifolium*) to eutrophication in tropical environment

- Figure 5.1.** Location of the study sites (MNS and PAS) along the Ermitage/La Saline reef at Reunion Island (black = seagrass beds; grey= fringing reef).....**97**
- Figure 5.2.** Experimental chambers for production and nutrient fluxes assessment (1 - acrylic hemisphere; 2 - PVC base; 3 - flowmeter - 4 Gusher galley pump and 12V power supply; 5 - multiparameter probe (YSI 6920); 6 - valve for water sampling).....**97**
- Figure 5.3.** Method to estimate the average, standard deviation and confidence interval (95%) for each metabolic parameter (Pn, Pg and R).....**101**
- Figure 5.4.** Mean daily evolution of irradiance (PAR) at both sites.....**103**
- Figure 5.5.** Relationship between irradiance and net production (oxygen: open circle and carbon: close circle); each graph corresponds to one replicate, under natural conditions.....**103**
- Figure 5.6.** Relationship between irradiance and net production at each site; **a**: oxygen net production and **b**: carbon net production, with confidence interval at 95% (dotted line).....**104**
- Figure 5.7.** Relationship between net oxygen ($\text{mmolO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) and carbon ($\text{mmolC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) production (pooled data from PAS and MNS).....**106**
- Figure 5.8.** Mean uptake rate of nitrate (a) and phosphate (b) as a function of mean concentration during the incubations (crosses = MNS; circles = PAS). For clarity, results from the five successive (1-hour nutrient enrichment) experiments performed inside each of the benthic chambers were averaged (\pm SE), but curves were fitted on raw global data.....**107**
- Figure 5.9.** Oxygen net production as a function of irradiance at PAS and MNS sites under nutrient-enriched conditions. Enrichment levels are defined in table 1.....**108**

Chapitre 6: Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) from a coral reef ecosystem

- Figure 6.1.** Location of Reunion Island and Ermitage / La Saline reef and study sites (MNS = North side; PAS = Pass of l'Ermitage and PLA = Planch'alizés) and stations (DS = Downstream; CE = Center; UP = Upstream (SG = seagrass patch; BR= back-reef, IF= inner flat).....**125**
- Figure 6.2.** Stable isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, mean \pm SE) of reef POM (circle), SOM (square), Seagrass above-ground part (triangle) and below-ground part (diamond) and site (Black: PAS, open: MNS and grey: PLA). Riverine POM (black grey) and Oceanic (open grey).....**128**
- Figure 6.3.** *Syringodium isoetifolium*: spatial variation of isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of above-ground (a) and below-ground (b) parts at each study site. Convex hull confidence level = 95 %.....**129**

Figure 6.4. Spatial variation in POM, SOM and seagrass (AP: triangle and BP: diamond) isotope mean (\pm SE) values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) between station (DS: down stream, CE: center; US: upstream) at each site (red: PAS, blue: MNS and green: PLA).....130

Figure 6.5. Seasonal variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for POM (circle), SOM (square) and seagrasses (AP = triangle and BP = diamond) on the three sampling sites (MNS; PAS and PLA). S14 = summer 2014; W14 = winter 2014 and W13 = winter 2013. (Confidence level of convex hull = 95 %).....131

Chapitre7: Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions

Figure 7.1. Location of Reunion Island and Ermitage / La Saline reef, study site (MNS = North side; PAS = Ermitage pass; PLA = Planch' Alizés).....149

Figure 7.2. Mean biomass of above ground part (A) and below ground part (B), density (C), vertical rhizome size (D), Canopy height (E) and mean epiphyte biomass by surface of leaves (F) at the three sites (MNS, PAS and PLA) and two seasons (winter 2013 and summer 2014).....153

Figure 7.3. Analysis of the echinoderm community structure on the 3 sites (MNS, PAS and PLA). Result of cluster (A), non-metric multi-dimensional scaling analysis (B) with stress = 0.1 (N = 9 by site) and percentage of abundance (C) on 11 species (HAT *Holothuria atra*, HLE *Holothuria leucospilota*, AEC *Actinopyga echinites*, SMA *Synapta maculata*, SCH *Stichopus chloronotus*, HCI *Holothuria cinerascens*, HFU *Holothuria fuscocinerea*, HNO *Holothuria nobilis*, TGR *Tripneustes gratilla*, EMA *Echinometra mattei*, AMA *Actinopyga mauritiana*.). ANOSIM was performed on abundance data (statistical difference between groups a, b and c).....154

Figure 7.4. Analysis of the fish community structure at the study sites MNS, PAS and PLA. Result of cluster analysis (A), non-metric multi-dimensional scaling with overlay of clusters defined by 50 % similarity (B), and percentage of abundance (C). ANOSIM was performed on abundance data (statistical difference between groups a, b, c and d).....155

Figure 7.5. Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (\pm SE) of the different primary producers and consumers in seagrass ecosystem.....156

Figure 7.6. Spatial variability of seagrass beds ecosystem components SOM, POM, *S. isoetifolium* leaves, cyanobacteria and *H. leucospilota*. All data (plot and confidence level of convex hull = 95 %) and average (\pm SE) by site are represented.....157

Figure 7.7. Plot of the three-sources mixing model applied at each site on *Holothuria leucospilota*....158

Figure 7.8. Stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of fishes associated to *Syringodium isoetifolium* meadows: *Leptoscarus vaigiensis*, *Siganus sutor*, Acanthuridae (*Acanthurus nigrofuscus*, *Ctenochaetus striatus* 2, *Naso unicornis*) and other potential food sources: Heterokontophyta, Rhodophyta, Chlorophyta and epiphytes at PAS site. Convex hull confidence level = 95 %.....158

Figure 7.9. Plot of the three source mixing model at each site on Acanthuridae, <i>S. sutor</i> and <i>L. vaigiensis</i> (SGR = seagrasses leaves; EPI = epiphytes; MAL = macroalgae).....	159
Figure 7.10. Relationship between standard length (STDL) and bodymass for <i>Leptoscarus vaigiensis</i>	159
Figure 7.11. <i>Synapta maculata</i> feeding from seagrass leaves.....	161
Figure 7.12. Aggregation and feeding behavior of <i>Holothuria leucospilota</i> within seagrass beds (MNS site).....	162
Figure 7.13. Illustrations of <i>S. sutor</i> (post-adult; A) and <i>L. vaigiensis</i> (B) within seagrass (PAS site) at night.....	165

Chapitre 8: Seagrass beds as feeding territory for farming *Stegastes* spp. (Pomacentridae)

Figure 8.1. Territorial damselfishes in <i>Syringodium isoetifolium</i> seagrass beds at Reunion Island reefs. a <i>Stegastes limbatus</i> b <i>S. nigricans</i> c Detail of <i>S. isoetifolium</i> leaf inside and d outside <i>Stegastes</i> territory. e <i>S. punctatus</i> and f <i>S. limbatus</i> feeding on seagrass leaves.....	174
-------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------	------------

Discussion générale

Figure D.1. Schéma de synthèse du fonctionnement de l'écosystème herbier marin à La Réunion (MO = matière organique ; DIN = azote inorganique dissous).....	180
Figure D.2. Illustration de la biomasse en épiphytes présente sur les tiges de <i>Syringodium isoetifolium</i>	183
Figure D.3. Illustration d'un bloom algal (<i>Boodlea composita</i>) sur <i>Syringodium isoetifolium</i> (Février 2016)	183
Figure D.4. Illustration de zones de broutage sur les herbiers du complexe récifal de l'Ermitage / La Saline.....	184
Figure D.5. Phase d'expansion des herbiers à la passe de l'Ermitage (1997-2013). DAR = dépression d'arrière récif Le couleur mauve est le point initial, le gradient de couleur s'éclaircissant représente les dates suivantes.....	185
Figure D.6. Illustration des effets du cyclone Bejisa (janvier 2014) sur la surface des herbiers de la passe de l'Ermitage sur un an (a, b, c) et des processus liés à cette perte d'habitat. Les flèches noires sur la figure 6a signalent des zones d'accumulation importantes de MO (matière organique) ; DIN = azote inorganique dissous.....	189

Figure D.7. Schématisation de la cascade d'effets rétroactifs et auto accélérant qui peut s'opérer dans les herbiers marins en zone eutrophisée.....	187
Figure D.8. Illustration de la structure des herbiers sur le site MNS. La forte densité des tiges, la hauteur de la canopée, la faible profondeur d'eau et la fragmentation constatée permettent d'établir un rôle dans l'atténuation de l'hydrodynamisme sur le site. En (a) le front (zone érosive) et en (b) zone d'accrétion sédimentaire. La longueur des rhizomes verticaux témoigne du fort taux de sédimentation (a).....	189
Figure D.9. Illustration de la structure des herbiers sur le site PAS. La densité des tiges, la faible hauteur de la canopée, la plus grande profondeur d'eau limite leur rôle de protection contre l'érosion côtière.....	189
Figure D.10. Illustration des fronts herbier / corail sur le site de Planch' Alizé (PLA).....	190
Figure D.11. Processus biogéochimiques clés dans un écosystème herbier autotrophe ou hétérotrophe (modifié d'après Unsworth et al. 2012).....	192
Figure D.12. Illustration d'herbivores s'alimentant sur les tiges d'herbiers : <i>Leptoscarus vaigiensis</i> (a), <i>Siganus sutor</i> (b), <i>Chelonia midas</i> (c), <i>Smaragdia rangiana</i> (d).....	194
Figure D.13. Illustration des communautés herbivores ciblant les épiphytes sur les tiges d'herbier avec en exemple : <i>Stylocheilus striatus</i> juvéniles de nuit (a), <i>Cerithium rostratum</i> (b), <i>Cymatium labiosum</i> (c), <i>Acanthurus nigricauda</i> (d) et <i>Chaetodon vagabundus</i> (f).....	195
Figure D.14. Illustration de comportement d'alimentation de <i>H. leucospilota</i> et <i>Synapta maculata</i> sur les feuilles de <i>Syringodium isoetifolium</i>	196
Figure D.15. Illustrations de la présence de juvéniles de teinte verte (ici Scarinae) dans les herbiers de La Réunion.....	197

Liste des Tableaux

Chapitre 4: Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean)

Table 4.1. Description of the metrics used in the study.....71

Table 4.2. List of environmental parameters used in the study.....72

Table 4.3. Temporal evolution of the seagrasses total area (TA) and number of patches (NP) per site over the 65 years study ($^{0.1} = 0.1$ m by pixel, otherwise 0.5m/pixel).....74

Chapitre 5: Responses of seagrass communities (*Syringodium isoetifolium*) to eutrophication in tropical environment

Table 5.1. Concentration of nitrate and phosphate treatment (Levels 1 to 3) used for mesocosm water enrichment at both sites (C_{ENR} in $\mu\text{mol.L}^{-1}$).....98

Table 5.2. Sea water parameters at PAS and MNS. Means (\pm SE) at the beginning of the incubations during the first set of measurements (no enrichment, $N = 30$ at each site). Total alkalinity (TA), $\mu\text{mol.kg}^{-1}$. Nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), ammonium (NH_4^+), phosphate (PO_4^{3-}) and silica (Si), $\mu\text{mol.L}^{-1}$. Temperature, Celsius. pH, total scale. Salinity ,PSU.....102

Table 5.3. Net production vs. irradiance fitted curve parameters (\pm SE) at each site (P_{max} and r in $\text{mmol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; I_k in $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$).....105

Table 5.4. Daily metabolic parameters ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) derived from oxygen and carbon measurements at each site (\pm SD). P_n , net community production; R , respiration; P_g , gross production.....105

Table 5.5. Mean net nutrient fluxes ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) at PAS and MNS in natural conditions (\pm SE). Positive values denote net release to the water column and negative values net uptake from the water column. DIN, dissolved inorganic nitrogen (sum of nitrate, nitrite and ammonium).....106

Chapitre 6: Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) from a coral reef ecosystem

Table 6.1. Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (\pm SE) for POM, SOM and seagrass (AP and BP) at each site ($N = 9$ for each component, at each site). ns, not significant at $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$130

Liste des Annexes

Annexe 1 : Illustration des 13 espèces d'herbiers marins de l'ouest de l'océan Indien.....	209
Annexe 2 : Liste des 11 espèces d'échinodermes observés au sein des herbiers marins de La Réunion durant l'étude	210
Annexe 3 : Liste des 22 espèces de poissons herbivores observés au sein des herbiers marins de La Réunion.....	211
Annexe 4: Publication soumise au journal Marine Biodiversity: Mouquet et al., Effects of Strong Negative Sea Level Anomalies on Coral Reefs, Reunion Island (South-West Indian Ocean).....	212
Annexe 5: Exemple d'enquête réalisée sur les touristes.....	214
Annexe 6 : Article de press du journal Le Quotidien, Novembre 2013.....	216

An underwater photograph showing sunlight filtering through the water, creating a shimmering effect. In the foreground, there is a dense field of green seagrass. The background shows a coral reef structure. The overall scene is vibrant and clear.

INTRODUCTION GENERALE

1. Cadre théorique de l'étude

Les écosystèmes marins tropicaux côtiers regroupent une très forte diversité de communautés benthiques structurées par de grandes entités écologiques (récifs coralliens, herbiers à phanérogames, mangroves, alguiers, ...). Ensemble ils dessinent l'organisation des paysages marins naturels sous l'influence de facteurs biotiques et abiotiques qui la déstructurent et la réarrangent en permanence mettant en application les notions de perturbations, résilience, résistance, persistance (Fig. I.1).

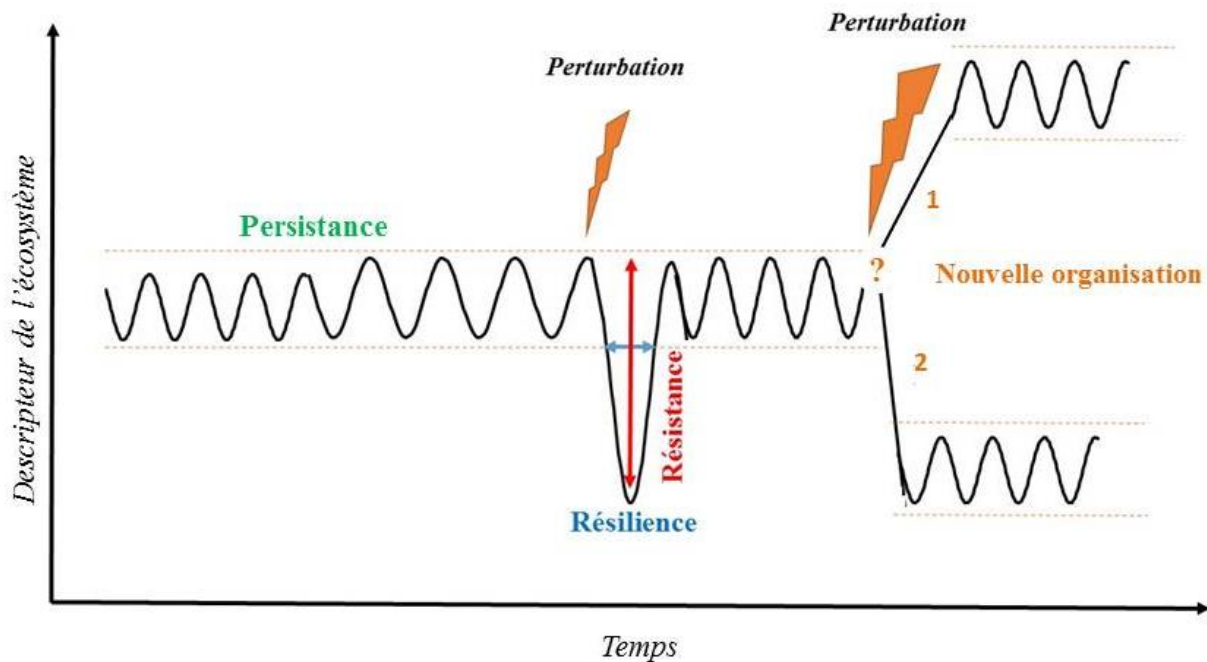


Figure I.1. Illustration des mécanismes de réaction et correction d'un écosystème face à des perturbations

La notion de perturbation peut être définie comme le résultat d'une déviation imprévisible et de courte durée d'un paramètre physico-chimique ou éventuellement biologique, d'une sévérité telle qu'elle est supérieure à l'inertie (résistance) de plusieurs espèces-clés, d'une guildes, ou d'un compartiment fonctionnel (Boudouresque et al. 2009). La sévérité d'une perturbation fait référence à trois paramètres: son intensité, sa persistance et sa dimension spatiale. Ainsi face à une perturbation l'écosystème peut: soit (1) persister, incluant la notion de résistance; soit (2) absorber les effets de la perturbation (résilience) et revenir à son état initial sans changement qualitatif de sa structure ; soit (3) se voir modifié et ré-organisé (Holling 1996, Peterson et al. 1997, Levin & Lubchenco 2008). Plusieurs études témoignent de l'importance de quelques facteurs déterminants, parmi lesquels certains augmentent la résilience d'un écosystème: la diversité, l'auto-organisation, l'apprentissage (anticipation, adaptation) et la connectivité (Darwin 1859, MacArthur 1955, Tilman & Downing 1994, Gunderson 2000, Peterson 2000, Levin & Lubchenco 2008). Ainsi l'organisation des écosystèmes actuels est le résultat d'une longue histoire écologique. En perpétuelle restructuration, les écosystèmes marins ont vu depuis quelques décennies, des transformations radicales sous la pression croissante de l'Homme. Par

conséquent, un enjeu scientifique majeur en biologie et écologie marine se trouve actuellement dans la compréhension du fonctionnement des écosystèmes marins face à ces perturbations anthropiques. Il s'agit d'identifier les éventuelles perturbations, d'anticiper les changements environnementaux et d'alimenter les politiques de gestion. Malgré une intensification des activités de recherche dans l'identification des causes et conséquences de la modification des écosystèmes marins, il existe un besoin urgent de développer des outils fiables pour discriminer facteurs naturels et anthropiques.

Plusieurs approches scientifiques à différentes échelles peuvent être combinées pour comprendre le fonctionnement et la dynamique des écosystèmes marins :

La première approche (Chapitre 4) est l'analyse de la dynamique spatiale et temporelle d'un écosystème. L'analyse de l'organisation spatiale d'un écosystème permet d'illustrer à un instant donné, un état des relations impliquées dans l'évolution des structures qui le compose. Ainsi une série temporelle de données spatiales permet d'acquérir une vision synoptique de la dynamique structurelle de l'écosystème et peut mettre en évidence les facteurs qui le régissent. Ceci implique donc d'allier analyse spatiale et écologie. Cet assemblage de disciplines est nommé écologie du paysage et émerge dans les années 1980. Dès lors, cette nouvelle science se focalise sur ce qu'il peut être obtenu d'une image aérienne, d'un tirage SIG ou d'une image satellite à différentes échelles (Forman 1995, Lustig et al. 2015). En considérant, l'Homme comme partie intégrante des écosystèmes formant la biosphère, elle rallie les sciences de la nature et les sciences de la société. Elle permet de comprendre l'organisation spatiale, les flux écologiques, les possibles connexions ou encore les transformations du paysage (Lovett et al. 2005). Après plusieurs décennies de développement, l'écologie du paysage s'est aujourd'hui enrichie grâce aux avancées dans diverses sciences (écologie, géographie, biologie animale et végétale) et voit son application au domaine maritime (Wedding et al. 2011). Elle permet une action d'analyse à l'échelle désirée (locale et globale à la fois) des écosystèmes côtiers. Le corpus théorique de ce nouvel outil tient donc une place de plus en plus centrale dans la gestion des ressources naturelles marines côtières.

La seconde approche (Chapitre 5) peut se situer dans la détermination de l'analyse de la production d'un écosystème. La production d'un écosystème est régie par un ensemble de facteurs biotiques et abiotiques (Bulthuis 1983, Hale et al. 2004, Burkholder et al. 2007, Pollard & Greenway 2013). Elle est donc le reflet direct d'un « cocktail » de facteurs pouvant varier spatialement et temporellement (Fig. I.1). L'étude de la productivité d'un écosystème peut alors de manière indirecte donner des informations sur les conditions environnementales. Une des plus anciennes, mais durables métaphores décrit le milieu marin comme une « ferme ». Elle implique le rôle des nutriments comme « engrais » stimulant la productivité. Ainsi l'idée d'une relation directe entre concentration en nutriments et productivité est devenue un principe de base en écologie marine depuis 117 ans, à partir des travaux de Karl Brandt (1899). Dans le contexte actuel où les phénomènes d'eutrophisation de la zone côtière deviennent récurrents, la compréhension et la prédiction de l'impact de ce « nouveau » stress sur les écosystèmes marins peuvent être appréhendées par l'étude de la production (Viaroli & Christian 2003). Par

conséquent, l'étude de la réponse métabolique de l'écosystème cible face à des stress identifiés permettra de donner des éléments concrets à des fins de gestion.

La troisième approche (Chapitres 6 et 7) consiste à analyser le rôle trophique de l'écosystème cible. Cette approche peut se baser sur une question simple du « Qui mange qui ? » impliquant des flux d'énergie, de nutriments et de contaminants à travers les niveaux trophiques. Elle permet donc de déterminer les liens trophiques et le schéma fonctionnel de l'écosystème cible. Les isotopes stables font partie des nombreux traceurs écologiques permettant l'étude des liens trophiques (Vizzini & Mazzola 2006). Les variations environnementales affectant la structure des réseaux trophiques à plus ou moins long terme peuvent être difficiles à évaluer. Afin d'y remédier, il est possible d'estimer les modifications des dynamiques trophiques (trophodynamisme) via cet outil. L'analyse des isotopes stables des réservoirs pélagiques (colonne d'eau) et benthiques (sédiment) ainsi que des niveaux trophiques (producteur primaire, consommateurs) peut permettre également d'identifier et localiser les intrants nutritifs d'origine terrestre et anthropique et mesurer leur influence. À cela, se couple l'analyse des structures des communautés associées aux herbiers marins et l'identification de leurs liens trophiques (Chapitres 7 et 8). Ce type d'étude peut se baser sur des observations quantitatives et qualitatives in situ et vient appuyer les informations tirées de l'analyse isotopique. Recouper ces résultats avec la structure tridimensionnelle de l'écosystème (complexité) pourrait permettre de tirer des conclusions sur les facteurs clés qui interviennent dans le fonctionnement de l'écosystème cible.

Pour finir, dans un contexte de « trade off » entre l'écologie, l'économie et le social, il est nécessaire de définir la place de l'écosystème étudié dans son contexte géo-social (Chapitre 3). Cette approche permet de définir les liens existant entre l'homme et cet écosystème, d'un point de vue historique et actuel. Elle donne par conséquent, des informations essentielles et complémentaires aux questionnaires sur la perception et les usages de l'écosystème étudié.

Depuis toujours l'attention des scientifiques et décideurs réunionnais se porte sur les écosystèmes récifaux. Néanmoins au sein de ces écosystèmes, se développent depuis plusieurs décennies, des herbiers de phanérogames marines monospécifiques (*Syringodium isoetifolium*) peu étudiés jusqu'alors. Ils se situent principalement sur le récif Ermitage / La Saline, et sont sujet à de nombreuses pressions naturelles et anthropiques. Alors que mondialement, les herbiers sont aujourd'hui vulnérables, voire en déclin, ceux de La Réunion se développent et modifient le paysage récifal. Décrit dans la littérature, comme un maillon essentiel à la survie de nombreuses espèces (habitat, nurseries, refuge, site d'alimentation), ils sont l'interface entre le substrat et l'eau et peuvent permettre un recyclage efficace des nutriments ; ils reflètent alors la santé de tout un écosystème. Il est donc nécessaire d'apporter des éléments concrets pour appréhender le fonctionnement et la dynamique de ces herbiers dans le but d'alimenter les politiques de gestion.

L'objectif principal de ce travail est d'apporter des éléments de connaissance fondamentale sur le fonctionnement des herbiers monospécifiques de La Réunion et de leurs communautés associées. Les objectifs de travail sont déclinés au sein de 8 chapitres de la façon suivante :

Partie I : Les herbiers et La Réunion

Chapitre 1 : il a pour objectif de faire un état de connaissances sur les herbiers marins de manière globale. Des généralités sur leur fonctionnement et rôles sont exposées. La biologie est également détaillée.

Chapitre 2 : il décrit le contexte régional de l'île de La Réunion, la zone d'étude ainsi que les 3 sites étudiés durant cette thèse. Le modèle d'étude (*Syringodium isoetifolium*) est décrit dans ce chapitre.

Chapitre 3 : L'étude éco-sociologique des herbiers marins réunionnais permettra de répondre aux questions suivantes :

- ✓ Quels sont les services écosystémiques (actuels et traditionnels) des herbiers marins à La Réunion ?
- ✓ Quelle est la perception des herbiers marins pour différents acteurs de la société réunionnaise ?

Ce chapitre fait partie d'une publication de rang A en tant que co-auteur. La publication est en cours de soumission au journal AMBIO: A Journal of the Human Environment, via une collaboration avec Maricela de La Torre-Castro de l'Université de Stockolm.

Partie II : Dynamique spatiale et temporelle des herbiers à La Réunion

Chapitre 4 : Ce chapitre a pour objet de présenter la dynamique spatiale et temporelle du paysage des herbiers marins de La Réunion. Elle fait l'état de l'évolution surfacique et de l'organisation spatiale des herbiers marins sur 65 ans (étude sur le long terme) et sur 2 ans (étude sur le court terme : 5 saisons). L'étude de l'écologie du paysage herbier permettra de répondre aux questions suivantes :

- ✓ Quelle est la dynamique des herbiers marins à long terme (de 1950 à 2015) et à court terme (saisons) ?
- ✓ Quels sont les facteurs qui régissent cette dynamique ?

Chapitre accepté pour une publication de rang A au journal ECSS

Partie III : Productivité et Eutrophisation

Chapitre 5 : il s'agit d'évaluer le budget métabolique de l'écosystème herbier sous différentes conditions environnementales, d'apporter ou d'actualiser des informations concernant les caractéristiques physicochimiques des sites d'étude. Cette étude permettra de répondre aux questions suivantes :

- ✓ Quelle est la productivité nette en oxygène et en carbone de l'écosystème herbier ?
- ✓ Y a-t-il une variabilité du budget métabolique sous des conditions environnementales opposées (oligotrophe / eutrophe) ?
- ✓ Quelles sont les réponses métaboliques de l'écosystème herbier face à des apports nutritifs croissant ?

Chapitre soumis pour une publication de rang A au journal Estuaries and coasts

Chapitre 6: il porte sur l'analyse des flux de matières entre le complexe benthique / pélagique au sein de l'écosystème herbier. L'accent sera mis sur les intrants nutritifs d'origine terrestre et anthropique qui alimentent les réservoirs pélagiques (matière organique particulaire) et benthiques (matière organique sédimentaire) et leur influence sur la signature isotopique des herbiers marins. Cette étude permettra de répondre aux questions suivantes :

- ✓ Y a-t-il une variabilité spatiale et temporelle de la signature isotopique des herbiers marins ? Si oui, par quoi est-elle influencée ?
- ✓ Est-ce que la signature isotopique des herbiers marins réunionnais nous informe sur le niveau d'eutrophisation du milieu ?

Chapitre soumis pour une publication de rang A au journal Aquatic Botany

Partie IV : Rôles écosystémiques des herbiers marins de La Réunion

Chapitre 7: L'analyse de la structure des herbiers et des communautés associées (poisson et échinoderme) couplée à une analyse isotopique a pour but de caractériser le rôle trophique des herbiers marins de La Réunion :

- ✓ Comment se structurent les herbiers marins à La Réunion ?
- ✓ Comment se structurent les communautés en poissons et en échinodermes ?
- ✓ Quel est leur rôle trophique des herbiers pour les communautés ichthyologiques et d'holothuries ?

Chapitre sera soumis pour 2 publications de rang A au journal Marine Biodiversity et ECSS

Chapitre 8 : il traite de l'utilisation des herbiers marins comme zone d'alimentation et de culture d'algues par 3 espèces de *Stegastes* (*S. limbatus*, *S. nigricans* et *S. punctatus*)

Cette étude fait l'objet d'une publication de rang A acceptée dans le journal Marine Biodiversity, section OCEANARIUM.

Références bibliographiques

- Boudouresque CF, Bernard G, Pergent G, Shili A, Verlaque M (2009) Regression of Mediterranean seagrasses caused by natural processes and anthropogenic disturbances and stress: A critical review. *Bot Mar* 52:395–418
- Bulthuis DA (1983) Effects of in situ light reduction on density and growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Western Port, Victoria, Australia. *J Exp Mar Bio Ecol* 67:91–103
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72
- Darwin C (1859) On the origin of species by means of natural selection or the preservation of favoured races in the struggle for life [reprinted 1994]. Cambridge (MA): Harvard University
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landsc Ecol* 10:133–142
- Gunderson L (2000) Ecological resilience in theory and application. *Annu Rev Ecol Syst* 31:425–439
- Hale JA, Frazer TK, Tomasko DA, Hall MO (2004) Changes in the distribution of seagrass species along Florida's Central Gulf Coast: Iverson and Bittaker revisited. *Estuaries* 27:36–43
- Holling CS (1996) Engineering resilience versus ecological resilience. In: *Engineering within ecological constraints*. p 31–44
- Levin SA, Lubchenco J (2008) Resilience, robustness, and marine ecosystem-based management. *Bioscience* 58:27–32
- Lovett G, Jones C, Turner MG, Weathers K. (2005) Ecosystem function in heterogeneous landscapes. In: *Heterogeneous Landscapes*. p 1
- Lustig A, Stouffer DB, Roigé M, Worner SP (2015) Towards more predictable and consistent landscape metrics across spatial scales. *Ecol Indic* 57:11–21
- MacArthur RH (1955) Fluctuations of animal populations and a measure of community stability. *Ecology* 36:6–533
- Peterson GD (2000) Scaling ecological dynamics: self-organization, hierarchical structure, and ecological resilience. *Clim Change* 44:291–309
- Peterson G, Allen CR, Holling CS (1997) Ecological Resilience, Biodiversity, and Scale. *Ecosystems* 1:6–18
- Pollard PC, Greenway M (2013) Seagrasses in tropical Australia, productive and abundant for decades decimated overnight. *J Biosci* 38:157–166
- Tilman D, Downing JA (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367:363–365
- Viaroli P, Christian RR (2003) Description of trophic status, hyperautotrophy and dystrophy of a coastal lagoon through a potential oxygen production and consumption index—TOSI: Trophic Oxygen Status Index. *Ecol Indic* 3:237–250
- Vizzini S, Mazzola A (2006) The effects of anthropogenic organic matter inputs on stable carbon and nitrogen isotopes in organisms from different trophic levels in a southern Mediterranean coastal area. *Sci Total Environ* 368:723–731
- Wedding L, Lepczyk C, Pittman S, Friedlander A, Jorgensen S (2011) Quantifying seascape structure: extending terrestrial spatial pattern metrics to the marine realm. *Mar Ecol Prog Ser* 427:219–232

An aerial photograph of a tropical beach. At the top, there are buildings with blue roofs and a swimming pool. The beach is sandy and leads to shallow, clear turquoise water. The seabed is visible, showing various marine plants and structures. Long shadows of palm trees are cast across the beach and water.

PARTIE I

**Etat des connaissances et perceptions des
herbiers marins de La Réunion**

SOMMAIRE

CHAPITRE 1: Les herbiers marins	11
1. Généralités	11
2. Adaptations à la vie marine	15
2.1 Généralités	15
2.2 Morphologie et anatomie de l'appareil végétatif	16
2.2.1 Les racines	16
2.2.2 Les rhizomes	17
2.2.3 La feuille	18
2.2.4 La gaine basale	19
2.3 Morphologie et anatomie de l'appareil reproducteur : les fleurs	20
3. Conclusion	21
4. Liste d'informations intéressantes sur les herbiers marins	22
CHAPITRE 2: Présentation de la zone d'étude	25
1. La Réunion	26
1.1 Contexte géographique et géologique	26
1.2 Les facteurs climatiques	27
1.2.1 Les vents	27
1.2.2 La température de l'air	28
1.2.3 Pluviométrie et hydrographie	29
1.3 Les facteurs océaniques	30
1.3.1 Les marées	30
1.3.2 Houles	30
1.3.3 Les courants	31
1.3.4 La température et salinité des eaux de surface	32
2. Les récifs coralliens de La Réunion	34
3. Sites d'études	36
3.1 Le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline	36
3.1.1 MNS	39
3.1.2 PAS	40
3.1.3 PLA	42
4. Les herbiers marins de La Réunion	43
4.1 <i>Syringodium isoetifolium</i>	45
4.1.1 Généralités	45
4.1.2 Morphologie de <i>S. isoetifolium</i>	46
4.1.3 Anatomie de <i>S. isoetifolium</i>	46
4.1.4 Reproduction de <i>S. isoetifolium</i>	48
4.1.5 Propriétés physiques de <i>S. isoetifolium</i>	49
4.1.6 Généralité sur la croissance et productivité de <i>S. isoetifolium</i>	49
CHAPITRE 3: Etude éco-sociologique des herbiers marins à La Réunion, Océan Indien	53
1. Introduction	54
2. Matériels et méthodes	56
3. Résultat et discussion	56
3.1 Les Hôtels	56
3.2 Les restaurants et boutiques de plage	57
3.3 Les questionnaires de l'environnement	58
3.4 Les touristes	58
3.5 Les résidents	59
3.6 Les pêcheurs	60
4. Conclusion	62

CHAPITRE 1

Les herbiers marins



1. Généralités

Les herbiers marins sont des angiospermes de type herbacé, monocotylédones aquatiques confinées au milieu marin. Ils représentent un groupe écologique et non un groupe taxonomique (Larkum et al. 2006, chapitre 1). Les taxons constituant les herbiers marins représentent un nombre très limité de familles, toutes classées dans le super-ordre des Alismatiflorae (Fig. 1.1).

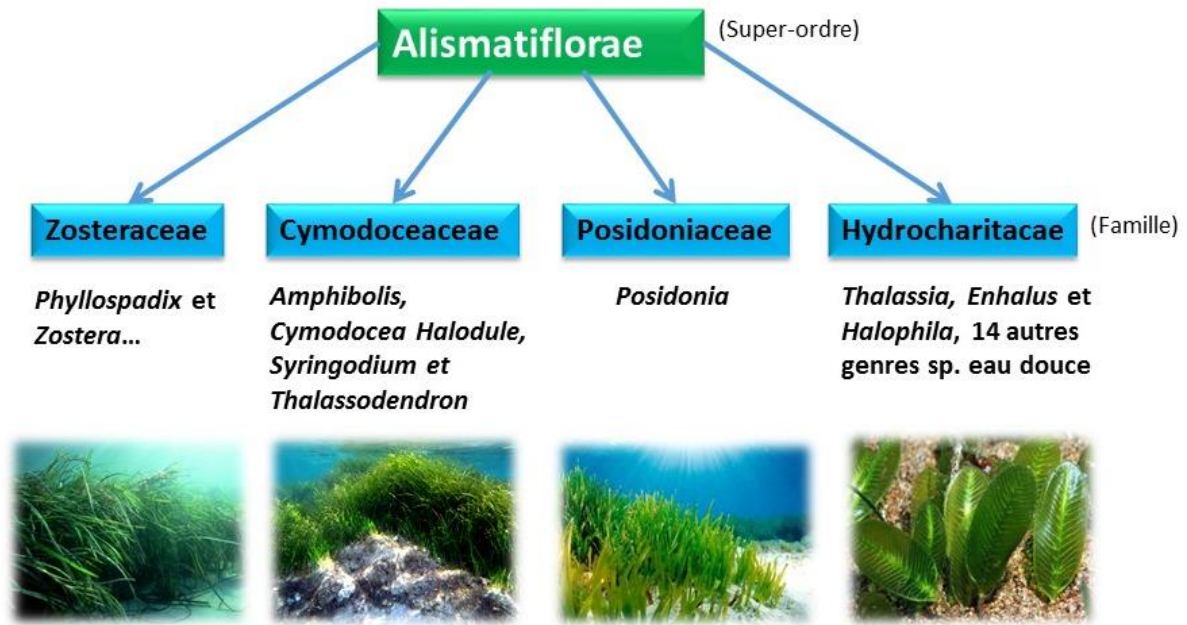


Figure 1.1 Illustration de la classification des angiospermes marines (familles en bleu, genres en noir)

Trois de ces quatre familles sont constituées uniquement d'espèces marines (Zosteraceae, Cymodoceaceae et Posidoniaceae). La famille des Hydrocharitaceae apparaît très hétérogène et inclut 3 genres marins et 14 genres d'eau douce (Cook 1990).

Pour qualifier des plantes marines, Arber (1920) a formulé 4 propriétés :

- ✓ Les plantes sont adaptées à une vie en milieu salin
- ✓ Les plantes peuvent croître en étant complètement immergées
- ✓ Les plantes doivent posséder un système d'accroche (racines, rhizomes)
- ✓ Les plantes doivent avoir un mécanisme de pollinisation hydrophile

Les herbiers marins sont présents dans de nombreux environnements marins côtiers (milieu ouvert, estuaires, complexes récifaux ou rocheux, ...) dans l'ensemble des océans (excepté l'antarctique ; Fig. 1.2), et en particulier à La Réunion (cf Chapitre 2). Cette distribution est remarquable en comparaison aux végétaux terrestres. Pour exemple, *Ruppia maritima* est considérée comme l'une des plantes à fleurs montrant la plus grande distribution sur Terre. Ainsi, les phanérogames marines ne recouvriraient pas moins de 0,1 à 0,2 % de la surface du fond des océans (soit environ 500 000 km² ; Duarte 2002).

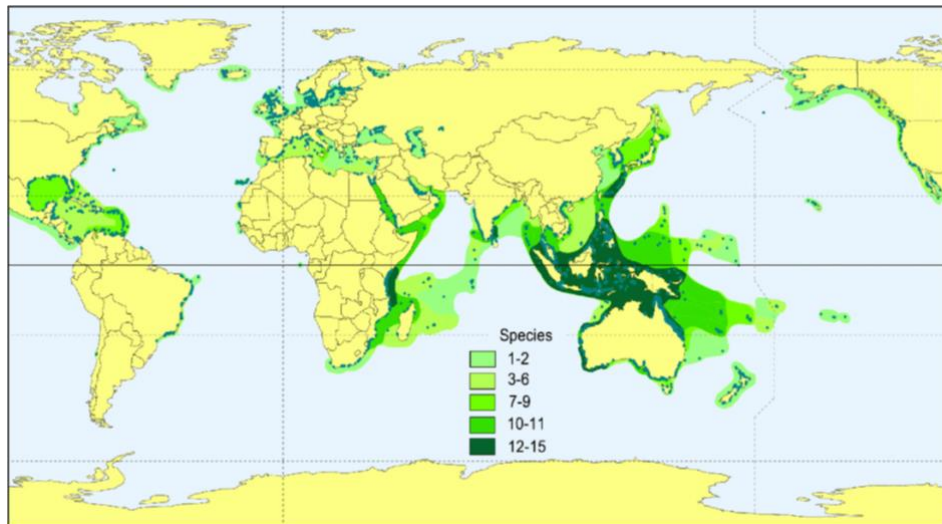


Figure 1.2 Distribution globale des herbiers marins représentée en vert (données issues de 2005 UNEP-WCMC) ainsi que la diversité sous 5 classes représentées par des nuances de vert (Short et al. 2007)

Malgré cette large répartition, avec une soixantaine d'espèces, les phanérogames marines montrent une très faible diversité comparée aux angiospermes terrestres. Elle est maximale sous les tropiques et plus précisément au niveau du hot spot de biodiversité indonésien (Fig. 1.2). En comparaison, le milieu terrestre compte plus de 250 000 espèces d'angiospermes (Orth et al. 2006). Cette faible richesse spécifique peut s'expliquer par la prédominance en milieu marin d'une forte reproduction végétative par rapport à la reproduction sexuée qui constitue un puissant moteur d'évolution. De plus la reproduction sexuée y est caractérisée par un taux élevé d'autofécondation. L'absence de symbiose mutualiste avec les insectes (absents en milieu marin) pour la pollinisation ne permet donc pas la coévolution (Boudouresque et al. 2006). Toutefois, des pollinisations par les gammarès ou autres organismes benthiques ont pu être observées (Fig. 1.3 ; Van Tussenbroek et al. 2012).

De fait, les zones d'herbiers sont pour la plupart monospécifiques (Duarte 2000). Les herbiers plurispécifiques ne comptent qu'un faible nombre d'espèces, le maximum observé à ce jour étant de 14 espèces (Green & Short 2003). La complexité et la variété de leur structure physique ainsi que leur forte productivité permettent de soutenir une biomasse et une diversité considérable des communautés associées. Les phanérogames marines abritent une faune et une flore conséquente, les utilisant comme support (épiphytes), comme source de nourriture (tortues marines, mammifères marins, poissons herbivores, crustacés...) comme zone de refuge (juvéniles de poissons) ou zone de prédation (organismes piscivores ou omnivores). Les herbiers marins ont également un rôle essentiel dans l'hydrodynamisme côtier. Ils interviennent dans la protection des littoraux dans la mesure où ils modifient le flux d'eau (Alongi 1998). De par la complexité de leur canopée, ils limitent la vitesse des vagues et l'érosion de la côte (Fig. 1.4).



Figure 1.3 Gammares s'alimentant sur un grain de pollen ou le mucilage d'une fleur mâle de *Thalassia testudinum* pendant la nuit Photo: Brigitta I. van Tussenbroek (Van Tussenbroek et al. 2012; lien internet n°1)

Ainsi pour *Posidonia oceanica*, à quelques dizaines de centimètres au-dessus de la canopée, la réduction de la vitesse du courant est de 20% (Gacia & Duarte 2001). Les herbiers favorisent par la même occasion la sédimentation (Jeudy de Grissac & Boudouresque 1985, Hendriks et al. 2008), fixent le sédiment dans la matte (Widdows et al. 2008) et permettent ainsi de diminuer la turbidité de l'eau. Cette caractéristique est essentielle pour le fonctionnement de l'herbier et des écosystèmes adjacents. Le développement d'un herbier peut alors modifier la topographie du paysage marin. Les herbiers marins tropicaux sont des habitats précieux et relativement négligés, fournissant d'importantes composantes écologiques et économiques dans les écosystèmes côtiers à travers le monde. Leur importance écologique est actuellement de plus en plus prise en considération. Mais les études sur ces écosystèmes sont encore à développer, car relativement récentes.

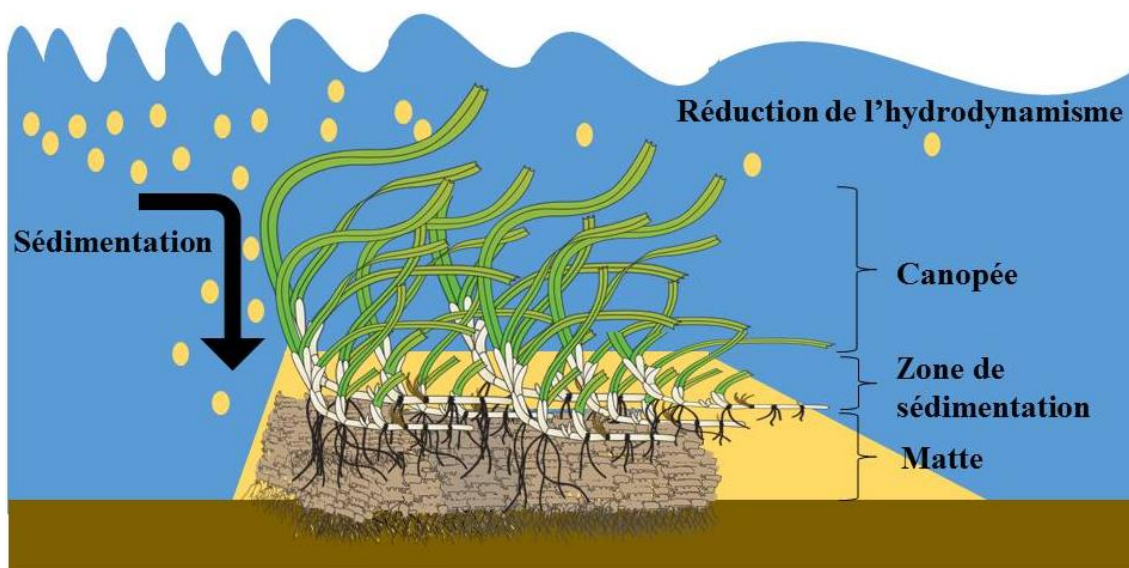


Figure 1.4 Illustration du piégeage des sédiments et réduction de l'hydrodynamisme dans un herbier

2. Adaptations à la vie marine

2.1 Généralités

Pour cette partie la plupart des informations sont tirées du document de synthèse sur les herbiers marins de Larkum et al., (2006).

En contraste avec les monocotylédones terrestres, les phanérogames marines vivent dans un environnement aqueux et salin. Ce milieu a profondément influencé leur morphologie et leur anatomie. Toutes les espèces de phanérogames marines possèdent néanmoins des organes et des tissus similaires aux plantes à fleurs terrestres. Il est décrit une partie épigée et hypogée de la plante. La partie hypogée ou souterraine consiste en un ensemble de racines et rhizomes qui ont un rôle d'accroche, de support mécanique et forment la matte. La partie supérieure consiste en une tige composée de feuilles. Les feuilles sont protégées à leur insertion par une gaine basale, comme le méristème apical et les futures feuilles en développement (Fig. 1.5).

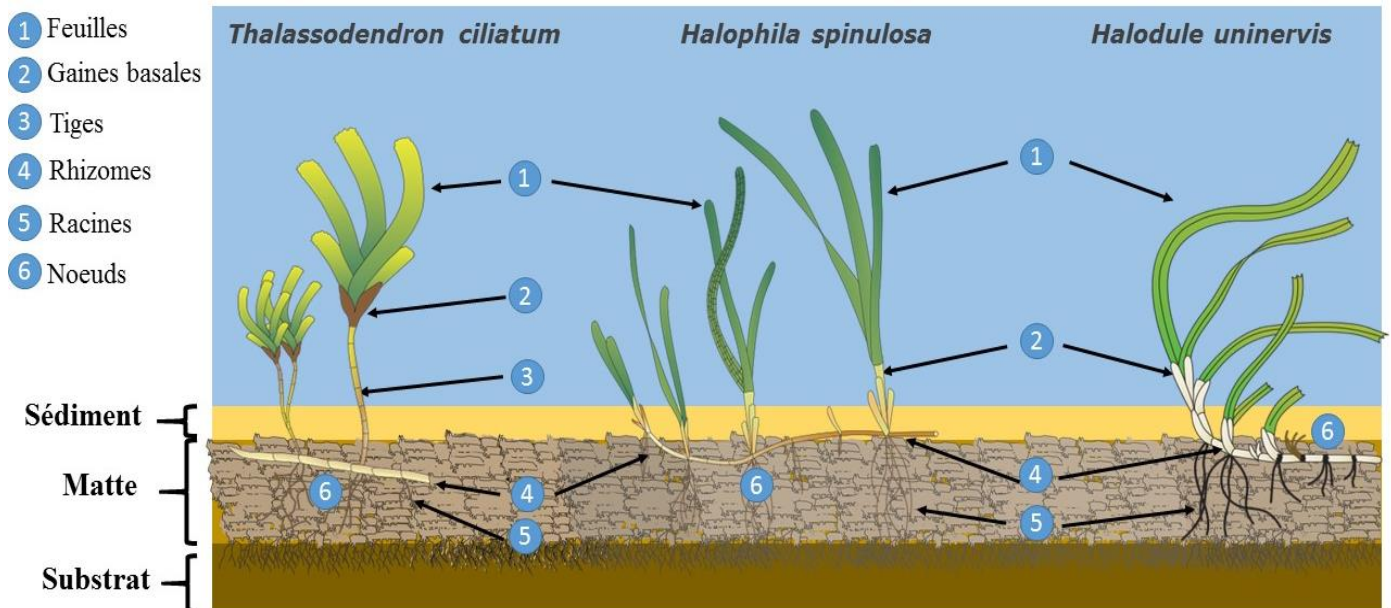


Figure 1.5 Illustration de la morphologie générale chez les herbiers marins ; exemple de 3 espèces (*Thalassodendron ciliatum* ; *Halophila spinulosa* ; *Halodule uninervis*)

2.2 Morphologie et anatomie de l'appareil végétatif

2.2.1 Les racines

Les racines sont présentes chez toute les espèces d'herbiers marins et se forment depuis les rhizomes généralement au niveau des nœuds. Toutefois, chaque genre dévoile des caractéristiques racinaires qui lui sont propres (structure, morphologie) leur permettant un développement dans différents substrats (rôle d'ancrage).

D'un point de vue anatomique, toutes les espèces d'herbiers montrent la présence d'une coiffe racinaire, protégeant les tissus méristématiques et permettant la différenciation cellulaire. La structure générale est identique aux monocotylédones terrestres (Fig. 1.6). De l'extérieur vers l'intérieur :

- **L'épiderme (rhizoderme)** se définit souvent par des cellules à parois « modérées » (non lignifiées). Ce n'est pas le cas pour le genre *Posidonia* et *Syringodium*, qui montrent des cellules épidermiques à parois fines et lignifiées.
- **Des tissus subérifiés** (subéroïde, typique des monocotylédones).
- **La présence de parenchyme cortical et aérénchyme (le cortex)** entourant la stèle centrale (tissus conducteurs) se dessinent dans les zones « matures ». L'aérénchyme décrit des lacunes aérifères irrégulières responsables du transport des gaz de la base à l'apex de la racine.
- **Un endoderme** : assise de cellules entourant la stèle centrale, qui est lignifiée, à parois fines où se distinguent les cadres de Caspary (rôle de restriction des mouvements de soluté et eau, entre le cortex et la stèle) chez plusieurs genres de phanérogame marines, mais également chez des hydrophytes d'eau douce.
- **La stèle** se compose de tissus conducteurs (xylème, phloème) entourés de parenchyme vasculaire.

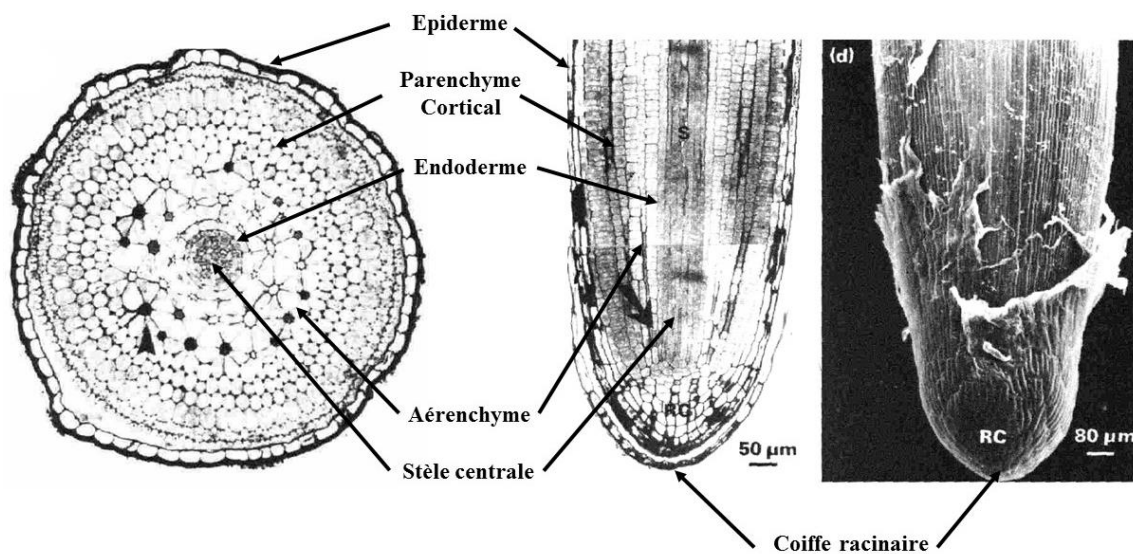


Figure. 1.6 Anatomie générale de la racine des herbiers marins (images modifiées issues de Larkum et al. 2006)

L'anatomie des racines leur confère un rôle essentiel dans l'absorption des nutriments, mais également dans l'ancrage de la plante sur le substrat. L'ensemble des racines forme la rhizosphère qui est une zone propice au développement de microorganismes (essentiellement des bactéries). Les associations racines/bactéries ou mycorrhiziennes observables en milieu terrestre sont également observées dans les herbiers marins. Les hyphes fongiques, ainsi que la flore bactérienne peuvent pénétrer dans le rhizoderme voire dans le parenchyme cortical. Cette association peut alors faciliter la fixation et l'absorption de l'azote. La présence d'endomycorhizes de type arbuscule ou pelotons peut être néanmoins limitée par un substrat anoxique ou très salin.

2.2.2 Les rhizomes

Les rhizomes (verticaux ou horizontaux) sont cylindriques, parfois latéralement comprimés, monopodiaux et parfois irrégulièrement branchus. Ils sont la plupart du temps sous les sédiments, très fibreux et persistants. Chaque rhizome est séparé du suivant par un nœud. La distance inter-nœud varie entre les espèces et peut varier sein même d'une espèce. L'apparition de nouveaux plants se fait pour la plupart des espèces, directement au niveau d'un nœud ou par l'apparition d'un rhizome vertical.

L'anatomie des rhizomes est assez similaire à celle des racines. En coupe transversale, de l'extérieur vers l'intérieur, se distinguent (Fig. 1.7) :

- **Un épiderme lignifié** recouvert d'une cuticule qui peut contenir des cellules à tanins (responsable de la persistance de la matre après mort des tissus)
- Des tissus subérifiés : **subéroïde**
- **Un parenchyme cortical** où se retrouvent de **larges lacunes aërifères** en nombre constant selon les genres. La présence d'amyloplast (réserve d'amidon) dans les cellules du parenchyme est observable dans plusieurs genres (ex : *Enhalus*, *Thalassia*, *Zostera*,... ; peu présent chez *Syringodium*).
- **Deux ou plusieurs tissus conducteurs** en dehors de la stèle centrale sous forme de faisceau criblo-vasculaire
- **Un endoderme**, qui peut être sous subérifié (ex : *Posidonia*, *Halodule*) ou lignifié, entoure la stèle centrale.
- **La stèle centrale** se compose d'un à plusieurs éléments de xylème entouré de cellules criblées.

Les rhizomes ont donc une structure typique des monocotylédones avec des caractéristiques propres à leur environnement. Leurs rôles principaux sont l'ancrage de la plante, le support mécanique et le développement végétatif de la plante (rôle essentiel dans le maintien et la propagation des herbiers). L'ensemble rhizomes-racines forme la matre. Cette matre peut être plus ou moins dense selon les genres. Elle peut former des massifs jusqu'à 4 mètres d'épaisseur localement (tissus morts et vivants). Les rhizomes vivants sont rarement retrouvés à plus de 25 cm de profondeur dans la matre. Ces massifs importants sont le résultat de la présence de rhizomes horizontaux (rhizomes plagiotropiques) et verticaux (rhizomes orthotropiques). Des matres de plus de 4600 ans sont décrites (Pergent 1990) et précisent leur forte résistance à la décomposition.

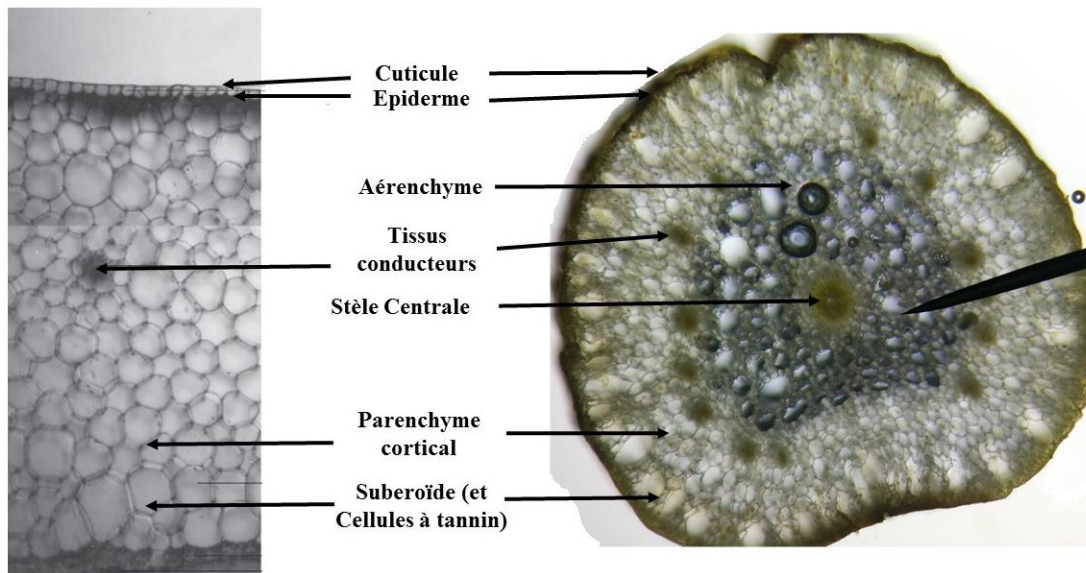


Figure 1.7 Anatomie générale d'un rhizome chez les phanérogames marines (réalisée d'après Larkum et al. 2006)

2.2.3 La feuille

Les feuilles des phanérogames marines ont vu leur morphologie s'adapter à un milieu aquatique totalement immergé et salin. Elles se distinguent de celles des monocotylédones terrestres par une surface simple et lisse. La présence de poils unicellulaire est remarquée chez plusieurs espèces et représente une caractéristique taxonomique propre.

Les éléments anatomiques de la feuille ne permettent pas de classer les phanérogames marines comme des plantes de type C3 ou C4 et sont représentés par (Fig. 1.8) :

➤ **L'absence de stomates**

➤ **Une cuticule** : soit fine et uniforme (0,1 – 0,2 μm), soit plus fine (0,05 μm) avec des cavités soit poreuse et très fine (0,05 μm).

Un épiderme de type chlorophyllien (zone majeure de la photosynthèse) : petites cellules chlorophylliennes (10-30 μm), avec 2 zones distinctes : une zone externe (cellulosique) et une zone interne (« lamelle dentée »). Il joue un rôle d'absorption des nutriments et d'osmorégulation. Une des plus importantes adaptations physiologiques et biochimiques chez les espèces d'herbiers marins, se trouve également dans la conversion des ions HCO_3^- de l'eau de mer en CO_2 par l'intermédiaire de l'anhydrase, une enzyme située à la surface plasmique des cellules de l'épiderme (Beer & Waisel 1979).

➤ **La forte présence de cellules fibreuses** : présence de tissu lignifié (rôle de soutien et flexibilité) pouvant témoigner d'une adaptation à un milieu à fort hydrodynamisme.

➤ **Un mésophylle composé d'aérenchyme** présentant très peu de chloroplastes, peu d'amyloplastés et caractérisé par de grosses lacunes aérifères permettant d'augmenter l'espace interne pour les gaz. Ces lacunes aérifères sont interconnectées entre les différents organes de la plante, mais doivent franchir des frontières (les septes : tissus poreux) afin de permettre uniquement les mouvements des molécules à l'état gazeux. Ils sont également nommés « stomates internes » pour réguler les échanges gazeux (Fig. 1.8). Ainsi les gaz issus de la photosynthèse peuvent être véhiculés de la feuille vers les

racines. L'aérenchyme a également un rôle prépondérant dans la photosynthèse en maintenant un taux élevé de CO₂ qui sera recyclé par photorespiration.

- **Le système vasculaire** est similaire (structure et composition) à celui des plantes vasculaires terrestres (xylème, phloème et parenchyme vasculaire), mais en absence de cellules compagnes (souvent associées au phloème). Le xylème peut être néanmoins réduit (perte du rôle mécanique et de conduction) et parfois totalement séparé du phloème (uniquement chez les Zosteraceae).

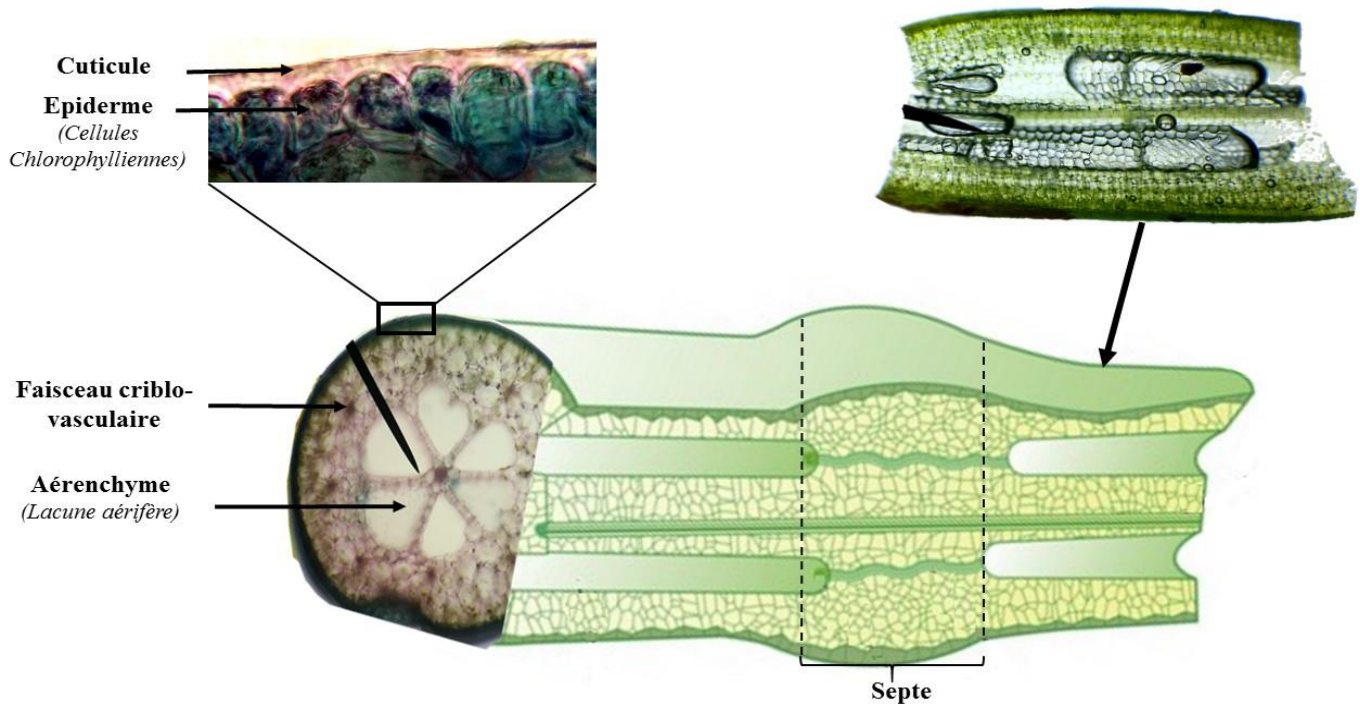


Figure 1.8 Anatomie d'une feuille, exemple d'une feuille tubulaire de l'espèce *Syringodium isoetifolium*. Représentation d'un septe (zone frontale)

2.2.4 La gaine basale

Chaque plant se distingue par des feuilles à différents stades de développement. L'ensemble des feuilles (futures, jeunes et matures) est protégé à sa base par une gaine basale. La plupart du temps la gaine se trouve à l'interface eau / sédiment. L'anatomie de la gaine basale est similaire à celle des feuilles, mais des ultrastructures peuvent différer. La cuticule est fine et uniforme. L'épiderme dévoile des cellules pauvres en chloroplastes, à larges vacuoles et avec peu de cytoplasme. Les faisceaux criblo-vasculaires sont identiques à ceux des feuilles, mais possèdent un aérenchyme plus prononcé. La fonction principale de la gaine basale se trouve donc dans la protection du méristème apical et du développement des jeunes feuilles. Malgré la présence de tissus chlorophylliens, la gaine basale tient un rôle limité dans la photosynthèse.

2.3 Morphologie et anatomie de l'appareil reproducteur : les fleurs

Les stratégies de reproduction chez les herbiers marins sont variables. La majorité des espèces sont pérennes, mais certaines populations de *Zostera marina*, *Halophila decipiens* et *H. tricostata* ont été identifiées comme annuelles (McMillan & Soong 1989, Kuo et al. 1993, Van Lent & Verschuure 1994). Ainsi dans les populations pérennes il est observé une reproduction asexuée (végétative) et sexuée, alors que pour les populations annuelles la survie n'est assurée que par le recrutement des plants issus de graines. La reproduction asexuée peut se réaliser à partir d'un rhizome (bouturage) ou d'un plant entier, mais jamais par la feuille. Il est à noter que 9 des 11 genres de phanérogames marines sont dioïques (certaines espèces d'*Halophila* sont monoïques). Beaucoup de plantes aquatiques ont gardé le système floral de leurs ancêtres terrestres. Mais pour certaines espèces des modifications du système reproductif permettent une pollinisation en milieu aqueux dite hydrophile. La structure de la fleur s'est également simplifiée, avec une réduction du périanthe (mais cela peut varier fortement selon les espèces ; Fig. 1.9). Ces variations soutiennent l'hypothèse que les herbiers marins n'étaient pas tous issus d'un seul ancêtre commun, et auraient évolué différemment et durant des périodes géologiques différentes (Larkum & Den Hartog 1989).

La fleur se structure de la manière suivante :

- **Un stigmaté:** de type sec, recouvert d'une pellicule protéique hydratée (associée à des lipides) avec une fonction d'adhésion par hydratation.
- **Le pollen :** les grains de pollen sont hydrophiles. Les étamines matures se déchirent pour les libérer. Ils peuvent être transportés à la surface (densité faible) et entre-deux eaux (espèces dépendantes).

Trois types de pollen sont décrits :

- ✓ Un grain individuel de pollen produit par la fleur mâle et composé d'exine et intine (genre *Enhalus*, *Ruppia*). Le genre *Enhalus* libère sa fleur mâle, qui ira flotter en surface et relâcher les grains de pollen. Le genre *Ruppia* réalise sa pollinisation à l'interface air-eau par l'intermédiaire d'une bulle fournie par la plante elle-même.
- ✓ Les grains de pollen relâchés le long d'une chaîne dans des tubes de mucilage (*Thalassia* et *Halophila*). Ils sont composés d'exine et intine
- ✓ Un unique grain de pollen filiforme et sans exine (pour les 9 autres genres)

*Cymodocea serrulata**Thalassia hemprichii**Enhalus acoroides**Halophila decipiens**Thalassia hemprichii* (fruit et graine)*Halophila stipulacea*

Figure 1.9 Illustration de fleurs ou fruits de 5 espèces de phanérogames marines (source : teamseagrass)

Chez les herbiers marins, la structure et le développement des fruits sont très diversifiés. De manière générale les graines ont une taille qui varie de 0.3 à 0.5 mm, mais peuvent aller jusqu'à 1 à 2 cm chez le genre *Enhalus* (graine flottante avec réserve nutritive). Il est à préciser que l'hypocotyle de la graine n'a pas qu'un rôle de réserve, mais permet une orientation de graine durant son déplacement et sa fixation. Comme chez la plupart des angiospermes, les graines germent uniquement après une période de dormance. Elle varie selon les espèces (espèces annuelles ou pérennes, tropicales ou de milieux tempérés). Elle peut être très courte (genres *Enhalus*, *Thalassia* et *Posidonia*) avec une germination quasi instantanée après la libération de la graine, ou durer de quelques mois à quelques années pour les autres genres (dormance de la graine).

2.4 Conclusion

Ainsi, les herbiers marins ont adopté de nombreuses modifications morphologiques et anatomiques de leur appareil végétatif et reproductif afin de s'adapter au milieu aquatique et plus particulièrement marin. Leur morphologie, leur anatomie et leur reproduction sont très variées au sein des 69 espèces recensées. Les conditions abiotiques (luminosité, hydrodynamisme, substrat, disponibilité en nutriments, ...) permettent ainsi d'observer une multitude de stratégies adaptatives. La question suivante pourrait alors se poser : Peut-on trouver des adaptations morphologiques à l'échelle de l'espèce ?

3. Liste d'informations intéressantes sur les herbiers marins

Ici sont listé un ensemble d'information, records intéressant à connaître pour la culture « herbier marins » issue de (Mckenzie & Yoshida 2009) :

- ✓ Plus d'un milliard de personnes vivent à moins de 50 km des herbiers marins. Plusieurs millions obtiennent des protéines animales provenant de la faune associée aux herbiers.
- ✓ La couverture globale des herbiers marins représente entre 0,1 à 0,2% de la surface des océans.
- ✓ Un hectare d'herbier peut absorber 1,2 kilo de nutriment par année, équivalent aux rejets de 200 personnes.
- ✓ Un hectare d'herbiers peut séquestrer 830 kilos de carbone par an, soit l'équivalent de l'émission en CO₂ d'une voiture sur 3350 kilomètres. Ils seraient responsable de 12% du carbone organique stocker dans les océans.
- ✓ Un mètre carré d'herbier marin peut produire plus de 10 litres d'oxygène par jour.
- ✓ Certaines espèces sont capables de remplacer toutes leurs feuilles en moins de 14 jours (turnover).
- ✓ La productivité de certaines zones d'herbiers marins dans le nord de l'Australie est supérieure à la productivité des forêts de mangrove, des forêts terrestres ou des prairies.
- ✓ La seule espèce de phanérogame marine classée en danger est *Halophila johnsonii* en Floride (Etats unis).
- ✓ Un plant d'herbier marin en Méditerranée aurait 6000 ans (*Posidonia oceanica*).
- ✓ Le record de profondeur est de 86 mètres pour l'espèce *Halophila decipiens*. Ce record a été observé au nord de Maurice sur l'île de Saint Brandon (Cargados Carajos Shoals).
- ✓ Les herbiers marins produisent les plus longs grains de pollen du règne végétal.
- ✓ Certaines espèces peuvent perdre jusqu'à 50% de leur teneur en eau (marée basse) et survivre tout de même.
- ✓ En Alaska, les herbiers marins restent gelés et dans un état de dormance pendant l'hiver. Ils commencent à croître à nouveau lors du dégel.
- ✓ Le plus grand plant d'herbier mesurerait 7.3 mètres (*Zostera caulescens*, Japon)
- ✓ 40.000 graines d'*Halodule uninervis* ont été trouvées dans seulement 1 mètre carré (Floride, Etats-Unis).
- ✓ Même si la totalité des parties foliaires est consommée ou arrachée, la plante pourra repousser.

Références bibliographiques

- Alongi DM (1998) Coastal ecosystem processes
- Arber A (1920) Water Plants, a study of Aquatic Angiosperm (Cambridge Univ press, Ed.)
- Beer S, Waisel Y (1979) Some photosynthetic carbon fixation properties of seagrasses. *Aquat Bot* 7:129–138
- Boudouresque CF, Bernard G, Bonhomme P (2006) Préservation et conservation des herbiers à *Posidonia oceanica*. Ramoge pub:200
- Cook CDK (1990) Aquatic Plant Book. SPB Academic Publishin, The Hague
- Duarte CM (2000) Marine biodiversity and ecosystem services: an elusive link. *J Exp Mar Bio Ecol* 250:117–131
- Gacia E, Duarte CM (2001) Sediment Retention by a Mediterranean. *Estuar Coast Shelf Sci* 52:505–514
- Green EP, Short FT (2003) World atlas of seagrasses. Univ of California press
- Hendriks IE, Sintes T, Bouma TJ, Duarte CM (2008) Experimental assessment and modeling evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle trapping. *Mar Ecol Prog Ser* 356:163–173
- Jeu de Grissac A, Boudouresque CF (1985) Rôles des herbiers de phanérogames marines dans les mouvements des sédiments côtiers: les herbiers à *Posidonia oceanica*. Les aménagements côtiers la Gest du littoral, Coll Pluridiscip Fr océanographie:143–151
- Kuo J, Lee Long WJ, Coles RG (1993) Occurrence and fruit and seed biology of *Halophila tricostata* Greenway (Hydrocharitaceae). *Mar Freshw Res* 44:43–57
- Larkum AWD, Hartog C Den (1989) Evolution and biogeography of seagrasses. In: *Biology of seagrass*. Amsterdam, p 112–156
- Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (2006) *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*.
- Lent F Van, Verschuure JM (1994) Intraspecific variability of *Zostera marina* L. (eefgrass) in the estuaries and lagoons of the southwestern Netherlands. II. Relation with environmental factor. *AquBot* 48:59–75
- Mckenzie L, Yoshida R (2009) Seagrass-Watch. In: *Proceedings of a Workshop for Monitoring Seagrass Habitats in Cape York Peninsula, Queensland*.p 60
- McMillan C, Soong K (1989) An annual cycle of flowering, fruiting and seed reserve for *Halophila decipiens* Ostenfeld (Hydrocharitaceae) in Panama. *Aquat Bot* 34:375–379
- Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Olyarnik S, Short FT, Waycott M, Williams SL (2006) A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56:987
- Pergent G (1990) Lepidochronological analysis of the seagrasses *Posidonia oceanica* (L.) Delile: a standardized approach. *Aquat Bot* 37:39–54
- Short F, Carruthers T, Dennison W, Waycott M (2007) Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:3–20
- Tussenbroek BI Van, Monroy-Velazquez LV, Solis-Weiss V (2012) Meso-fauna foraging on seagrass pollen may serve in marine zoophilous pollination. *Mar Ecol Prog Ser* 469:1–6
- Widdows J, Pope ND, Brinsley MD, Asmus H, Asmus RM (2008) Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Mar Ecol Prog Ser* 358:125–136

CHAPITRE 2

Présentation de la zone d'étude



1. La Réunion

1.1 Contexte géographique et géologique

L'île de La Réunion est située dans le sud-ouest de l'océan Indien (SOOI), à 300 km au nord du tropique du Capricorne ($53^{\circ}32' E$, $21^{\circ}07' S$). La Réunion fait partie de l'archipel des Mascareignes (avec l'île Maurice et Rodrigue). Elle trouve son origine dans l'existence d'un point chaud perçant la plaque continentale africaine (Fig. 2.1). Cette jeune île (environ 3 millions d'années) d'origine volcanique (Duncan et al. 1989) est la conséquence de l'accumulation de produits éruptifs (basalte) prenant base à -4000 m. Forte de ses 2512 km², La Réunion est de forme elliptique et présente une très forte topographie avec 3 cirques : (Cilaos, Mafate et Salazie). Elle se caractérise par deux complexes volcaniques juxtaposés : Le piton des neiges (3070 m) actuellement inactif, et le piton de La Fournaise (2632 m) toujours actif. La Réunion présente les caractères d'une île haute tropicale, façonnée par un réseau hydrographique dense avec des ravines espacées en moyenne de 300 mètres (Join 1991) responsables d'une érosion intense.

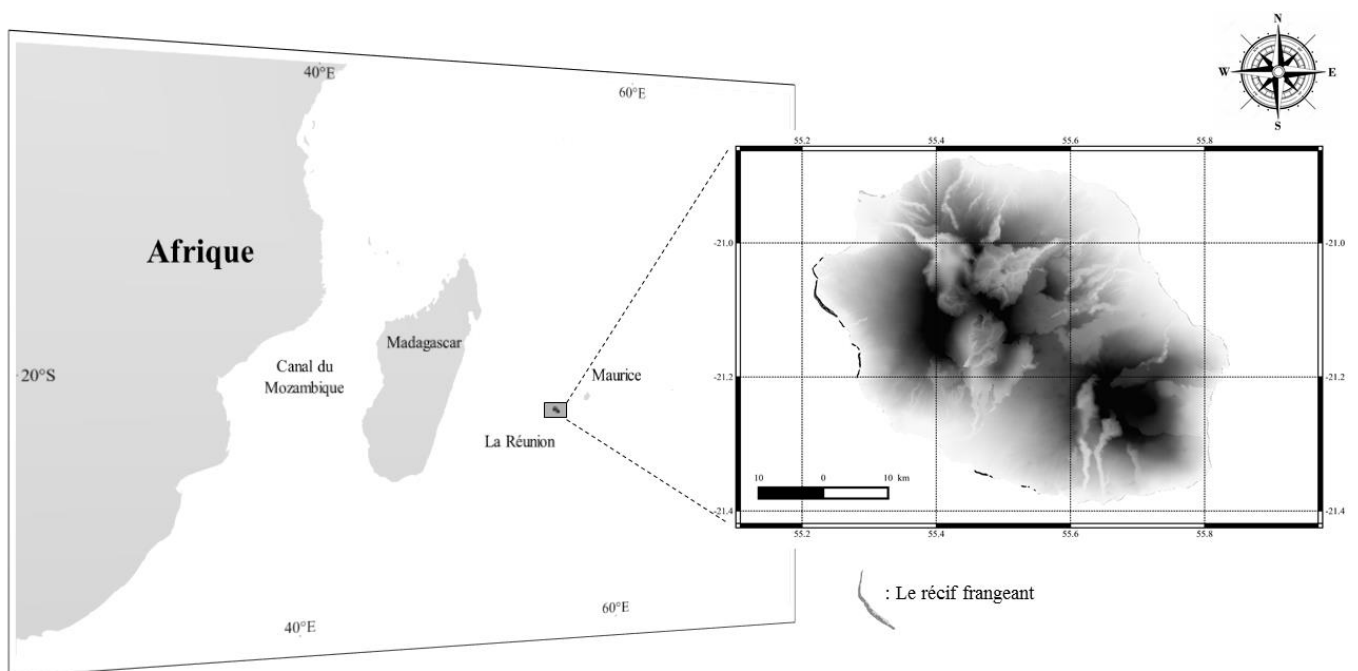


Figure 2.1. Localisation de La Réunion dans l'ouest de l'océan Indien

1.2 Les facteurs climatiques

La Réunion bénéficie d'un climat de type tropical humide caractérisé par l'alternance de deux saisons résultant d'une inversion des vents et courants océaniques. L'été austral (octobre à mars) se définit comme chaud et humide et l'hiver austral (avril à septembre) est plus frais et sec (Conand et al. 2007).

1.2.1 Les vents

L'île de La Réunion est située en zone d'alizés, générés par le gradient entre les hautes pressions subtropicales et basses pressions équatoriales. Ces vents sont forts et soutenus soufflent du secteur sud-sud-est à est-sud-est (Fig. 2.2). Les alizés prédominent toute l'année et viennent longer les côtes est et ouest de l'île. De manière générale, ils se renforcent vers 09h00 et s'affaiblissent dès 16h00 (Cordier 2007). Durant l'hiver austral (mai – octobre), les alizés sont relativement constants (Gabrié & Montaggioni 1986). Alors que l'été austral (novembre – avril) se définit par des vents plus faibles avec des périodes de calme plus fréquentes.

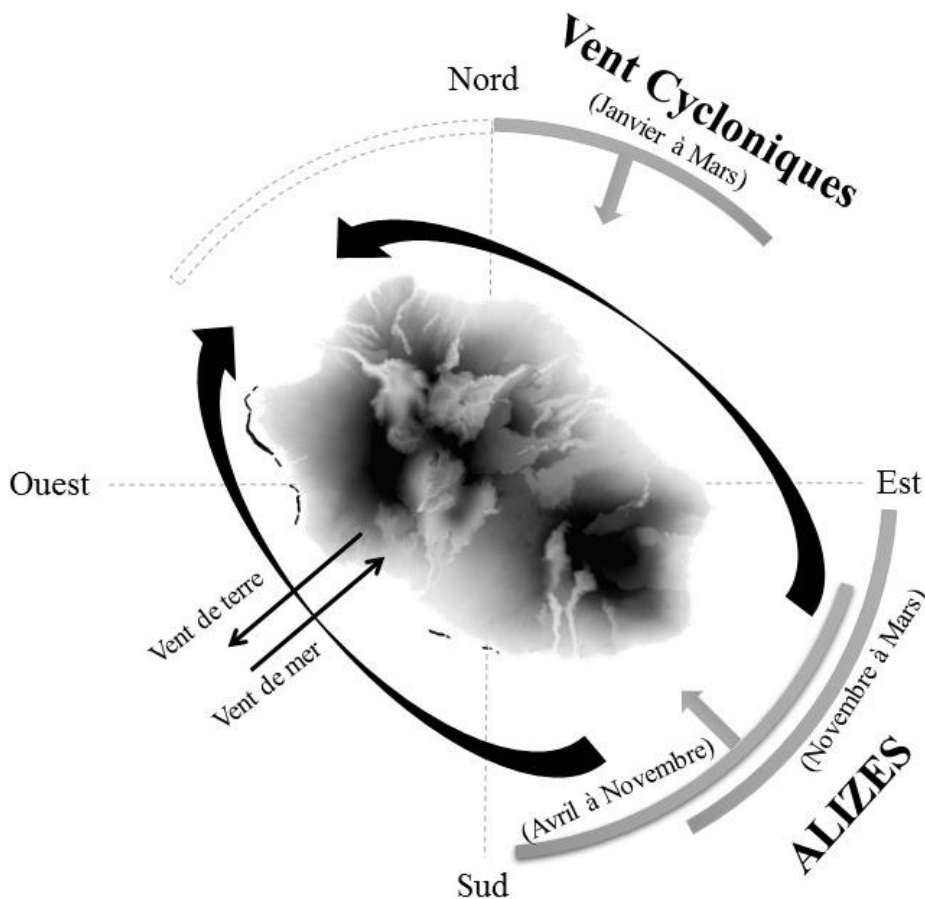


Figure 2.2. Les différents régimes de vents à La Réunion (d'après Gabrié et Montaggioni, 1986)

1.2.2 La température de l'air

La zone littorale de l'île bénéficie de températures moyennes annuelles relativement élevées (Fig. 2.3). Le long de la côte ouest, l'amplitude moyenne annuelle est de 6,2 °C (données de la station trois bassins entre 1988 et 2015), et représente l'alternance entre saisons chaude (température maximale moyenne en février de 28,3 °C) et froide (température minimale en juillet de 22,3 °C). Une tendance à l'élévation de la température peut être constatée sur la Figure 2.4.

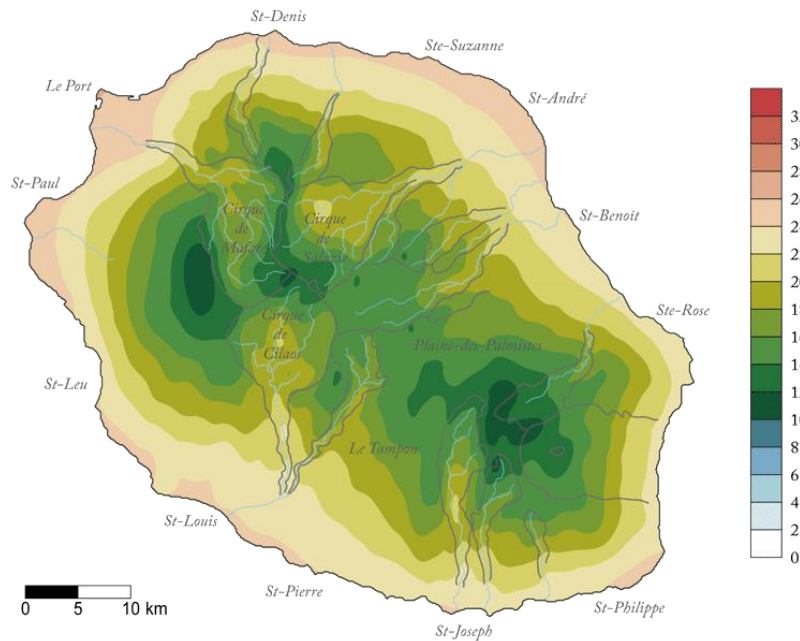


Figure 2.3. Illustration des températures annuelles moyennes sur La Réunion (source Météo France)

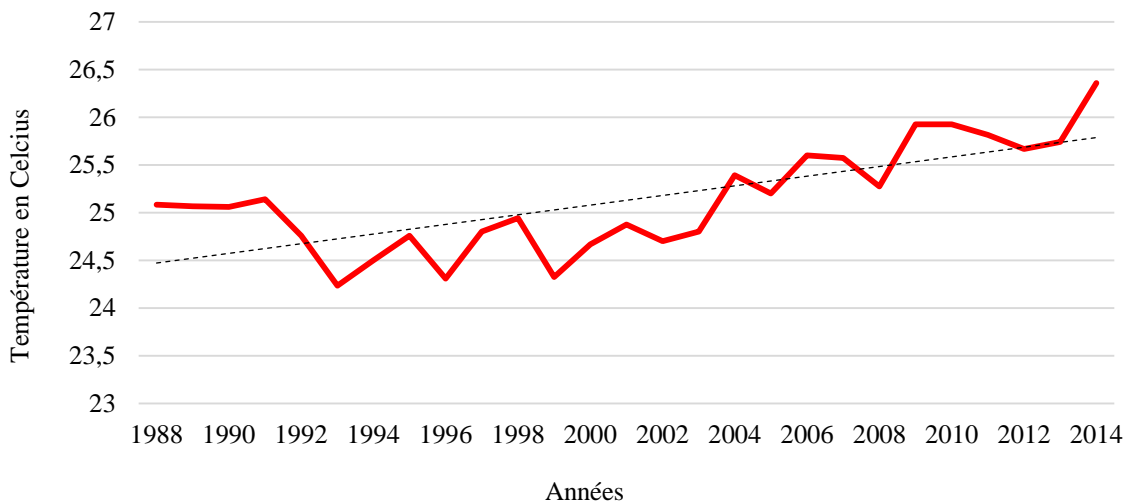


Figure 2.4. Évolution de la température moyenne de l'air de 1988 à 2014 sur la station de Pointe trois bassins

1.2.3 Pluviométrie et hydrographie

La topographie de La Réunion est à l'origine de la dissymétrie de son régime pluviométrique (Fig. 2.5), entre le versant oriental humide (au vent), et le versant occidental sec (sous le vent) où se situe le récif corallien de type frangeant. La pluviométrie est plus importante pendant l'été austral et moindre en hiver austral (Fig. 2.6). Le réseau hydrographique réunionnais est représenté par 13 rivières pérennes. Néanmoins le débit de ces cours d'eau est très variable. Ils coulent de manière sporadique lors des fortes pluies avec des débits allant jusqu'à $1200 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$. Les épisodes de fortes pluies (dépression tropicale ou cyclone) peuvent avoir une influence néfaste sur les récifs coralliens (ex : turbidité, matériel d'origine terrestre, salinité ; Scopélitis et al. 2009). Une période de pluviométrie assez faible est constatée durant l'ensemble de l'étude (2013 et 2014) suivie d'une importante augmentation début 2015.

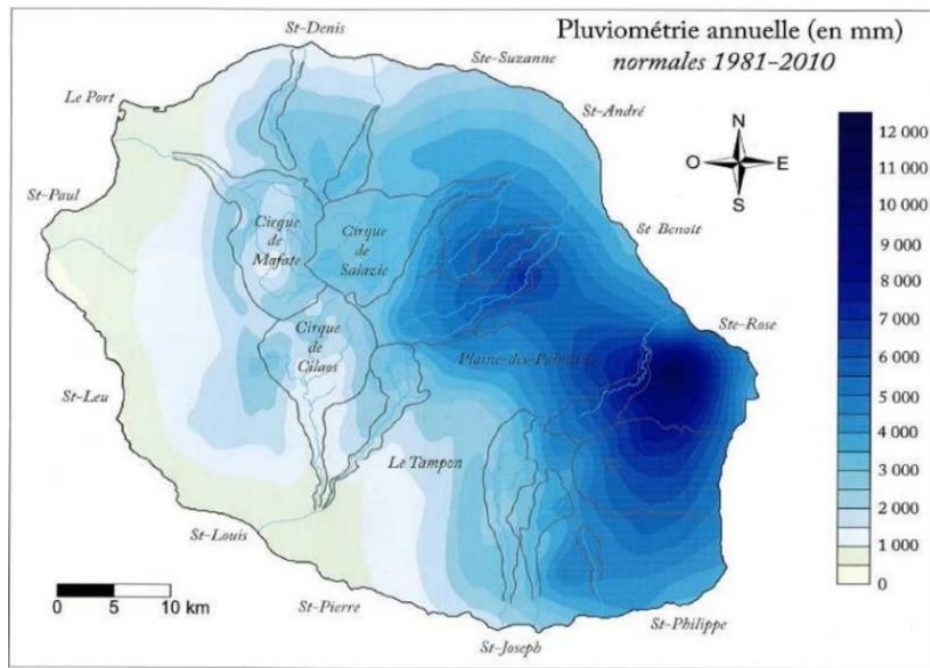


Figure 2.5. Pluviométrie annuelle sur La Réunion entre 1981 et 2010 (source Météo France)

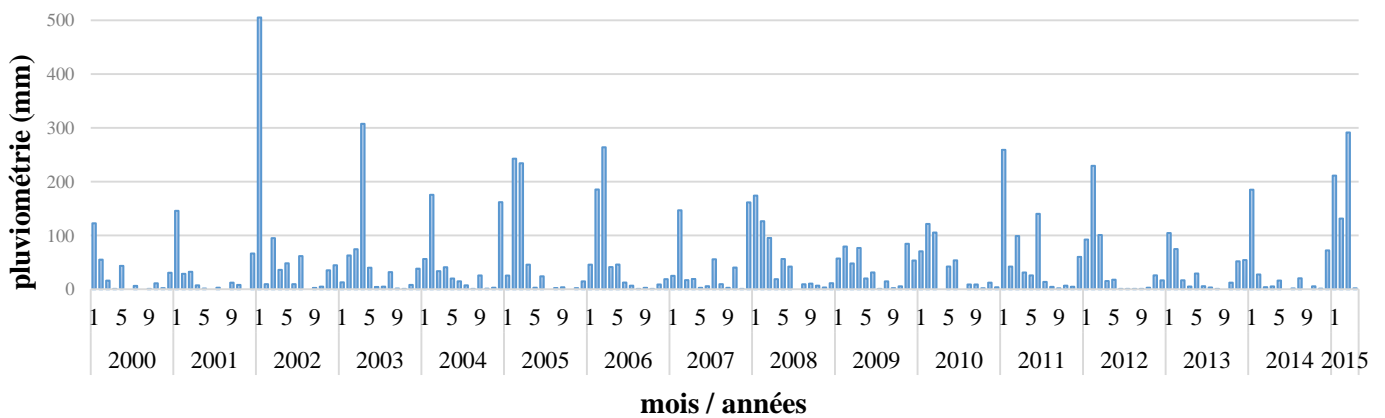


Figure 2.6. Évolution de la pluviométrie mensuelle entre 2000 et 2015 sur la station Pointe trois bassins

1.3 Les facteurs océaniques

1.3.1 Les marées

Les marées enregistrées à La Réunion sont de type semi-diurne à inégalité diurne. L'onde de marée arrive en provenance du sud. Les amplitudes maximales enregistrées sont de 0,1 et 0,9 m pour les marées de mortes-eaux et de vives-eaux respectivement (Cordier 2007). En dehors de ces forts coefficients de marée, les marnages moyens à La Réunion sont de 0,4 à 0,6 mètre pour les vives eaux et de 0,1 à 0,3 m pour les mortes-eaux. Il est à noter que l'effet des marées peut être masqué ou amplifié par des facteurs météorologiques comme le vent, les fortes houles, ou des marées barométriques (dépression ou anticyclone). De manière exceptionnelle, la présence de hautes pressions peut créer une anomalie négative du niveau marin et par conséquent accentuer l'effet de la marée basse (Mouquet et al., 2016, submitted – annexe 4). Ce phénomène viendrait accentuer l'exondation des organismes benthiques sessiles du complexe récifal.

1.3.2 Houles

La Réunion subit trois types de houle (Troadec 1991), illustrés dans la figure 2.7:

- Les houles d'alizés : Elles sont les plus fréquentes et persistent sur l'ensemble de l'année. Ce sont des houles de secteur sud-est. Les périodes enregistrées sont assez faibles (entre 9 et 10 secondes) et avec des hauteurs maximales de 3,5 m. Leur régime suit le schéma des variations saisonnières des alizés ; avec une énergie relativement faible entre novembre et avril (0,5 m) et un renforcement entre mai et octobre avec des houles atteignant parfois 3,5 m de hauteur.
- Les houles australes : Ces houles se caractérisent par une forte énergie et peuvent se manifester toute l'année. Elles sont issues de dépressions australes formées à 3000 km dans le sud-ouest de l'océan Indien entre la pointe de l'Afrique et l'archipel du Prince Edward. Leur secteur est sud-ouest, concernant principalement le littoral occidental. Les houles générées atteignent 3 mètres en moyenne avec des valeurs maximales de 8 à 10 mètres et de très grandes longueurs d'onde (période 12 à 20 secondes). Ces houles peuvent être très destructrices pour le littoral réunionnais.
- Les houles cycloniques : Comme leur nom l'indique elles sont associées au passage d'un cyclone. Elles sont violentes (hauteur de 4 m en moyenne avec une période de 13 secondes), mais sont plus rares et leur durée ne dépasse rarement les 48 h.

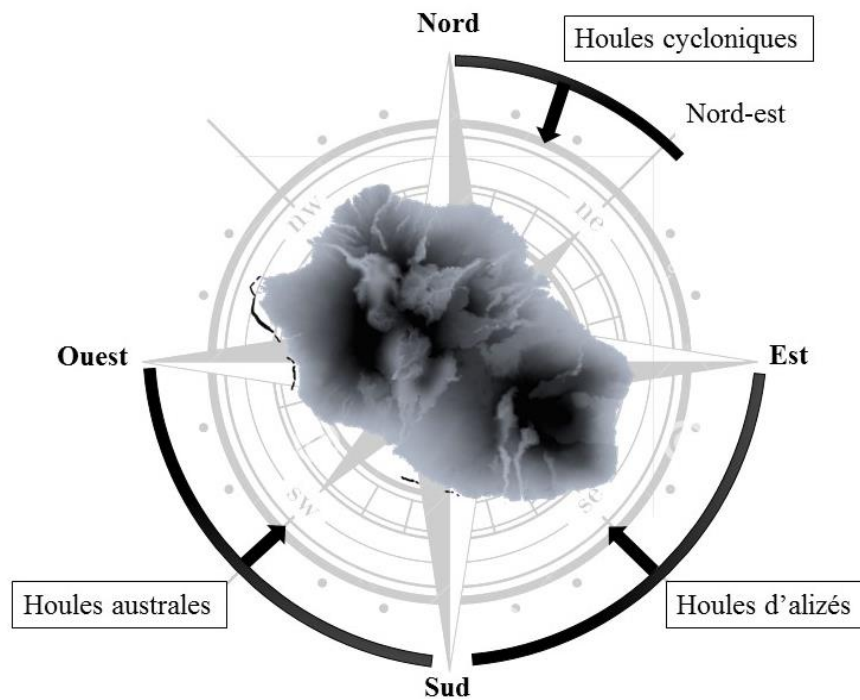


Figure 2.7. Régimes de houle sur l'île de La Réunion (d'après Troadec, 1991)

1.3.3 Les courants

Les courants englobants sont encore mal connus aux alentours de La Réunion. Néanmoins une étude centrée sur La Réunion et pilotée par l'Ifremer a été menée pour modéliser les courants à différentes échelles (SOOI, régionale et locale). Les résultats sont illustrés sur la figure 2.8. Jusque-là seules des hypothèses émises par Letourneur (1992) suggéraient une courantologie côtière de direction générale sud-nord qui résulterait de l'effet de vents dominants d'alizés.

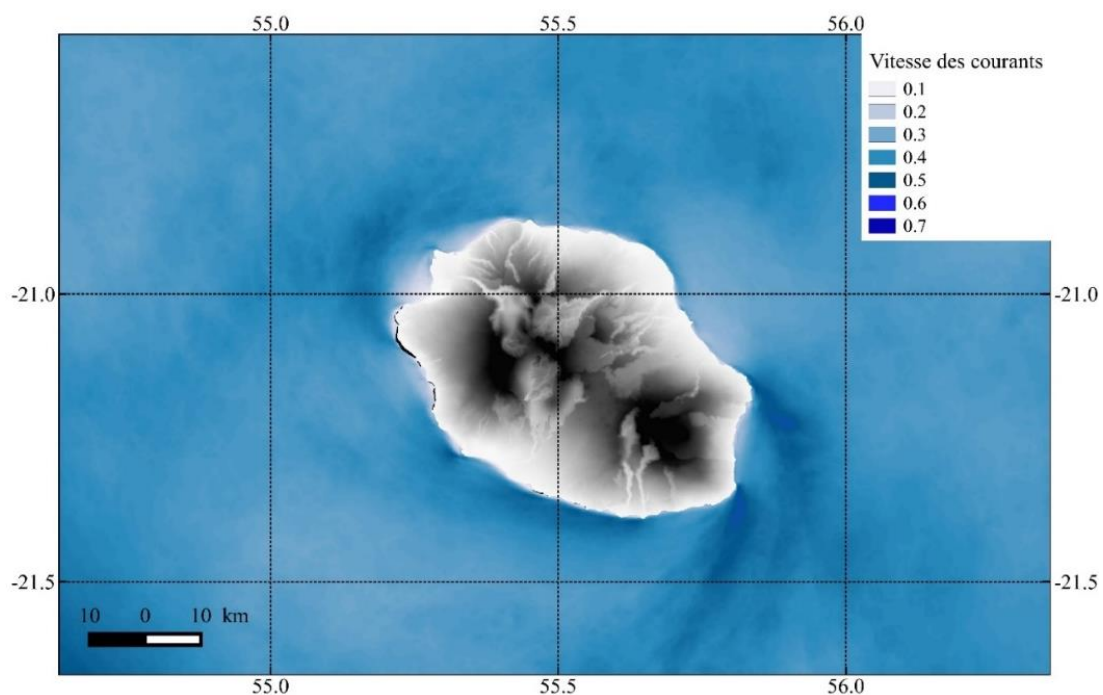


Figure 2.8. Vitesse des courants (m.s^{-1}) autour de La Réunion (HYDRORUN, maille de 100 m)

1.3.4 La température et salinité des eaux de surface

La structure hydrologique verticale des eaux océaniques entourant La Réunion révèle des températures relativement homogènes (isotherme à 22,8 °C) sur 100 mètres de profondeur en période hivernale (Gamberoni et al. 1984). La période estivale est représentée par une couche plus étroite (50 m), une moyenne de température plus élevée (26,8 °C), mais une salinité moyenne identique (Fig. 2.9). Les températures océaniques de surface sont maximales à la fin de l'été austral (février-mars) et minimal à la fin de l'hiver austral (août-septembre ; Donguy & Meyers 1996). De par sa situation géographique (éloignée des masses continentales), La Réunion présente des caractéristiques climatiques sensiblement modifiées par l'effet régulateur des masses d'eau océaniques (Faure & Montaggioni 1980). Par conséquent, les variations de températures de surface sont d'amplitude restreinte (5 °C). Durant l'été austral, le réchauffement des masses d'eau océaniques, associé à de basses pressions atmosphériques peut rendre la SOOI instable (cyclones et dépressions tropicales). Il est à noter que les eaux du complexe récifal montrent des variations diurnes (~ 2 °C) et saisonnières plus importantes (de 8 à 9 °C). Ceci est la conséquence de la faible profondeur du récif (<1,5 m). La salinité y est également variable avec une moyenne de 34,7. La diminution et les variations sont imputables à la décharge des nappes phréatiques ou au ruissellement pluvial.

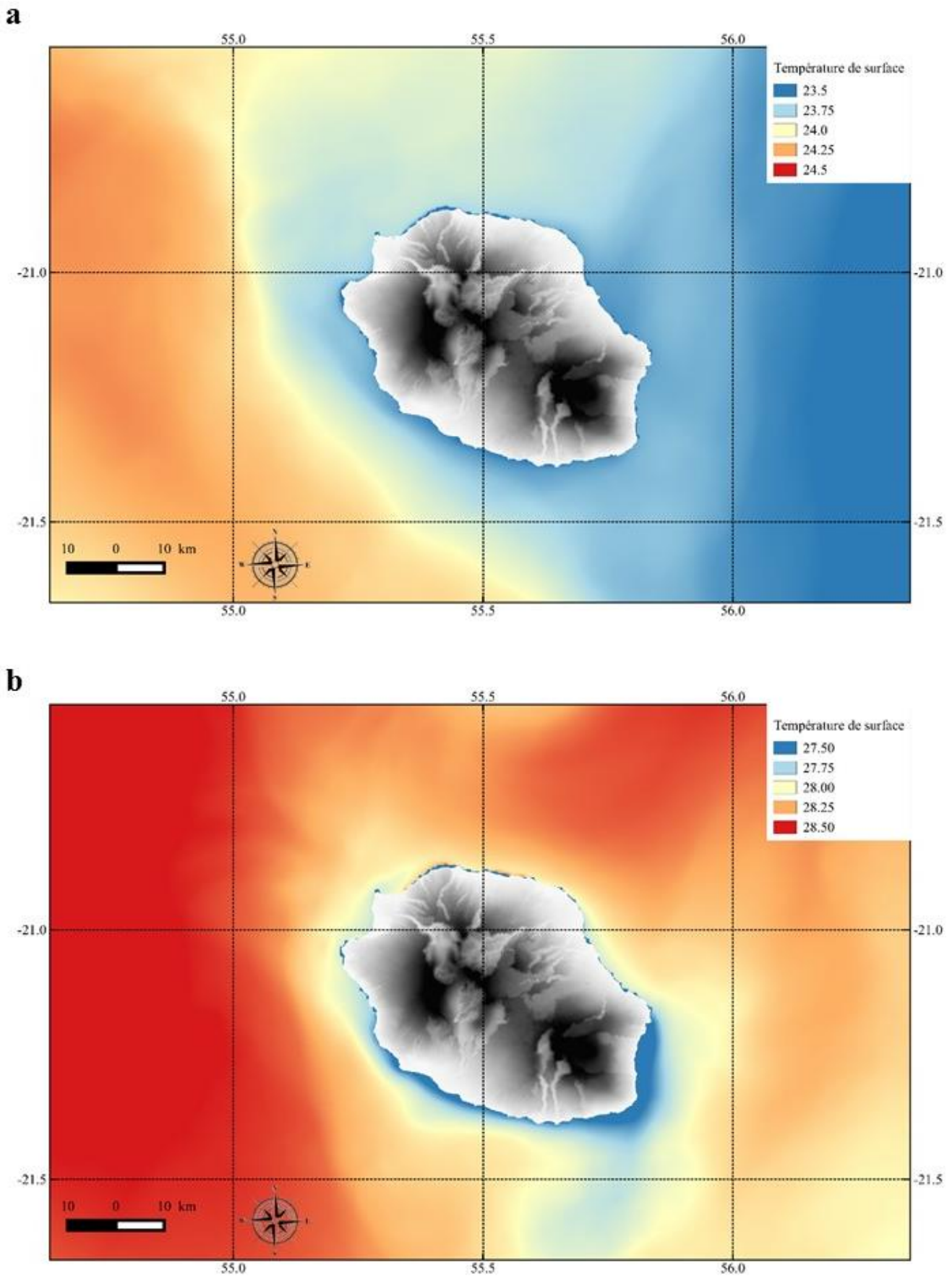


Figure 2.9. Évolution des températures de surface (modélisées de 2006) entre l'hiver austral (a) et l'été austral (b) aux alentours de La Réunion (réalisée d'après les données d'HYDRORUN)

2. Les récifs coralliens de La Réunion

Les récifs coralliens sont répartis sur le littoral occidental de l'île de La Réunion (Fig. 2.10). La côte ouest décrit les conditions environnementales propices au développement d'un récif corallien:

- ✓ Lumière : eaux claires et faibles profondeurs
- ✓ Températures : eau comprise entre 22° et 30 °C toute l'année
- ✓ Salinité : pluviométrie faible
- ✓ Hydrodynamisme : côte sous le vent, régime modéré

L'origine des édifices coralliens sur le littoral occidental est relativement récente (8000 ans). Ils forment une ceinture discontinue de 25 km de long (Montaggioli & Faure, 1980). Les récifs coralliens représentent 12 km² et se découpent en quatre principaux complexes récifaux de type frangeant (du Nord au Sud) :

- Complexe récifal de l'Ermitage / La Saline (a)
- Complexe récifal de Saint-Leu (b)
- Complexe récifal d'Etang Salé (c)
- Complexe récifal de Saint Pierre (d)

Ces récifs sont de type frangeant, défini comme une formation bioconstruite contre une terre émergée non récifale ou contre un récif émergé. Ils sont directement accolés au littoral et peuvent être séparés de la côte par un chenal (Kolasinski 2009).

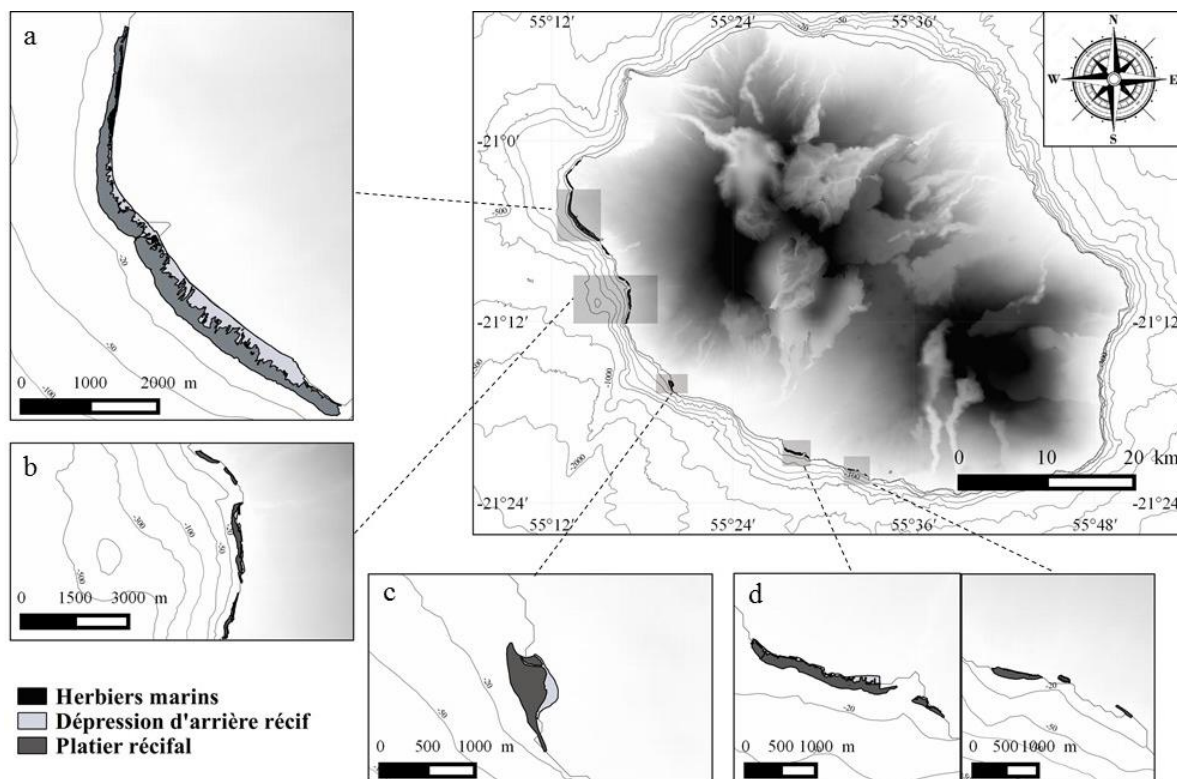


Figure 2.10. Localisation des récifs coralliens sur le littoral ouest de l'île de La Réunion ; a : le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline, b : Saint Leu, c : Etang Salé et d : Saint Pierre

3. Sites d'études

3.1 Le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline

L'ensemble de l'étude se cantonnera uniquement au complexe récifal de l'Ermitage / La Saline. Ce complexe constitue la plus importante formation récifale de l'île avec 48% de la surface totale des complexes récifaux (Naim et al. 2000) soit 150 hectares de platier et 81 hectares de dépressions d'arrière récif. Il s'étend sur 8 km, de l'embouchure de la ravine Saint Gilles à celle de la ravine Trois Bassins (Fig. 2.11). De la confluence de la ravine de l'Ermitage et de la Ravine de La Saline résulte la « passe de l'Ermitage ». Cette passe scinde le complexe récifal en deux : le récif de l'Ermitage (au nord) et le récif de La Saline (au sud).

Suivant un gradient côte-large, trois structures récifales sont identifiées (Fig. 2.12) :

- (1) l'ensemble post-récifal : caractérise la dépression d'arrière récif (DAR)
- (2) l'ensemble épi-récifal : caractérise le platier récifal (interne et externe)
- (3) l'ensemble fronto-récifal : caractérise la pente externe (les éperons et sillons)



Figure 2.11. Vue aérienne du complexe récifal de L'Ermitage / La Saline. Localisation des influences hydrologiques (google earth)

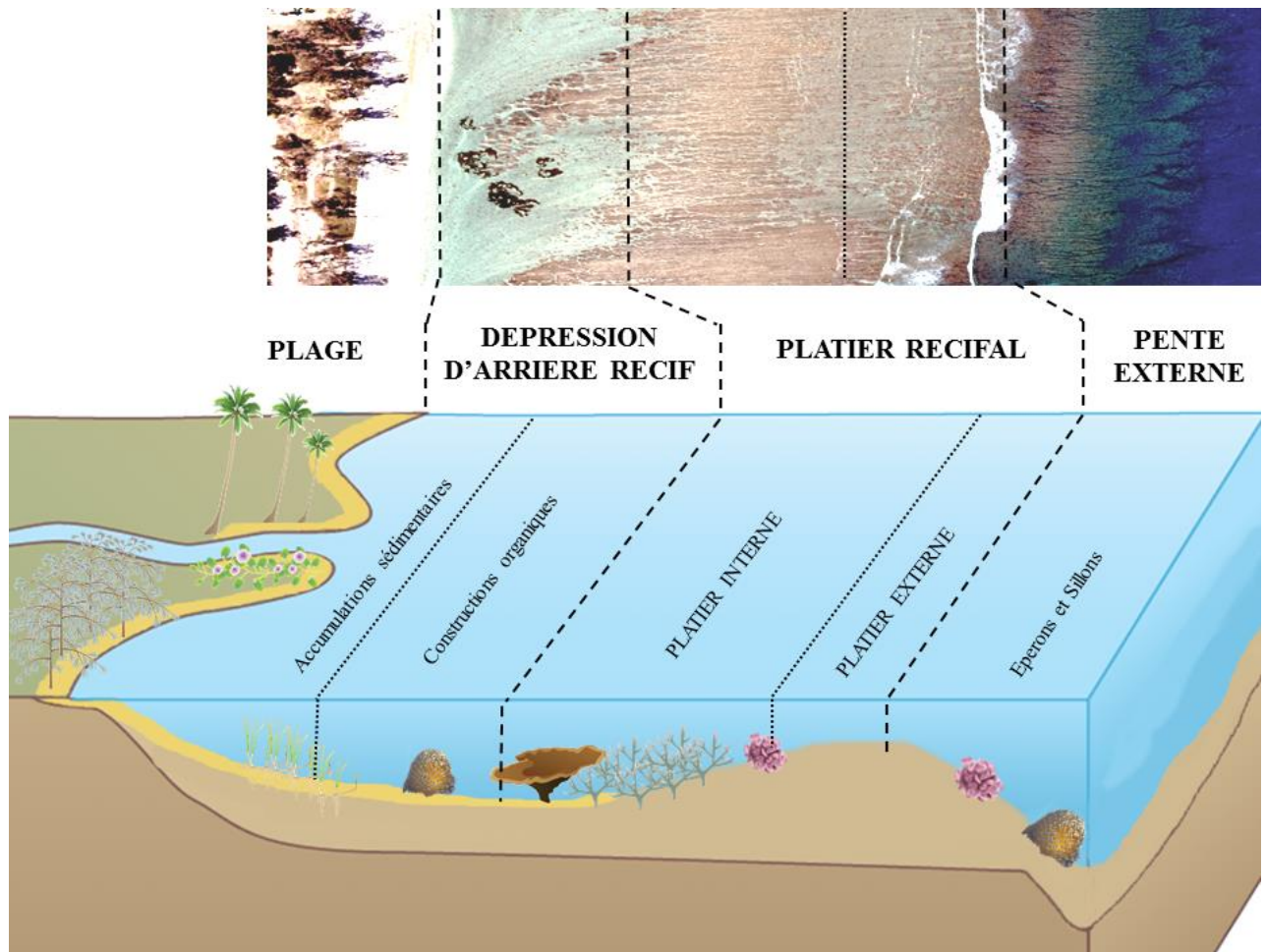


Figure 2.12. Représentation et illustration de la géomorphologie du complexe récifal de l'Ermitage / La Saline. (D'après ETIC 2005)

L'étude se focalisera principalement sur la zone de dépression d'arrière récif de trois sites couvrant le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline du nord au sud (Fig. 2.13). Ils ont été retenus sur plusieurs critères : 1- **leur surface** remarquable en herbier ; 2- **leur localisation** afin de couvrir l'ensemble du complexe récifal ; 3 – **leur accessibilité**. Le site nommé MNS se situe devant la station des maîtres-nageurs sauveteurs au nord du récif de l'Ermitage. Il caractérisera les herbiers au nord du complexe récifal. Le site nommé PAS se localise au niveau la passe de l'Ermitage et décrira la zone centrale du récif. Le site nommé PLA car localisé au niveau du restaurant Planch'alizé caractérisera les herbiers les plus au sud du récif de La Saline.

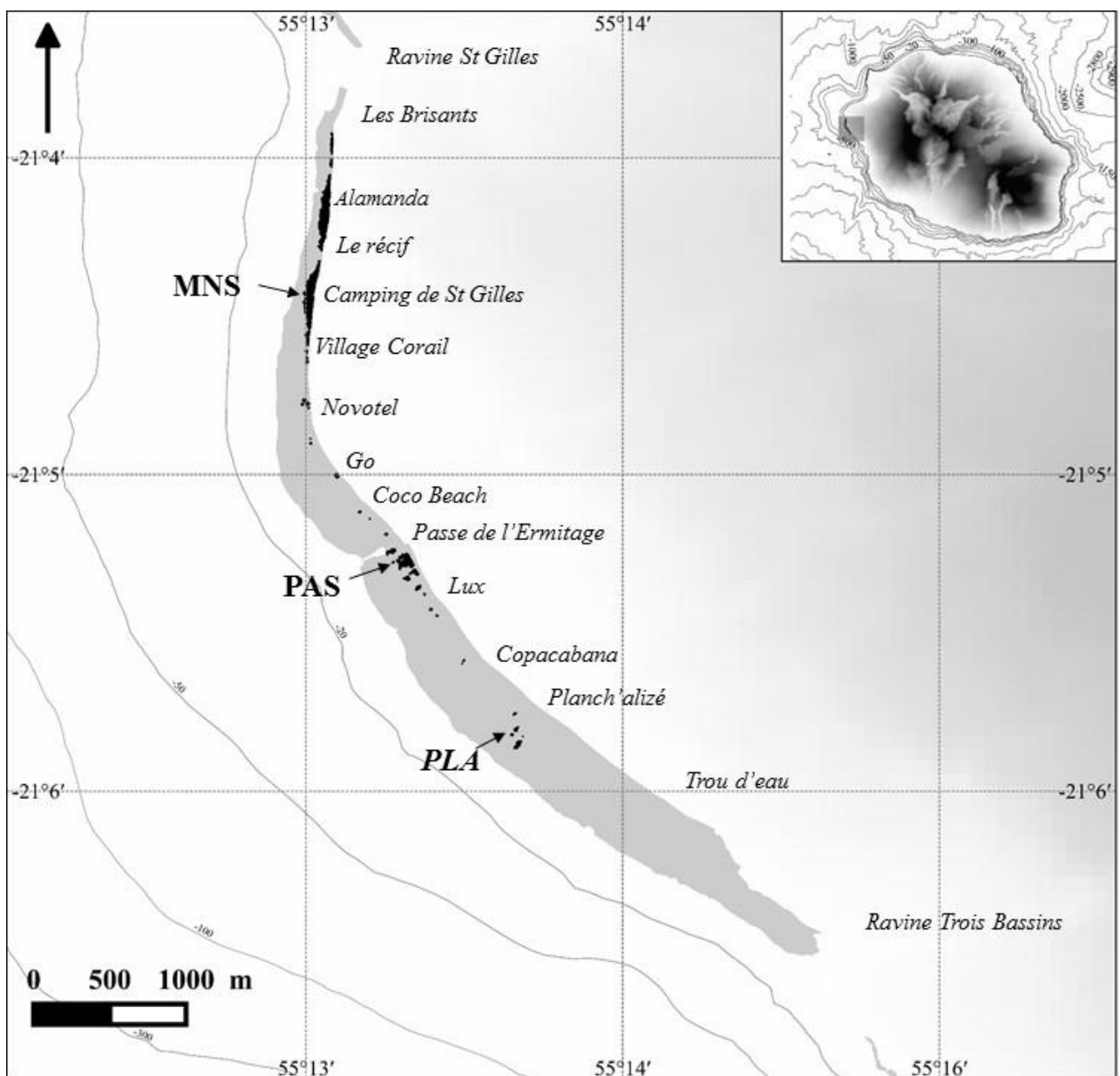


Figure 2.13. Carte de la localisation des trois sites d'étude : MNS, PAS et PLA (en gras) ainsi que des sites d'étude suivis historiquement par le laboratoire (mise à jour)

3.1.1 MNS

Le site MNS (poste maître-nageur sauveteur) est localisé au nord du récif de l'Ermitage ($21^{\circ} 4'10.16''S$; $55^{\circ}13'13.01''E$; Fig. 2.15A). Aucune étude n'a été réalisée auparavant sur ce site. Peu d'informations concernant la zone ont été archivées. Seule la localisation des herbiers réalisés par la Réserve Marine et la caractérisation des habitats benthiques par cartographie (projet CAREX ; non publié) est recensée.

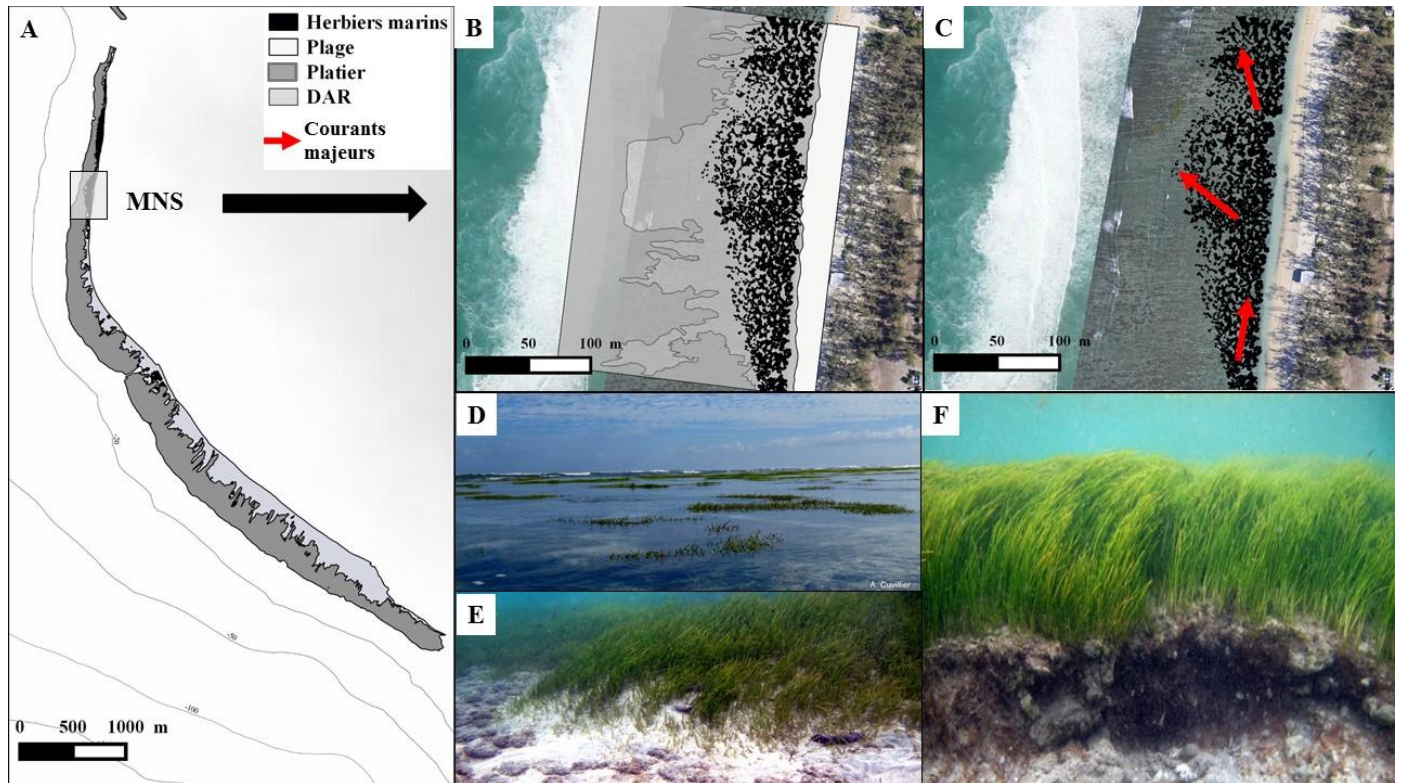


Figure 2.14. Localisation et illustration du site MNS ; A : localisation sur le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d'arrière récif) ; C : orthophotographie (janvier 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D : émergence des herbiers à marée basse ; E : limite d'herbier « progressive » ; F : limite d'herbier « érosive »

Géomorphologie : Le site se distingue par un récif étroit (170 m) orienté vers le nord-ouest. L'ensemble épi-récifal est constitué d'un platier compact de faible extension, suivi d'un platier à alignement transversal particulièrement bien développé (signe d'un hydrodynamisme intense) et de zones nécrosées. Le platier à éléments dispersés abrite de grosses colonies coralliennes de *Porites lutea* éparées ainsi que de *Sinularia* sp. La zone de dépression d'arrière récif est très étroite (10 à 60 m). La granulométrie est grossière sur l'ensemble du site, mais des accumulations de sédiment plus fin sont observées dans les herbiers et en limite progressive d'herbier (Fig. 2.14E). La profondeur du site est faible (moins de 1 mètre). À marée basse, beaucoup de patches d'herbier émergent (partie supérieure des feuilles) de façon récurrente (Fig. 2.14D). L'apparition d'une dalle corallienne est observée en limite de plage sur la partie à l'extrême sud du site.

Courantologie et hydrodynamisme : Le récif étant étroit, la barrière physique contre les houles est particulièrement diminuée. Ainsi l'hydrodynamisme interne au récif est très dépendant de l'hydrodynamisme externe. En période calme, un courant de sud de $0,1 \text{ m.s}^{-1}$ est observable (cf chapitre 3). Une évacuation des eaux se fait par une « fausse passe » (Fig. 2.14C). Les eaux proches de la plage continuent vers le nord. En période de forte houle, la moyenne des courants est plus faible ($0,08 \text{ m.s}^{-1}$), résultat d'un hydrodynamisme chaotique. Des pics de 3 m.s^{-1} sont observés, témoignant de « pulses » extrêmement violents, forcés par l'entrée de l'énergie de la houle sur le site. Par conséquent le site subit un stress physique de façon récurrente.

Caractéristiques physico-chimique : Aucune analyse des eaux sur le site n'a été réalisée sur le site avant ce travail. Les résultats physico-chimiques issus de l'étude de la productivité des herbiers (chapitre 3) dévoilent des concentrations en phosphates relativement importantes à MNS ($0,32 \mu\text{mol.L}^{-1}$). Les teneurs en nitrate et ammonium sont de l'ordre de $0,26$ et $0,31 \mu\text{mol.L}^{-1}$ respectivement. De par les entrées d'eau océanique, la température de l'eau sur le site est proche de la température des eaux côtières de surface. Elle varie entre $24 \text{ }^\circ\text{C}$ en hiver austral et $30 \text{ }^\circ\text{C}$ en été austral.

Les herbiers marins : La forme et l'organisation des patchs (banquette) d'herbiers marins sont très irrégulières sur le site MNS. Les patchs d'herbier sont longs et étroits, présentant de nombreuses inclusions (petit trou sans herbier). La canopée y est cependant très développée. Aucun front herbier/corail n'est observé, malgré la présence de quelques *Porites lutea* au sein même de certains patchs d'herbier. Plusieurs observations de jeunes tortues vertes (*Chelonia midas*) témoignent de la présence de méga-herbivore sur le site. Néanmoins ces observations sont très occasionnelles, l'épaisseur de la colonne d'eau pouvant être un frein à leur déplacement.

3.1.2 PAS

La passe de l'Ermitage constitue une discontinuité majeure de la structure récifale. Elle scinde le complexe récifal de l'Ermitage et de La Saline. L'étude se focalisera sur la partie sud de la passe de l'Ermitage. Le site PAS est à $21^\circ 5'7.03''\text{S}$ de latitude et $55^\circ 13'34.46''\text{E}$ de longitude (Fig. 2.15A). Ce site est caractérisé par la présence d'eau douce directement issue de l'écoulement de la ravine de l'Ermitage. Cette eau provient de la confluence ravine de l'Ermitage et de la Ravine de La Saline. Les eaux qui s'écoulent actuellement proviennent en grande partie des rejets de la station d'épuration de l'Ermitage. L'arrivée d'eau douce de façon quasi pérenne a permis la création d'une passe. Néanmoins la largeur de la passe observée aujourd'hui est le résultat d'un dynamitage du récif dans les années 1900, afin de laisser passer les bateaux plus facilement.

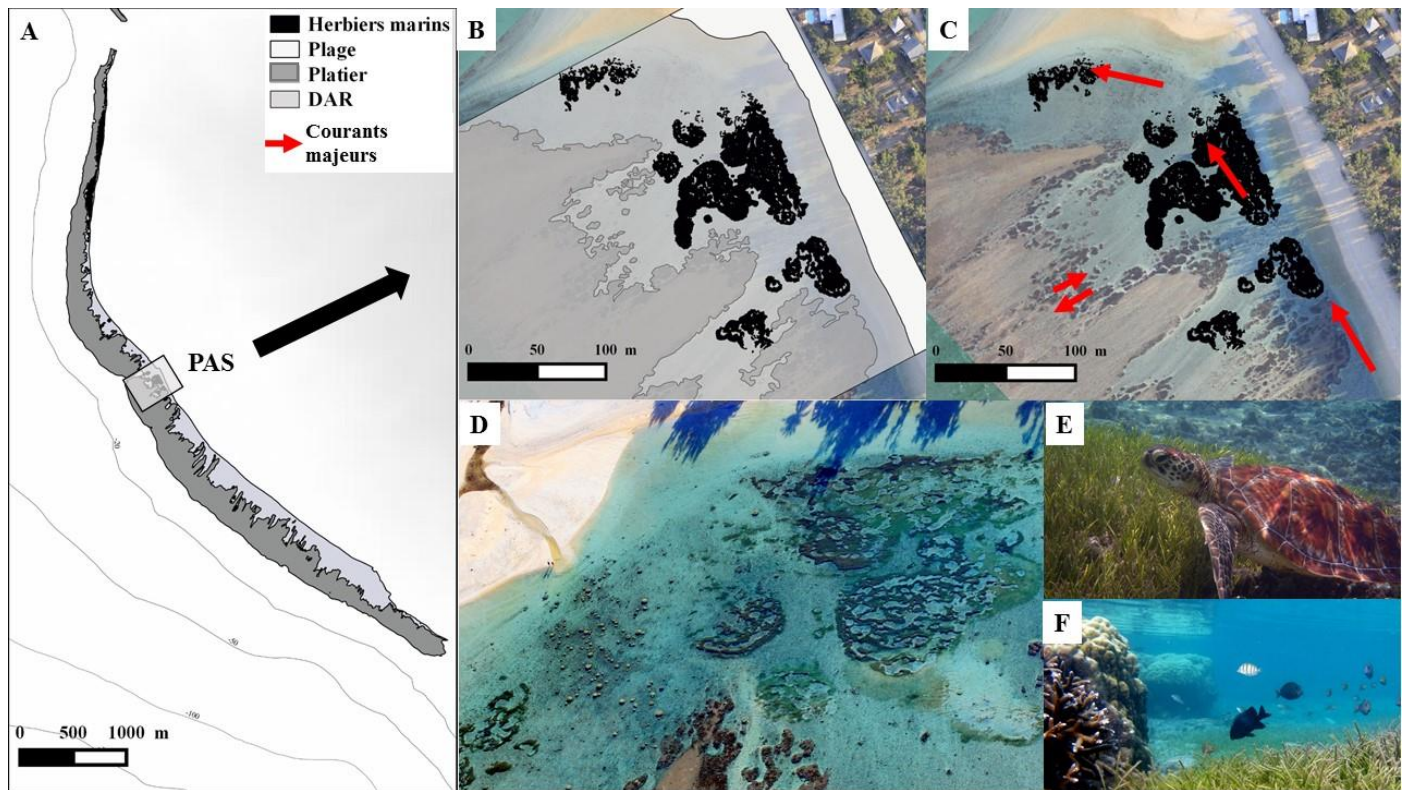


Figure 2.15. Localisation et illustration du site MNS ; A : localisation sur le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d'arrière récif) ; C : orthophotographie (janvier 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D : photo aérienne (janvier 2015), observation du champ de *Porites lutea*, des zones d'herbier au centre et de l'exutoire de la ravine ; E : observation de *Chelonia midas* ; F : front *Porites lutea* et *Acropora muricata* / *S. isoetifolium*

Géomorphologie : Le site PAS présente une largeur de récif importante (400 m). Le platier récifal se caractérise principalement par des champs d'Acropores très dégradés colonisés par des gazons algaux. Les zones dont la vitalité corallienne est « bonne » sont assez étroites et localisées en bordure de platier. Une « langue » de sable, formée par une accumulation sédimentaire, définit la limite entre les deux complexes récifaux (Fig. 2.15C). Elle peut émerger jusqu'à 100 mètres à l'intérieur du récif en marée basse. L'écoulement des eaux de la ravine se fait principalement sur la partie sud de cette langue. « L'embouchure » peut néanmoins se déplacer dans le temps. La dépression d'arrière récif parsemée de colonies coralliennes éparées peut s'étendre de 20 mètres (à l'extrémité sud) à 160 mètres de large.

Courantologie et hydrodynamisme : PAS se caractérise par un courant de vidange orienté vers le nord puis vers la passe (Fig. 2.15C). Le courant est relativement constant ($0,15 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$) et peut devenir très important en période de forte houle et de marée haute ($1,5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$). La largeur importante du récif protège le site contre les houles. Néanmoins de par son orientation sud-ouest, PAS est soumis directement aux houles australes. La profondeur est dans l'ensemble, importante sur le site (1,50 m). Elle peut dépasser 1,80 m en marée haute.

Caractéristiques physico-chimiques : Le site PAS est soumis à un apport constant d'eau douce directement par l'écoulement de la ravine, mais également par percolation au sein du récif. Le site est également le lieu de « vidange » du récif. Par conséquent les eaux récifales qui s'y écoulent sont dites « âgées ». Ce terme est relativisé par le temps court de renouvellement des eaux dans le récif (12 h ; Cordier, 2007). Toutefois, ces eaux ont pu subir l'ensemble des processus physico-chimiques du récif.

Les herbiers marins : Les patches d'herbiers sur le site de PAS sont plutôt réguliers et de forme circulaire. Trois zones d'herbiers sont observables. Les herbiers au sud du site subissent des courants parfois élevés. La présence du platier proche de la plage crée une zone d'entonnoir et accélère le déplacement de l'eau (« effet Venturi »). La zone d'herbier centrale (la plus importante) se retrouve dans la zone où la dépression d'arrière récif est la plus vaste. Une zone d'herbier au nord du site est également remarquable le long de la langue de sable. La zone est difficilement accessible. Le courant y est important, la profondeur est relativement conséquente (> 1,50 m) et la proximité de la zone de passe en fait une zone assez dangereuse. La présence de tortues marines (*Chelonia midas* et *Eretmochelys imbricata*) sur le site est couramment constatée (Fig. 2.15.E). La localisation par balise argos (étude en cours menée par Kélonia) démontre la présence de tortues vertes sur les herbiers pendant la nuit. Des traces d'herbivorie sont couramment constatées sur le site.

3.1.3 PLA

Le site de planch'alizé est localisé sur le récif de La Saline (21°05'02.5"S ; 55°14'17.9"E ; Fig. 2.17A). Historiquement, ce site est suivi depuis la fin des années 80 par le laboratoire et plus précisément par le Dr Pascale Cuet (Cuet 1989). Ainsi ce site, est caractérisé en tant que radiale de référence d'un milieu corallien dégradé.

Géomorphologie : Le site se distingue des deux autres par une plus importante largeur du récif (500 m ; Fig. 2.16B). Le platier est formé d'alignements coralliens transversaux, caractérisés par des colonies anastomosées sub-émergentes sur une centaine de mètres. Les coraux situés sous le niveau des plus basses eaux (marée de vives eaux) sont vivants (*Montipora circumvallata*, *Porites rus* et *Pocillopora damicornis*). La partie du platier à éléments dispersés (*Porites lutea*, et massif d'*Acropora* majoritairement) s'étale parfois jusqu'à la limite de plage.

Courantologie et hydrodynamisme : Le schéma classique de circulation des eaux récifales est perturbé par la présence d'un déversoir (« fausse passe »), qui draine une partie des eaux post-récifales en direction du milieu océanique (Mioche 1998; Fig. 2.16C). En effet, les eaux océaniques ayant pénétré la structure récifale autour du site se retrouvent dans le compartiment post-récifal et empruntent ce chenal-déversoir vers le large. Ce sont donc des masses d'eaux récifales sortantes qui prédominent sur le platier récifal. Malgré une distance de 1,5 km, la passe de l'Ermitage joue là encore un rôle de vidange des eaux. En effet un courant dominant vers le nord évacue les eaux de la DAR.

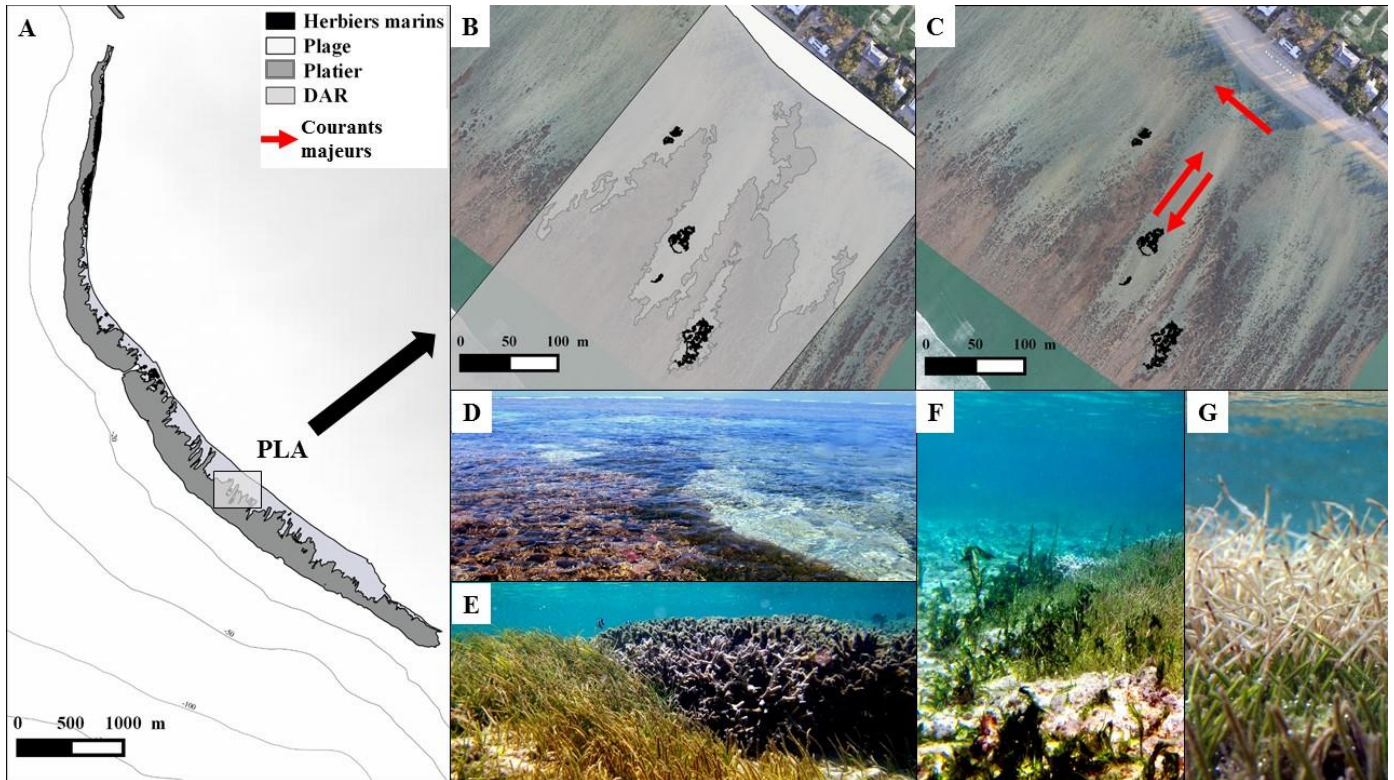


Figure 2.16. Localisation et illustration du site Planch'alizé ; A : localisation sur le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline ; B : vectorisation du platier et de la DAR (dépression d'arrière récif) ; C : orthophotographie (Aout 2014) et direction générale des courants (flèche rouge) ; D et E : illustration des zones de front herbier/corail ; F : bloom de cyanobactéries sur les herbiers en été austral ; G : effet de l'émergence et de la dissection durant les marées de vives eaux sur les herbiers

Caractéristiques physico-chimiques : Un gradient régulier de salinité (Chabanet et al. 1995) est observé entre la DAR ($34,68 \pm 0,15$) et le platier récifal ($35,13 \pm 0,11$; Cuet 1989). Cela indique l'arrivée d'eaux douces par des résurgences de la nappe. Le contexte hydrogéologique de la zone implique que les percolations des eaux douces sont plus importantes dans la DAR du récif de La Saline que dans l'arrière-récif de l'Ermitage (Join 1991). Les eaux récifales de la DAR et celles qui s'étendent sur le platier récifal de Planch'Alizés sont plus concentrées en nitrates et phosphates, témoignant d'apport anthropogéniques (engrais azotés, eaux usées). Ces apports relativement récents ont modifié de façon significative les communautés benthiques du site. Le site est défini depuis comme dystrophe (eutrophisation et communautés benthiques perturbées). La présence de cyanobactéries est remarquable, surtout en période d'été austral (Fig. 2.16.F).

Les herbiers marins : PLA est le site où la surface en herbier est la plus faible (entre 1412 et 814 m² durant l'étude ; Fig. 2.16B et C). Deux zones d'herbiers circulaires sont facilement accessibles en traçant une ligne droite vers le large, face au restaurant Planch'alizé. Deux petits patches sont observables plus au nord (apparus en 2012). Une plus grosse zone d'herbier est distinguable plus au sud, et se retrouve fortement enclavée dans le platier. Cette zone présente de nombreux fronts Herbier/Corail (Fig. 2.16D et E) où d'intéressantes relations trophiques sont observées (Cuvilier et al. 2015; chapitre 8). La présence de jeunes tortues marines (*Chelonia midas*) s'alimentant sur les herbiers est couramment

observée sur le site. Les reconnaissances photo réalisées par Kelonia (observatoire des tortues marines) démontrent la présence répétée d'un même individu.

4. Les herbiers marins de La Réunion

Dans le sud-ouest de l'océan Indien, sont répertoriées 13 espèces de phanérogames marines (annexe 1), mais couvrant pas moins de 12 000 km de linéaire côtier associé la plupart du temps à des récifs coralliens ou mangroves (Gullström et al. 2011). La Réunion quant à elle, ne possède qu'une très faible diversité en phanérogames marines puisque seules deux espèces sont répertoriées. Il s'agit en grande majorité de *Syringodium isoetifolium* et plus localement de l'espèce *Halophila stipulacea*, observée dans la baie de La Possession (Naim et al. 2000) toutes deux appartenant à la famille des Cymodoceaceae. Durant ce travail, aucune observation de *H. stipulacea* n'a été remarquée. Par conséquent, les recherches sur les herbiers marins de La Réunion ont été cantonnées aux prairies monospécifiques à *S. isoetifolium* présentes sur une zone majeure : le complexe récifal de l'Ermitage / La Saline. De petits patches d'herbiers éparses, à faible densité ont été observés dans l'est de l'île, au niveau de l'anse des Cascades sous 12 mètres de fond (Yoann Denis Jean Pascale Quod, commentaire personnel).

La plupart des prairies de phanérogames se situent dans l'espace géré par la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (Fig. 2.17). Créée le 21 février 2007, cette réserve de 3500 hectares a pour but de concilier les activités humaines avec la préservation des récifs. Néanmoins les herbiers sont considérés dans le plan de gestion de la réserve depuis peu (2014).

4.1 L'espèce: *Syringodium isoetifolium*

4.1.1 Généralités

Syringodium fait partie de la famille des Cymodoceaceae. Le nom générique *Syringodium* dérive du grec « syringo » (tube) pour qualifier la plante dont les feuilles sont de forme cylindrique. Le genre *Syringodium* ne compte que 2 espèces, *S. filiforme* et *S. isoetifolium*. L'espèce *S. isoetifolium* est décrite dans toute la région tropicale Indo - Pacifique ouest (Fig. 2.18). Cette large distribution permet d'apprécier la forte capacité d'adaptation de *S. isoetifolium* à différents systèmes (Aioi & Pollard 1993).



Figure 2.18 Distribution spatiale de l'espèce *Syringodium isoetifolium* (Short et al. 2010)

S. isoetifolium est retrouvée de manière générale dans la bande des 6 mètres, mais elle est également observable à un maximum de 15 mètres de profondeur. Elle forme souvent des patches monospécifiques mais peut également se retrouver en présence d'autres espèces : *Cymodocea rotundata*, *Cymodocea serrulata*, *Halodule uninervis* et *Thalassia hemprichi*. Elle ne supporte pas de longues émergences (marée), témoignant dans de son adaptation totale à un milieu immergé. *S. isoetifolium* est une plante qui croît généralement en milieu oligotrophe à faible hydrodynamisme et dans un substrat en carbonate de calcium pour favoriser la production des parties inférieures (racines rhizome). Actuellement, l'état de la population mondiale de *S. isoetifolium* est considéré comme stable, voire en augmentation (Udy et al. 1999, Rasheed 2004).

4.1.2 Morphologie de *S. isoetifolium*

D'un point de vue morphologique, l'espèce *S. isoetifolium* a une morphologie similaire à l'ensemble des espèces de phanérogames marines. Elle présente une partie supérieure constituée de feuilles (1 à 3 feuilles) de forme cylindrique (avec un maximum de 30 cm de long et 0,5 à 2,2 mm de diamètre) et d'une gaine basale (à la limite de l'interface eau sédiment). La partie inférieure (située dans le sédiment) est constituée d'un rhizome vertical plus ou moins présent (2 mm à 240 mm), d'un rhizome horizontal (2 mm à 25 mm), d'un nœud (intersection entre le rhizome vertical et horizontal) et de racines (1 à 3, peu ramifiées ou non ramifiées) présentes uniquement au niveau du nœud (Fig. 2.19).

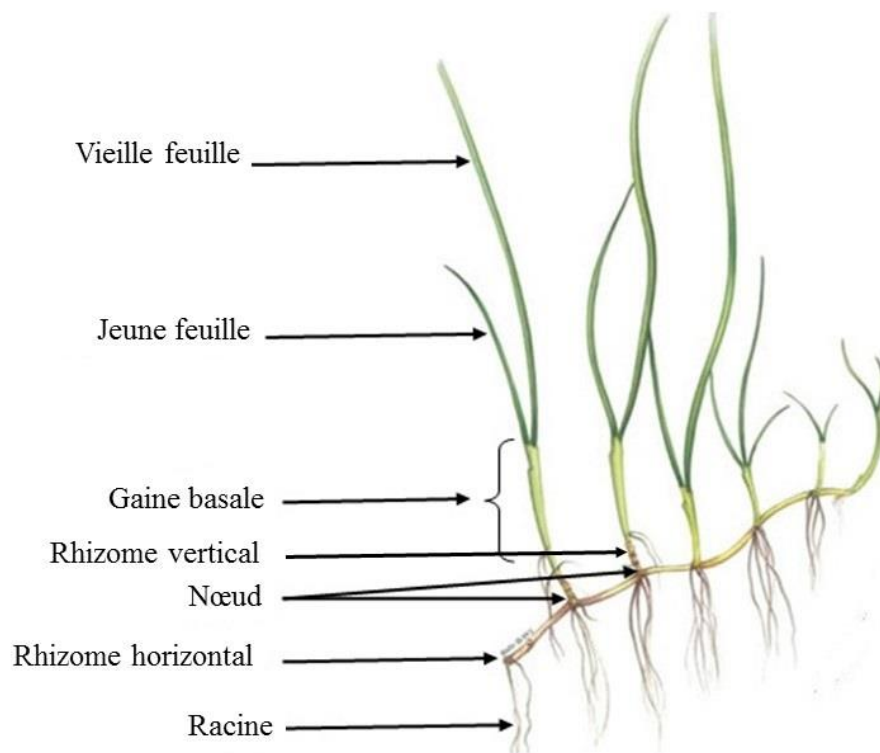


Figure 2.19 Description morphologique de *Syringodium isoetifolium*. (Modifié d'après Chartrand et al. 2009)

4.1.3 Anatomie de *S. isoetifolium*

D'un point de vue anatomique, le limbe des feuilles présente de nombreuses cellules à tanin. Un faisceau vasculaire central dans le limbe de la feuille entouré d'un cercle de 6 à 8 lacunes aérifères et 7 à 15 faisceaux criblo-vasculaires péricentraux (Fig. 2.20). L'épiderme foliaire forme une couche continue sur la surface du corps centrale et possède une cuticule sur la paroi extérieure. Le faisceau criblo-vasculaire contient le phloème (translocation du soluté) et le xylème (transport de l'eau). Le tissu du parenchyme foliaire se compose d'un collenchyme (parois fines et cellulosiques) qui est responsable de la photosynthèse et du stockage alors que le sclérenchyme (lignifié) agit comme support mécanique. La ramification (issue d'un bourgeon axillaire) est une structure à la base des feuilles, susceptible de produire une tige ou une fleur. *S. isoetifolium* est une espèce dite monopodiale et continue, signifiant que la croissance des tiges est assurée d'année en année par le même bourgeon terminal.

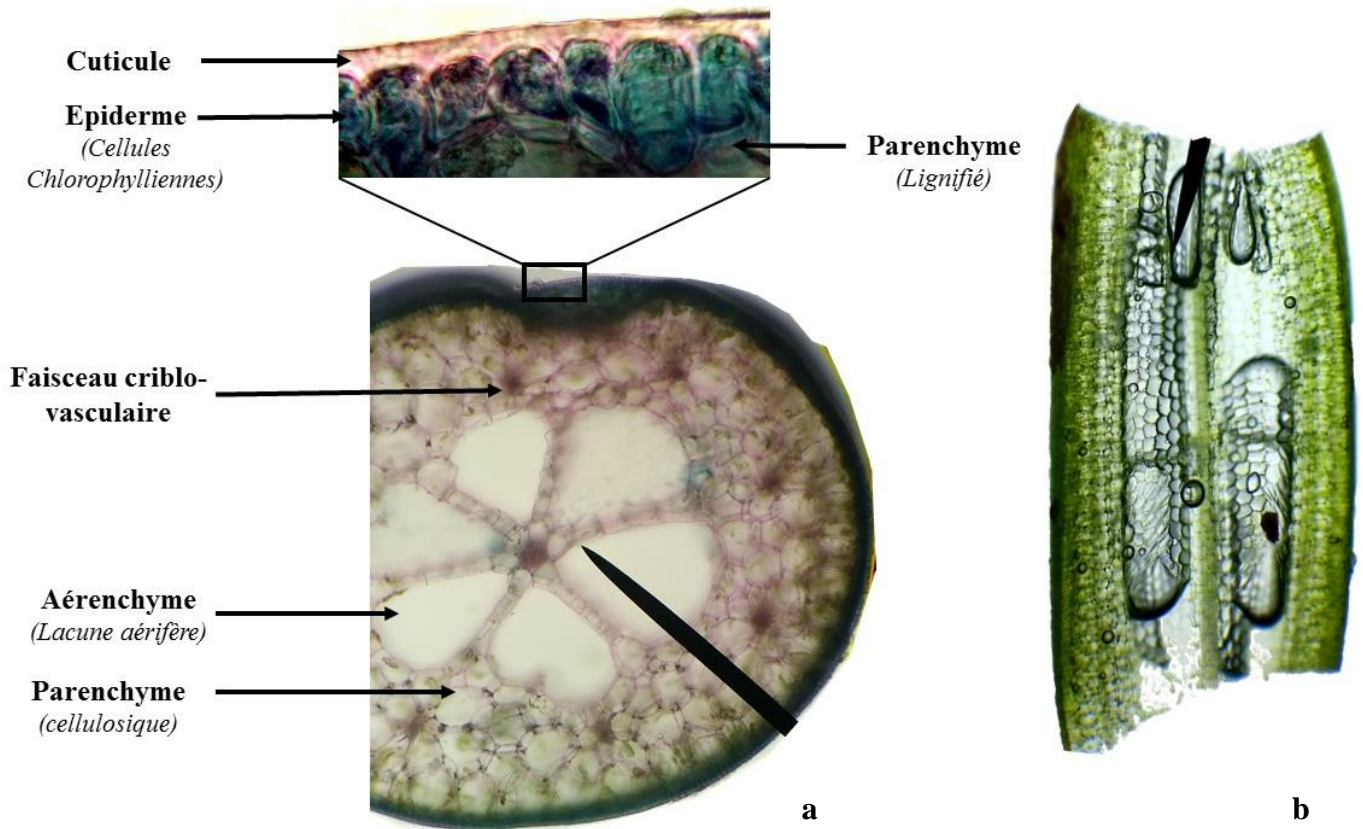


Figure 2.20. Anatomie et structure de la feuille de *Syringodium isoetifolium* en coupe transversale colorée au carmin-vert de Mirande (a) et coupe longitudinale (b)

Pour ce qui est du système racinaire, les invaginations de la paroi et du plasmoderme dans les cellules exodermiques peuvent jouer un rôle similaire dans l'absorption des nutriments par les poils absorbants des racines, et permettent de transférer ces nutriments dans les cellules corticales (Fig. 2.21). Outre leur fonction d'accroche, les racines ont un rôle biologique important comme l'absorption des nutriments depuis le substrat, de régulation et de maintenance de la croissance végétative, mais aussi de créer un micro écosystème, la rhizosphère. La ramification du rhizome n'est pas possible chez *Syringodium*.

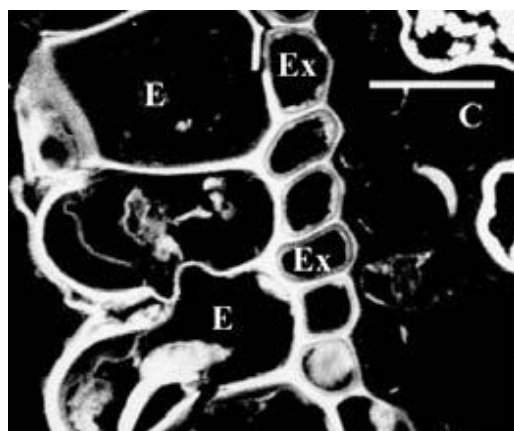


Figure 2.21 Anatomie et ultrastructure des racines de *Syringodium isoetifolium*. L'épiderme (E) et cellules exodermiques (Ex) sont lignifiés; cellule du parenchyme cortical (C). Echelle =10µm. (tirée de Larkum et al. 2006 - chapter 3)

Les rhizomes dévoilent de larges cellules à tanin proches de la surface. Un anneau de parenchyme cortical contenant les faisceaux criblo-vasculaires (tissus conducteurs) et de petites lacunes aérifères (aérenchyme) sont présents également près de la stèle centrale (Fig. 2.22).

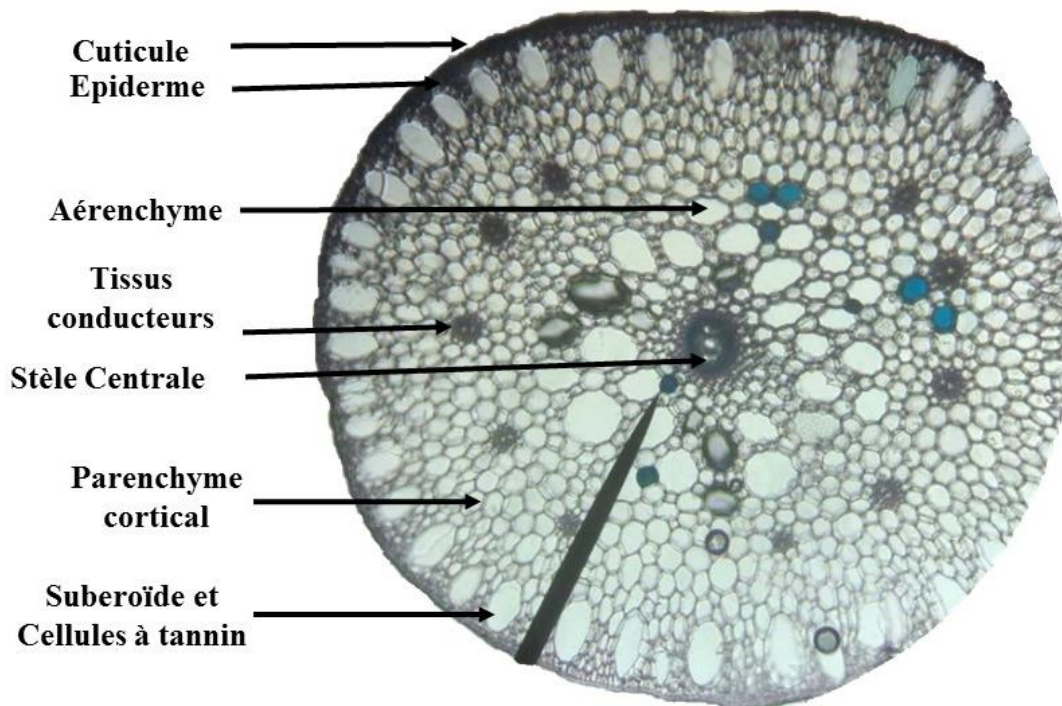


Figure 2.22. Anatomie du rhizome de *Syringodium isoetifolium* en coupe transversale et colorée en Carmin-Vert de Mirande

4.1.4 Reproduction de *S. isoetifolium*

La reproduction chez *S. isoetifolium* peut être soit asexuée (végétative, bouturage) ou sexuée. *S. isoetifolium* est une espèce dioïque. Elle possède donc des fleurs mâles et femelles. Les fleurs femelles sont groupées en cyme axillaire pédonculé (Fig. 2.23a). Elles présentent 2 ovaires distincts qui se terminent par un simple style (le stigmate possède une surface protéinique hydratée pour l'adhésion du pollen ; Fig. 2.23b). Les fleurs mâles sont staminées avec 2 anthères ovales (de même taille) et facilement observables par la présence d'une feuille (Fig. 2.23b). Chaque inflorescence consiste en 2 fleurs morphologiquement identiques. La pollinisation est de type hydrophile. Après fertilisation, les ovaires se développent en fruits indéhiscent (qui ne s'ouvrent pas à maturité) enveloppés dans un péricarpe très dur (Fig. 2.23c). Une fois libérées, les graines germeront rapidement (faible temps de dormance). Néanmoins, les graines de *Syringodium* sont capables de germer 3 années après leur libération. À noter que l'augmentation des connaissances concernant la reproduction de *S. isoetifolium* et l'établissement d'une banque de graine seraient intéressantes pour des applications en conservation ou restauration. Cette partie ne sera pas développée au cours de cette thèse. À la Réunion la présence de fleurs est avérée toute l'année mais de façon plus prononcée en été austral et plus précisément vers décembre-janvier.



Figure 2.23 Illustration de l'organe reproducteur femelle chez *Syringodium isoetifolium*. *a* : inflorescence femelle ; *b* : 2 ovaires distincts qui se terminent par un simple style ; *c* : les ovaires se développent en fruits indéhiscents (*c* : photo de Clores, M. A. and Ago 2013)

4.1.5 Propriétés physiques de *S. isoetifolium*

Les feuilles de *S. isoetifolium* sont flexibles mais peu résistantes face aux forçages mécaniques intenses malgré la présence de tissu de soutien. Cette faible résistance peut rendre cette espèce sensible à la prédation (herbivorie). L'espèce présente néanmoins de faibles taux en fibres en comparaison aux autres espèces d'herbier (De Los Santos et al. 2012).

4.1.6 Généralité sur la croissance et productivité de *S. isoetifolium*

S. isoetifolium est une plante de type CAM (Crassulacean Acid Metabolism). Elle a adapté son cycle de Calvin-Benson par interpolation du métabolisme de β - carboxylation. Elle peut alors possiblement et temporairement puiser du carbone pendant une période sans lumière. L'anatomie de *S. isoetifolium* décrit en 4.1.3 est essentielle pour la diffusion des gaz (canaux aériens par les lacunes aérifères ; Fig. 2.24).

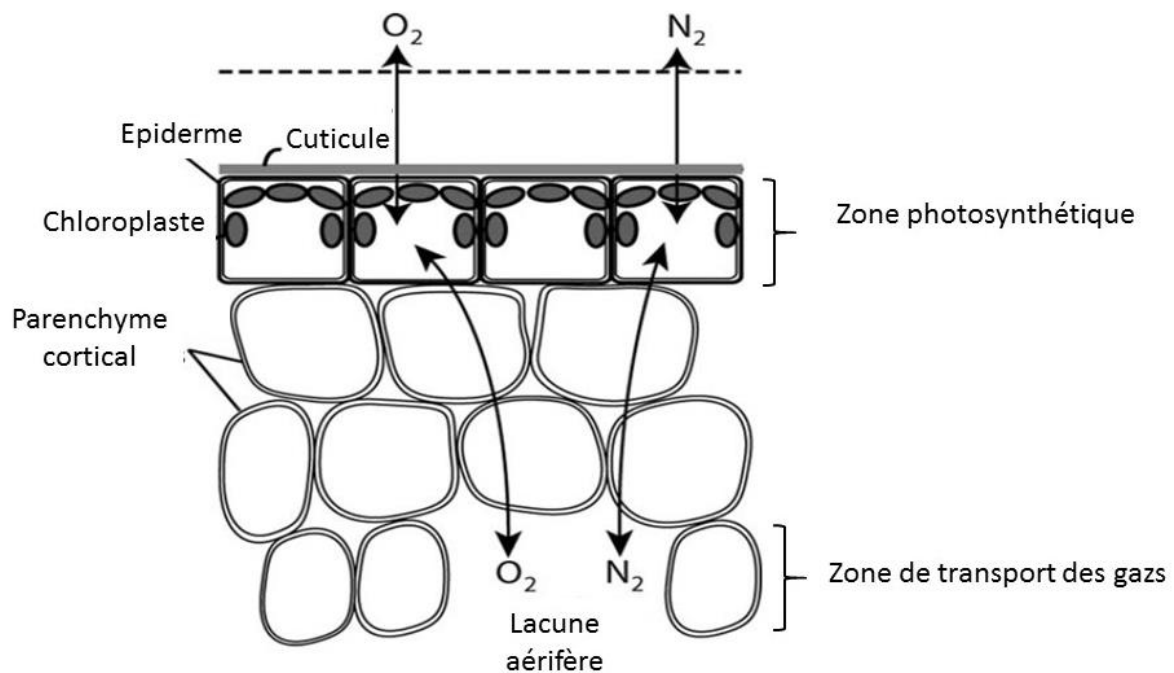


Figure 2.24 Schéma des mouvements des gazs dans les tissus photosynthétiques de la feuille de *Syringodium isoetifolium*. Modifié de Larkum et al. (2006)

Plusieurs études ont été réalisées pour déterminer la croissance de *S. isoetifolium* par des techniques dites classiques (mesure directe, pointage, marquage...). Aioi et Pollard, 1993 ont pu déterminer une croissance journalière de 0,7 cm au niveau des feuilles avec une taille maximale atteinte au bout de 32 jours et une longévité maximum de 56 jours. Ainsi en couplant ces mesures avec des données de biomasse, ils ont pu déterminer une production foliaire de 2,5 g de poids sec.m⁻².j⁻¹ soit une productivité de 0,9 g.C. m⁻².j⁻¹. Néanmoins, ils ont déterminé une défoliation du même ordre (0,9 g.C. m⁻².j⁻¹) dévoilant un équilibre entre production et perte. Des différences de croissance ont été observées en fonction de la taille de la feuille. Ainsi plus la feuille est petite, plus elle montre un taux de croissance élevé et un taux de décroissance faible. L'âge de la feuille n'est pas le seul facteur à prendre en compte, car il est observé une augmentation considérable de la longévité des feuilles avec l'âge de la tige. De même, une rapide succession des feuilles est constatée sur les jeunes tiges. Il est à noter que les tiges présentant des fleurs ont un taux de croissance beaucoup plus faible. Birch & Birch (1984) incluent *Cymodocea serrulata* et *S. isoetifolium* dans le groupe de compétiteurs et ont déclaré que ces espèces, en l'absence de perturbations, l'emporte sur les autres espèces de phanérogames marines.

Références bibliographiques

- Aioi K, Pollard PC (1993) Biomass, leaf growth and loss rate of the seagrass *Syringodium isoetifolium* on Dravuni Island, Fiji. *Aquat Bot* 46:283–292
- Birch WR, Birch M (1984) Succession and pattern of tropical intertidal seagrasses in Cockle Bay, Queensland, Australia: A decade of observations. *Aquat Bot* 19:343–367
- Chabanet P, Dufourb V, Galzin R (1995) Disturbance impact on reef fish communities in Reunion Island (Indian Ocean). *J Exp Mar Bio Ecol* 188:29–48
- Chartrand KM, Taylor HA, Rasheed MA (2009) Mabuiag Island Seagrass Baseline Survey, March/May 2009. *Mar Ecol Gr*:10
- Clores, M. A. and Agoos EM (2013) Flowering distribution and fruiting success of *Syringodium isoetifolium* (Cymodoceaceae) in Bogtong Bay, Lahuy island, Caramoan, Philippines. *Acad Res Int* 4:14–29
- Conand F, Marsac F, Tessier E, Conand C (2007) A Ten-year Period of Daily Sea Surface Temperature at a Coastal Station in Reunion Island, Indian Ocean (July 1993 – April 2004): Patterns of Variability and Biological Responses. *West Indian Ocean J Mar Sci* 6:1–16
- Cordier E (2007) Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l'Ermitage / La Saline (La Réunion): processus physiques et flux sédimentaires. Thèse. Université de La Réunion
- Cuet P (1989) Influence des résurgences d'eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). Thèse. Aix-Marseille 3
- Cuvilier A, Hoarau L, Frouin P, Bruggemann H, Letourneur Y (2015) Seagrass beds as feeding territory for farming *Stegastes* spp. (Pomacentridae). *Mar Biodivers* 46:539–540
- Donguy J-R, Meyers G (1996) Seasonal variations of sea-surface salinity and temperature in the tropical Indian Ocean. *Deep Sea Res Part I Oceanogr Res Pap* 43:117–138
- Duncan RA, Backman J, Peterson L, The Shipboard Scientific Party (1989) Reunion hotspot activity through tertiary time: Initial results from the ocean drilling program, leg 115. *J Volcanol Geotherm Res* 36:193–198
- Faure G, Montaggioni L (1980) Les récifs coralliens de Saint-Pierre de La Réunion (Océan Indien): géomorphologie et répartition des peuplements. In: *Recueil des Travaux de la Station Marine d'Endoume*.p 271–284
- Gabrié C, Montaggioni L (1986) Erosion des plages. In: Réunion U de La (ed) Définition, origine et impact des pollutions sur le littoral marin réunionnais - rapport 1985-1986.p 55
- Gamberoni L, Geronimi J, Murail J-F (1984) Résultats des campagnes océanographiques du “Marion Dufresne” et de prospection littorales de la vedette “Japonaise.” In: Résultats des campagnes océanographiques du “Marion Dufresne” et de prospection littorales de la vedette “Japonaise,” CNFRA.p 116
- Gullström M, la Torre Castro M De, Bandeira SO, Björk M, Dahlberg M, Kautsky N, Rönnbäck P, Öhman MC, Gulstrom M, Band S, Bjork M (2011) Seagrass Ocean Ecosystems in the Western Indian. *Sci York* 31:588–596
- Join JL (1991) Caractérisation hydrogéologique du milieu volcanique insulaire. Le piton des neiges (Ile de La Réunion) . Thèse. Univ Montpellier
- Kolasinski J (2009) Réseau Trophique Associe Aux Sediments Coralliens. Thèse. Université de La Réunion
- Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (2006) Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.

- Letourneur Y (1992) Dynamique des peuplements ichthyologiques des platiers récifaux de l'île de la Réunion. Thèse. Université d'Aix-Marseille II
- Los Santos CB De, Brun FG, Onoda Y, Cambridge ML, Bouma TJ, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL (2012) Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. *Mar Ecol Prog Ser* 458:89–102
- Mioche D (1998) Aspects du cycle de la matière sur les récifs frangeants de l'île de la Réunion (Océan Indien): signature des dégradations et mécanismes de l'eutrophisation. Thèse. Université de La Réunion
- Naim O, Chabanet P, Done T, Tourrand C, Letourneur Y (2000) Regeneration of a reef flat ten years after the impact of the cyclone Firinga (Reunion , SW Indian ocean). New York
- Rasheed MA (2004) Recovery and succession in a multi-species tropical seagrass meadow following experimental disturbance : the role of sexual and asexual reproduction. *Fish* 310:13–45
- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352
- Short FT, Coles R, Waycott M, Bujang JS, Fortes M, Prathep A, Kamal AHM, Jagtap TG, Bandeira S, Freeman A, Erftemeijer P, Nafie YA La, Vergara S, Calumpong HP, Makm I (2010) *Syringodium isoetifolium*. The IUCN Red List of Threatened Species 2010: e.T173332A6992969.
- Troadec R (1991) Courantologie et sédimentologie des Baies de Saint Paul et de La Possession à L'île de La Réunion, Thèse. Université de Aix MArseille II, Université de La Réunion
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 185:257–271

CHAPITRE 3

Etude éco-sociologique des herbiers marins à La Réunion, océan Indien



Source :La Réunion Lontan



*Contexte réunionnais pour une étude à l'échelle de l'océan Indien qui sera soumise dans le journal
AMBIO: A Journal of the Human Environment*

1. Introduction

L'Homme est dépendant des services que lui rend l'écosystème marin (Nordlund et al. 2016). Nommés « services écosystémiques », ils sont définis comme les bénéfices dont retire l'Homme d'un écosystème sans avoir à agir pour les obtenir. Ils sont par conséquent le résultat des processus naturels de fonctionnement et de maintien des écosystèmes. Ces fonctions écologiques ne prennent la forme d'un service que dans la mesure où les pratiques et conventions le reconnaissent comme tel. La plupart des services font donc l'objet d'un usage et/ou d'une réglementation (Assessment 2005). Plusieurs catégories de service sont répertoriées : les services d'approvisionnement (alimentation, combustibles...), les services de régulation (climats, maladies, qualité de l'eau...) et services culturels (esthétiques, éducatifs, écotourisme...).

Les prairies de phanérogames marines forment des habitats remarquables à préserver à l'échelle des régions tropicales de l'outre-mer français (Kerninon 2016). La mise en place de nouvelles démarches locales et nationales, notamment avec la mise en place de la Directive européenne cadre sur l'eau (DCE) dans les DOM permettent d'améliorer les connaissances de ces herbiers tropicaux et d'assurer leur pérennité mais aussi de poursuivre les réflexions sur des outils pédagogiques et scientifiques sur cet écosystème encore peu connu du grand public (Kerninon 2016). Dans ce contexte, la poursuite et le renforcement des actions en faveur des herbiers sont essentiels pour faire connaître cet écosystème primordial. En effet les phanérogames marines sont de véritables « ingénieurs » d'écosystèmes qui offrent de nombreux services écologiques (Charbonnel et al. 2000, Cullen-Unsworth et al. 2014 ; Fig. 3.1). Ces écosystèmes côtiers sont parmi les plus productifs (Hemminga & Duarte 2000). Les services écosystémiques dits « indirects », apportés par les herbiers sont variés et primordiaux dans le maintien d'un bon état de santé de l'écosystème côtier (e. g. tampon de pollution, soutien à la biodiversité...). De nombreux services "directs" sont également apportés par les herbiers: alimentation ; construction ; médecine (composé antidiabétique ; Abideen & Vijaya, (2015)) ; agriculture (engrais) ; ornements, ameublement (rotin, matelas).

En zone tropicale, les récifs coralliens, les mangroves ou les herbiers en bonne santé contribuent au développement économique des régions. À titre d'illustration, les 4 500 km² de récifs (coraux, herbiers, mangroves) de Nouvelle-Calédonie génèrent l'équivalent de 190 à 320 millions d'Euros par an (245 millions pour la Martinique). Les services principaux sont les bénéfices marchands (pêche, tourisme), mais aussi la protection du littoral et la séquestration du carbone. Le maintien de la biodiversité n'y est pas inclus. Par conséquent, la valeur "monétaire" rendue par ces écosystèmes peut être minimisée (IFRECOR 2016).

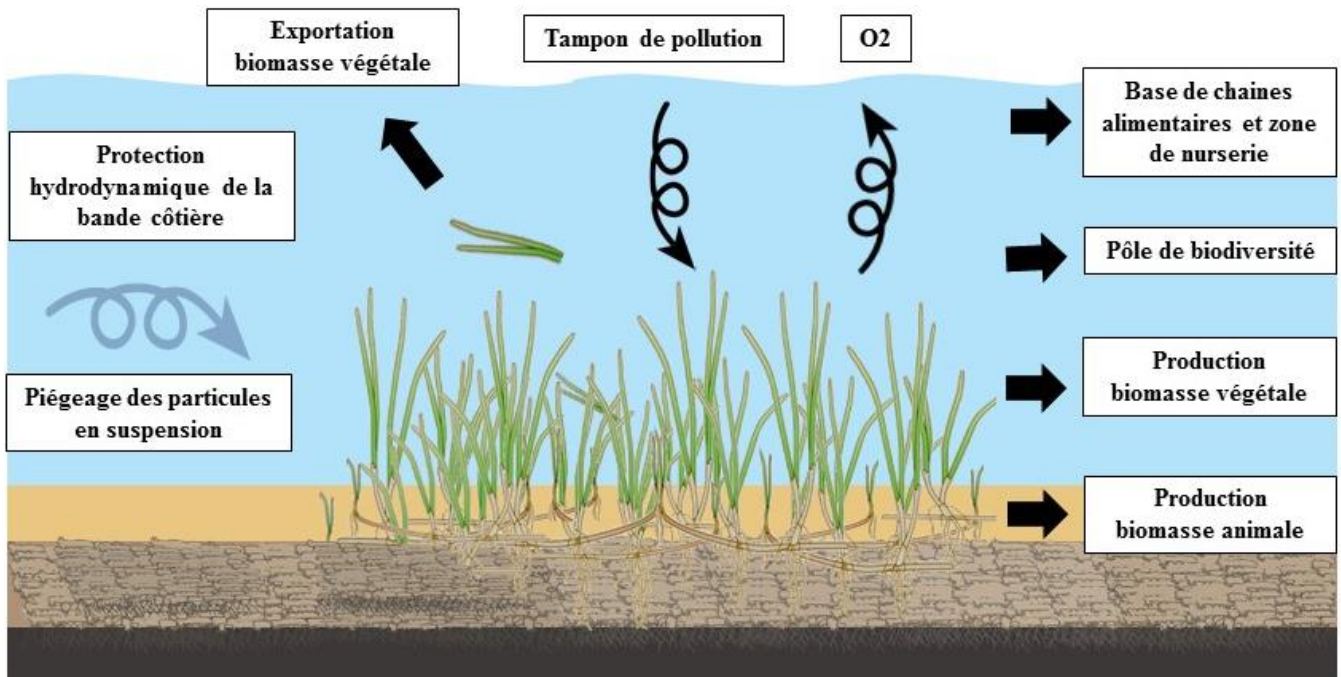


Figure 3.1. Schéma des principaux services des herbiers marins (modifiée d'après Charbonnel et al. 2000)

A La Réunion, la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (RNMR) fut créée en 2007. Elle abrite la quasi-totalité des récifs de la Réunion (44 kilomètres de linéaire côtier) sur la façade occidentale de l'île, du Cap La Houssaye (Saint-Paul) à la Roche aux Oiseaux (l'Etang-Salé) couvrant ainsi une surface de 3657 ha (cf chapitre 2). Néanmoins, cette côte rendue fortement attractive par ses nombreux atouts balnéaires, a été en proie à une urbanisation croissante au cours des dernières décennies (Lemahieu et al. 2013). Malgré la réglementation de pratiques dites « traditionnelles » (pêche à la gaulette, pêche au capucin), l'accroissement de la fréquentation et l'apparition de nouvelles pratiques nautiques ont accru les impacts potentiels sur le milieu, ainsi que les risques de conflits. En contexte récifal, la problématique de la fréquentation et des usages est d'autant plus prégnante qu'elle se confronte à la complexité et la fragilité de cet écosystème (piétinement, casse de coraux, prélèvement ; Kay & Liddle 1989, James 2000). Ainsi, la mesure de la pression anthropique directe sur un milieu peut passer par une caractérisation des usages et perceptions du milieu en question.

Depuis toujours, l'attention des scientifiques et décideurs réunionnais se porte sur les écosystèmes récifaux. Néanmoins au sein même de ces écosystèmes, les herbiers marins se développent depuis plusieurs décennies. Alors que mondialement, les herbiers sont aujourd'hui vulnérables voire en déclin, la croissance des herbiers réunionnais est avérée au cours du temps (cf chapitre 4). Les objectifs de cette étude sont (1) d'évaluer la connaissance et la perception des herbiers marins par divers acteurs de l'environnement social. (2) de déterminer les usages actuels et traditionnels des herbiers marins réunionnais et (3) obtenir des éléments de description des herbiers à mémoire d'homme.

2. Matériels et méthodes

L'étude a été réalisée uniquement sur la zone ouest de La Réunion, et principalement sur la zone Ermitage / La Saline entre juillet et août 2014. Différentes enquêtes ont été établies (e. g. entretien pour les touristes en annexe 5) et adaptées pour 6 catégories identifiées:

- **Les résidents** : toute personne habitant à La Réunion depuis plus d'un an
- **Les touristes** : personne de passage sur La Réunion
- **Les pêcheurs** : personne exerçant une activité de pêche au sein de la RNMR (> 16ans)
- **Les gestionnaires de l'environnement**
- **Les gérants de restaurants et magasins de plage**
- **Les responsables d'hôtels**

L'échantillonnage des différentes catégories est variable en nombre. Pour les restaurants et les hôtels, peu d'enquêtes ont été réalisées pour des raisons de disponibilité du personnel. Vingt personnes ont été questionnées pour les 3 autres catégories. La totalité des enquêtes a été faite en vis à vis et par deux enquêteurs calibrés sur leur discours et utilisant les mêmes questionnaires. Le panel de question est basé sur des études préalables commanditées par la RNMR et les entretiens sont de type semi-dirigé. Aucune explication sur les herbiers marins n'est donnée avant l'entretien.

3. Résultats et discussion

3.1 Les Hôtels

Des responsables des hôtels Lux et Novotel, deux grands hôtels donnant directement sur le récif Ermitage/ La Saline ont été interviewés. Ces deux hôtels brassent à eux deux, plus de 100 000 clients (50 % de résidents pour le Novotel et 20 % de résidents pour le Lux) à l'année attirés principalement par leur situation et les services proposés. Ils possèdent chacun une masse salariale importante, d'environ 130 employés. Le Lux montre une politique orientée sur l'hôtellerie luxueuse, visant un public plutôt aisé. Le Novotel possède une politique orientée sur l'écotourisme afin d'obtenir un écolabel et présente un stand d'animation et sensibilisation en lien direct avec la Réserve Naturelle Marine de La Réunion (RNMR). Les clients du Lux s'adonnent principalement à la baignade en piscine, à la nage avec palmes masque et tubas (PMT) dans le récif et à d'autres activités plus onéreuses comme la visite du lagon en hélicoptère ou ULM. Le Novotel a quant à lui une clientèle qui s'oriente vers la plage et la visite du lagon en PMT. Dans les deux hôtels, les herbiers sont peu connus et aucun retour n'a été fait de la part des clients. La vision des herbiers est différente selon l'hôtel. La responsable qualité environnement du Lux décrit les herbiers comme un avantage permettant de diversifier le paysage récifal, un rôle essentiel au sein du récif (« filtration, oxygénation, poisson et tortue »). Ce message ne semble cependant pas être diffusé au sein de l'hôtel et du personnel (pas de communication ou sensibilisation au milieu corallien). L'apparition de tortues dans les zones d'herbiers pourrait devenir un potentiel attractif pour l'hôtel. Pour le Novotel, l'animateur possède une connaissance restreinte sur les herbiers, et sa vision est plutôt

négative sur cet écosystème (« étouffement des coraux, compétition... »). Néanmoins, l'hôtel est en demande d'information sur le sujet et il cite : « la disparition des herbiers pourrait créer un dérèglement au sein du récif ». Les responsables des deux hôtels notent un attrait grandissant pour le "lagon" depuis 2011, qui pourrait être la conséquence de la « crise » requin.

Par conséquent les herbiers marins de La Réunion ont un potentiel attractif pour les hôtels. Ils sont demandeurs d'informations sur le sujet afin de véhiculer une image positive de cet écosystème. Brassant une clientèle abondante et variée, les hôtels peuvent être une plateforme essentielle pour véhiculer des informations sur les herbiers marins réunionnais

3.2 Les restaurants et boutiques de plage

Trois gérants de restaurants et d'une boutique d'accessoires de plage ont été interrogés. Tous les restaurants et la boutique de plage donnent directement sur le récif de l'Ermitage. Les trois restaurants ont une clientèle locale plus importante (entre 50 et 70 %) alors que la boutique de plage possède une clientèle plus touristique (seulement 30 % de Réunionnais). La nationalité française domine au sein de la clientèle. Un attrait grandissant pour la zone est constaté, surtout en période de vacances et cela depuis 2011 (« crise » requin). Les 4 entreprises se situent à proximité de zone d'herbiers marins et les 4 interlocuteurs les ont tous déjà observés. Tous témoignent de l'importance des herbiers pour l'équilibre de l'écosystème récifal. Ils sont décrits comme avantageux pour le lagon, en permettant aux poissons de s'y réfugier, mais également en permettant d'observer un « nouveau paysage ». Cependant, d'après 3 entreprises, ils limiteraient les zones de baignade, car d'après eux, les utilisateurs du "lagon" montreraient un avis plutôt négatif sur les herbiers. De plus, en cas de forte houle, les tiges qui s'échouent « altèrent l'esthétique de la plage », à l'image des laisses de mer en Bretagne. Sur l'évolution de la surface en herbier, les avis sont mitigés, pour certains les herbiers semblent rester stables dans le temps et pour d'autres la surface diminuerait. Pour l'ensemble des entreprises, la disparition des herbiers est perçue comme néfaste pour les poissons et le récif. De nombreuses pressions sur les herbiers sont citées, comme l'augmentation de l'urbanisation sur la côte, le piétinement, les changements climatiques, l'érosion des plages, les fortes marées basses. Il est à noter que pour toutes les entreprises, la présence de la RNMR est un atout, car la préservation du récif est synonyme de clientèle pour eux. Néanmoins cet avantage est pour certains tabous et témoigner d'un avis positif sur la RNMR est difficile sous peine de recevoir des remarques désagréables (conséquence de la « crise requin »).

Les différentes entreprises de bord de plage sont directement en contact avec le récif et ses utilisateurs. Leur domaine d'activité n'est pas lié aux herbiers marins, mais les connaissances sur cet écosystème sont relativement importantes. Malgré une vision positive des entreprises sur la présence d'herbiers marins, leur clientèle les voit d'un œil plus négatif.

3.3 Les gestionnaires de l'environnement

Les gestionnaires de l'environnement œuvrent pour une gestion efficace de la responsabilité environnementale. Les herbiers marins se situant dans la RNMR, il a été important d'obtenir des informations auprès de la directrice de ce groupement d'intérêt public (GIP). En poste depuis un an, et rémunérée par l'état, la directrice est en charge du bon fonctionnement des différentes unités de cette institution. La cellule scientifique permet d'étudier et recueillir des données essentielles afin d'appréhender l'effet dit de « réserve ». La cellule de sensibilisation permet le contact avec le public et de véhiculer les informations essentielles aux usagers de la réserve. Enfin, la cellule écogarde permet le respect des lois élaborées par l'Etat et les réserves naturelles de France. D'après la personne enquêtée, les zones mises en réserve subissent une multitude de pressions, ce qui ne permet pas encore de dire que le récif est en bonne santé. Néanmoins, des données sur le macabit (*Epinephelus merra*) semblent être encourageantes (K. Pothin commentaire personnel).

Les herbiers marins n'ont pas encore de statut au sein de la réserve, mais ils sont entrés dans le plan de gestion depuis peu (2014). Une augmentation de la surface des herbiers marins est constatée et leur rôle dans le maintien d'un bon état de santé du récif est retenu. Ainsi les herbiers marins sont de plus en plus importants pour la RNMR. Les herbiers marins seraient (d'après l'interview) peu prospectés par les pêcheurs, et sont donc peu sujets à la pression de pêche. Néanmoins, beaucoup de poissons et échinodermes y sont observés par les agents, un rôle de nourricerie est constaté et beaucoup d'espèces s'y alimenteraient. L'enquêtée témoigne également de leur rôle de limitation de la vélocité des courants et du forçage énergétique des vagues permettraient une diminution de l'effet d'érosion des plages. Les herbiers n'ont pas d'intérêts culturels à première vue sur l'île de La Réunion, mais peuvent devenir une attraction pour le tourisme avec l'observation de paysages différents dans le récif et surtout de tortues marines.

Par conséquent, l'interview témoigne de la récente prise en considération des herbiers marins réunionnais. Ceux-ci sont à ce jour inscrits dans le plan de gestion de la RNMR et l'intérêt pour cet écosystème est grandissant. Néanmoins, seule une cartographie des herbiers a été réalisée par le responsable SIG de la RNMR (Bruce Cauvin) en 2004, et aucune étude n'a été entreprise.

3.4 Les touristes

Le tourisme à La Réunion est principalement orienté vers l'intérieur de l'île, afin de découvrir de multiples paysages forestiers tropicaux encore vierges au sein d'un Parc national classé patrimoine mondial par l'UNESCO. La plupart des touristes s'adonnent à l'activité principale qu'offrent les sentiers réunionnais, la randonnée. Ils se déplacent dans toute l'île, mais sont pour beaucoup, logés dans l'ouest pour des raisons climatiques (plus ensoleillé). La nationalité dominante est française, peu d'étrangers

ont été interrogés. Pour beaucoup, la fréquence de baignade est assez élevée, 3 à 4 fois par semaine en plus des autres activités. Même si les plages ne plaisent pas énormément, l'observation du récif en PMT, la baignade et le bronzage restent des activités de détente essentielles pour les vacanciers. Les 60 % des touristes interrogés (moyenne d'âge =33 ans) affirment avoir déjà observé des herbiers marins dans le récif, mais 50 % ne savent pas exactement les définir. Pour beaucoup ce sont des algues. L'attrait pour les herbiers n'est pas avéré, ils sont à 50 % d'avis neutre, 35 % d'avis négatif et seulement 15 % d'avis positif. Les 70 % des touristes ayant fait l'enquête considèrent les herbiers comme nécessaires au récif, les autres ont une vision négative des herbiers marins qui semblent étouffer le récif corallien. Ces résultats peuvent être néanmoins pris avec précaution, car la plupart des touristes interrogés sont des personnes intéressées par les prises de connaissances sur le milieu marin (Sentier sous-marin), mais n'avaient pas encore été sensibilisés. Malgré un avis a priori négatif des touristes, la suite du questionnaire révèle souvent des remarques positives sur les herbiers. D'après leurs observations, les herbiers marins seraient essentiels pour la communauté ichtyologique et les échinodermes ; leur rôle de refuge pour les petits poissons serait important ; une eau plus claire y serait souvent observée ainsi qu'un courant moins fort et selon eux, les herbiers marins sembleraient avoir un effet positif sur la limitation de l'érosion du littoral.

L'avis global des touristes reste donc mitigé sur la présence des herbiers au sein du récif de l'Ermitage / La Saline. Néanmoins, plusieurs rôles fonctionnels essentiels pour le récif sont souvent cités pondérant les avis.

3.5 Les résidents

La population réunionnaise n'est pas très fortement tournée vers le milieu marin, et peu de connaissances sur la mer en sont retirées. Les enquêtes ont pu montrer que les herbiers agissent fortement sur la zone de baignade choisie. En effet, les Réunionnais semblent fuir les zones d'herbiers (« pas joli », « peu rassurant »), cependant avec la présence d'un poste MNS juste en face d'un herbier, beaucoup d'entre eux s'y voient confrontés et peuvent trouver parfois, les herbiers « jolis », « doux au toucher » et permettent de varier le paysage récifal. Les 50 % des personnes questionnées ont au final une vision négative sur les herbiers marins. Les herbiers marins sont synonymes de zone polluée, et étoufferaient le récif. Les herbiers marins sont pour les usagers du récif fortement affectés par le développement urbain. Ils y observent de nombreux poissons et juvéniles de poissons et échinodermes, ce qui confirmerait l'effet de nourricerie et concentrateur de vie, des herbiers marins. Aucun rôle dans la culture réunionnaise n'apparaît dans l'étude.

3.6 Les pêcheurs

La pêche au sein de la RNMR est réglementée et limitée au seul détenteur d'une carte de pêche délivrée gratuitement par la réserve marine (800 cartes délivrées chaque année). Plusieurs pratiques sont autorisées selon la période dans l'année (gaulette, filet à capucin, pêche à pieds pour le « zourite »...). La plupart des enquêtes ont été réalisées pendant la période de délivrance des cartes de pêche afin d'optimiser l'étude auprès de cette catégorie. Vingt pêcheurs ont été questionnés âgés de 21 à 80 ans (moyenne de 54 ans) pour une pratique de la pêche de 36 ans en moyenne. Cinq pêcheurs sur les 20 pêchent sur la commune d'Etang-Salé et confirment qu'il n'y a pas d'herbier dans cette zone, les 15 autres pêchent sur la commune de Saint Paul (Saint Paul, Saint-Gilles, Ermitage, La Saline). La pratique de pêche dite à la gaulette est la plus représentée (Fig. 3.2).

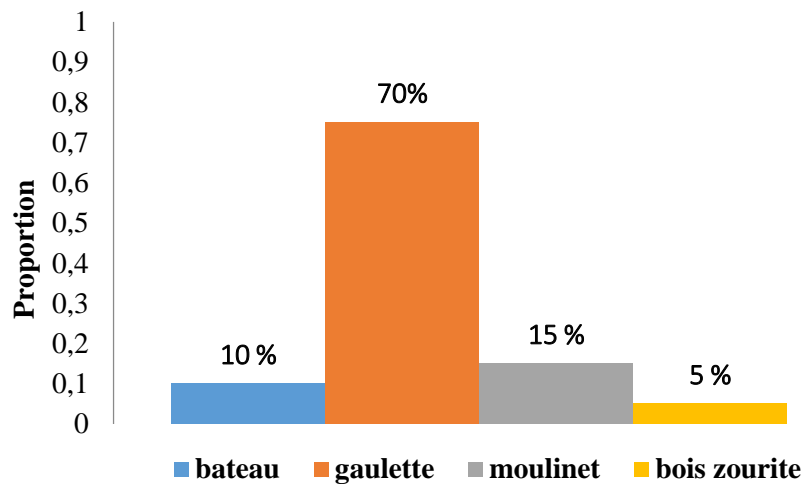


Figure 3.2. Distribution des pratiques de pêche principales sur 20 pêcheurs de la RNMR

La pêche est principalement concentrée sur les zones coralliennes (~ 80 %). Aucun pêcheur n'a signalé pêcher régulièrement sur les herbiers marins (pêche de "poisson die", "poisson-lapin" et "bourse" principalement). Cependant, les herbiers marins sont connus par la plupart des pêcheurs. Plusieurs noms désignent les herbiers, « limon », « gomon », « zerbe tortue ». Les herbiers seraient depuis longtemps observés dans le récif. La surface des herbiers serait très variable dans le temps. Plusieurs pêcheurs confirment la présence d'herbier dans le début des années 60', s'étendant de la zone de Trou d'eau jusqu'au port de Saint-Gilles. A la fin des années 60', un raz de marée aurait beaucoup endommagé le récif et arraché les zones d'herbier. De plus une campagne d'arrachage, mêlée à un épandage de désherbant au sein du lagon aurait fait disparaître totalement les herbiers dans la zone, pour n'en laisser que sur la zone nord de l'ermitage. Ces récits seront confirmés par ailleurs dans l'analyse des images aériennes de 1950, 1966 et 1978 (Chapitre 4). Cette campagne de "désherbage" du lagon aurait été entreprise par la commune afin de faciliter le passage des bateaux (ski nautique et barque de pêche ; Fig 3.3). D'après les pêcheurs, depuis les années 1980, les herbiers semblent revenir doucement le long du récif, mais sur des zones différentes. Les pêcheurs n'observent plus d'herbier sur Trou d'eau, mais

beaucoup plus à la passe de l'Ermitage, incriminant les eaux polluées, les rejets d'engrais, l'eau des piscines. La plupart des pêcheurs s'entendent sur une augmentation des surfaces en herbiers, mais la présence d'herbier n'atteindrait toujours pas les surfaces des années 50-60'.



Figure 3.3. Illustration d'activité nautique (ski nautique) au sein du complexe récifal de La Saline (google image)

Ils affirment que les herbiers permettent le renouvellement des populations de poissons (présence de juvéniles, rôle de refuge, alimentation), et observent une forte présence d'échinoderme (beaucoup d'holothuries, de moins en moins d'oursins, mais « plus présent la nuit »). Les zones d'herbiers permettraient la création de dunes qui limiterait un peu l'effet des vagues, mais à une certaine limite, car « les herbiers sont fragiles ». Plusieurs pêcheurs décrivent des blooms algaux sur les herbiers l'été qui pourrait « les étouffer ». Leur rôle de protection du littoral serait donc limité d'après leurs récits. Peu d'utilisations traditionnelles ont été répertoriées (stockage des pêches, casiers de crabe). Des feuilles de phanérogames sont parfois collectées indirectement pour prélever des algues (« limon » également) afin de faire des appâts pour la pêche.

L'étude auprès des pêcheurs montre une bonne connaissance des herbiers marins. Les observations concordent avec les données du suivi sur les herbiers. Une faible pression de pêche ressort de l'étude. Néanmoins plusieurs personnes témoignent d'utilisation de larges filets sur les zones d'herbier (passe de l'Ermitage et zone nord ermitage). Cette pression de pêche est peut-être sous-évaluée. Les herbiers marins ne semblent pas ancrés dans les usages traditionnels réunionnais, mais les différents témoignages se rejoignent tous sur le rôle essentiel des herbiers pour les communautés récifales (poissons, échinodermes, coraux).

4. Conclusion

L'étude de la perception des herbiers marins à La Réunion a montré que les pêcheurs, usagers les plus au contact de l'écosystème herbier ont une bonne connaissance collective de sa distribution actuelle et ancienne et des communautés qui y sont associées. Pour la plupart des acteurs rencontrés, les herbiers marins ont une fonction théorique, et ne suscitent pas un intérêt particulier. L'absence de dimension culturelle associée traduit une absence d'usages directs. La faible superficie, la forte variabilité spatiale et un stock halieutique limité pourraient en être la cause, mais les raisons profondes restent à identifier. Les acteurs ont souvent conscience du caractère nécessaire des herbiers : cette perception est à développer au sein de la population pour renforcer les politiques de gestion de cet écosystème.

Références bibliographiques

- Abideen S, Vijaya Sankar M (2015) Nanomedicine & Nanotechnology In-vitro Screening of Antidiabetic and Antimicrobial Activity against Green synthesized AgNO₃ using seaweeds. *J Nanomed Nanotechnol*:S6 (1-5)
- Assessment ME (2005) *Ecosystems and human well-being: Synthesis*. Washington, DC
- Charbonnel E, Boudouresque CF, Meinesz A, Bernard G, Bonhomme P, Patrone J, Ragazzi M (2000) Le Réseau de Surveillance Posidonies de la Région Provence-Alpes-Côte d'Azur.
- Cullen-Unsworth LC, Nordlund LM, Paddock J, Baker S, McKenzie LJ, Unsworth RKF (2014) Seagrass meadows globally as a coupled social-ecological system: Implications for human wellbeing. *Mar Pollut Bull* 83:387–397
- Hemminga MA, Duarte CM (2000) *Seagrass ecology* (UP Cambridge, Ed.).
- James RJ (2000) From beaches to beach environments: Linking the ecology, human-use and management of beaches in Australia. *Ocean Coast Manag* 43:495–514
- Kay AM, Liddle MJ (1989) Impact of human trampling in different zones of a coral reef flat. *Environ Manage* 13:509–520
- Kerninon F (2016) La feuille marine, actualités 2013-2015 des herbiers d'outre mer. IFRECOR
- Lemahieu A, Pennober G, David G, Lavigne F, Pothin K, Gérard L (2013) Élaboration d'un protocole de suivi de la fréquentation au sein de la Réserve naturelle marine de la Réunion, France, Océan Indien. *VertigO-la Rev électronique en Sci l'environnement* 13
- Nordlund LM, Koch EW, Barbier EB, Creed JC (2016) Seagrass Ecosystem Services and Their Variability across Genera and Geographical Regions. *PLoS One*:1–23

An aerial photograph of a tropical coastline. In the upper left, there is a residential area with several houses and lush greenery. A sandy beach curves along the coast, meeting the turquoise water. The water is shallow, revealing a complex coral reef structure with various patterns and colors, including dark brown patches. The overall scene is bright and clear, suggesting a sunny day.

PARTIE II

Dynamique spatiale et temporelle des herbiers de La Réunion

A.CUVILLIER

SOMMAIRE

CHAPITRE 4: Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean).....	65
1. Introduction.....	67
2. Materials and methods.....	68
2.1 Study area.....	68
2.2 Seagrass seascape mapping.....	70
2.2.1 Long term analysis.....	70
2.2.2 Short term analysis.....	71
2.3 Data analysis.....	71
2.3.1 Seascape metrics.....	71
2.3.2 Environmental data.....	71
3. Results.....	72
3.1 Seagrass dynamics.....	72
3.1.1 Decadal variability.....	72
3.1.2 Seasonal variability.....	74
3.2 Environmental features.....	77
3.2.1 Spatial variation of the reef structure.....	77
3.2.2 Hydrodynamics features.....	77
4. Discussion.....	78
4.1 Physical factors.....	79
4.2 Biotic factors.....	81
4.3 Anthropogenic factors.....	82
5. Conclusion.....	83

CHAPITRE 4

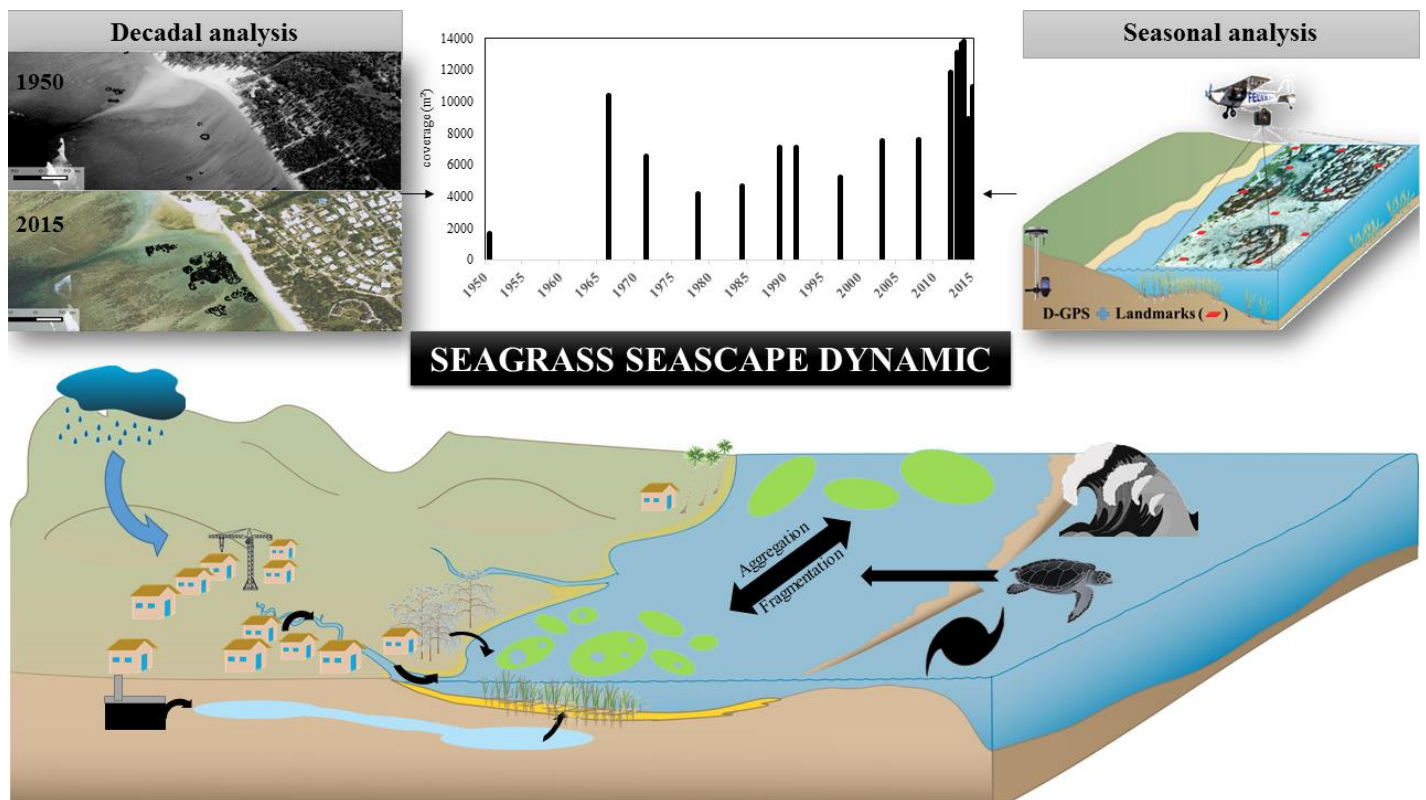
Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean)

Authors : A. Cuvillier¹, N. Villeneuve², E. Cordier³, J. Kolasinski¹, L. Maurel¹, N. Farnier¹, P.Frouin¹

1- UMR Entropie IRD-Université de La Réunion-CNRS, LABEX « Corail », Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, France

2- Observatoire Volcanologique du Piton de la Fournaise, Institut de Physique du Globe de Paris, Sorbonne Paris Cité, Univ. Paris Diderot, CNRS, F-97418, La Plaine des Cafres, La Réunion, France.

3- Observatoire des Sciences de l'Univers à La Réunion (OSU-R/UMS 3365, Université de la Réunion, CNRS), La Réunion, France



Article accepted for publication in *Estuarine and Coastal Shelf Science* (2016), (in press)

Abstract

While seagrass meadows are considered as vulnerable or declining habitats worldwide, facing many natural and anthropogenic pressures, the opposite trend is suggested by this study in Reunion Island (Indian Ocean). Located at the benthos-pelagos interface, seagrass beds are critical coastal habitats and can be used as relevant health indicators for larger marine ecosystems or land-sea continuum. In order to determine which are the factors driving seagrass ecosystems health it is essential to quantify their seascape pattern fluctuations. The long-term (over 65 years) and seasonal scale variability was assessed in the monospecific *Syringodium isoetifolium* seagrass bed seascape at the Ermitage / La Saline fringing reef using aerial photographs and field measurements. Both long-term and short-term scales have been informative and both types of monitoring appear as useful tools for seagrass ecosystem management. Strong variations in seagrass coverage were observed in the 16 rasters analyzed from years 1950 to 2015, the magnitude order was however similar to the one observed at the recent seasonal scale (up to 2016 m² gained or 4863 m² lost over few months at site scale). Seascape pattern analysis revealed that physical factors (swell events, cyclones) had a major impact on the ocean-exposed site with varying impact degree depending on frequency, duration and intensity. Biotic (herbivory) or anthropogenic (grubbing, nutrient inputs) factors were also identified to influence the structural shape, fragmentation, or disappearance of seagrass beds. Further work is required to better quantify the effect of each single factor, a difficult task due to their combined expression. At the reef scale, these results showed a positive correlation between seagrass beds and inner reef flat coverage suggesting that common factors drive these highly resilient ecosystems.

Keywords: *Seagrass, Seascape ecology, Aerial photographs, Syringodium isoetifolium, swell*

1. Introduction

Seagrass meadows are known as key ecosystems (Short & Wyllie-Echeverria 1996) and among the world's most widespread habitat in shallow coastal waters. Their economical (US\$3.8 trillion per year) and ecological value are now well established (Costanza et al. 2014). Because of their coastal location, seagrass populations are however at a critical juncture (Tanner 2006, Bostrom et al. 2006).

As ecological patterns and processes are undergoing important changes under the extent human pressure in a critical socio-economic environment, a better understanding of their spatial and temporal dynamics is crucial (Burel & Baudry 1999, Lambin et al. 2001, Turner 2005). While most of ecological studies focus on the interactions between organisms or communities and their environment at a fine scale, landscape ecology deals with mosaics of spatial and temporal units (composition and pattern) at all scales, from leaf to continent surface and from days to millennium (Forman 1995, Lustig et al. 2015). Analyses performed at multiple scales have attested the importance of landscape pattern for many taxa (Turner 2005). Landscape ecology links up landscape patterns and ecological processes (Turner 1990, Tischendorf 2001), highlighting factors that drive ecosystems. Although terrestrial ecology has developed theories and methods at landscape level for several decades (Forman, 1995), seascape ecology, *i.e.* landscape ecology for the marine realm is recent (Wedding et al. 2011), particularly for seagrasses in tropical marine environment (Barrell et al., 2015; Irlandi, 1994).

Many studies have successfully mapped shallow coastal ecosystems using archived aerial imagery (Armstrong 1981, Yamano et al. 2000, Lewis 2002) despite possible limitations in spectral resolution. This low cost and effective method gives an overview of the past and recent ecosystem spatial dynamic (Kendrick et al., 2002; Pasqualini et al., 2001, 1998). The development of time-series depends however on the availability of images and historical interest in the studied areas (Hernandez-Cruz et al. 2006). Spatial pattern metrics related to coverage, fragmentation, shape or aggregation used to describe the seascape (Gardner et al. 1987, Boström et al. 2011), and assess consequences of biotic and abiotic processes (Barrell et al. 2015). Understanding seagrass seascape pattern allows identification of various kinds of natural and human-induced disturbances, which cause large seasonal and long-term oscillations in world's seagrass populations, (Short et al. 1988, Olesen & Sandjensen 1994, Robbins et al. 2000). Swells and cyclones, macroalgae (competition), over-grazing, boating traffic and dredging activities, increased turbidity, sewage discharge, herbicide inputs and eutrophication are the main factors identified to have a negative effect on seagrass development (Walker & McComb 1992, Kendrick et al. 1999, 2002, Burkholder et al. 2007, Cabaco et al. 2007) and possibly impacting seagrass seascape pattern. Thus, identifying and mapping the changes in seagrass beds is important for conservation and management (Montefalcone et al. 2010).

In Reunion Island seagrass beds develop within the coral reef ecosystem. Most of the human population has been living on the island's coastline since its colonization in 1646 and a population increase of 200% has been documented from 1950 to 2012 on the west coast. The coral reef ecosystem had to face

anthropogenic pressures such as line fishing, seafood hand-collection or coral exploitation (until 1969; Tessier et al., 2008). Reports of reef decline in the 80's and 90's pointed at nutrient-enriched submarine groundwater discharge that led to an eutrophication process (Cuet 1989) and impacted coral communities (e.g. Naim, 1993). Urban water treatment plants have been constructed in 1978 (and upgraded in 2010 for the one close to our study area) to control eutrophication. The coral reef ecosystem is protected since 1997, first as part of a local marine reserve created in 1997 and since 2007 as part of the *Réserve naturelle nationale de La Réunion* (Reunion Island National Marine Reserve). Until those present days, seagrass beds were not considered for monitoring surveys nor studied for their ecology or dynamic patterns in Reunion Island. As far as we know, no study on seagrass seascape dynamics in the southwestern Indian Ocean has been published yet.

This study focused on seagrass ecosystems and aimed to (1) assess the variability of seagrass seascape at long term and seasonal temporal scales and to (2) link the observed dynamics to environmental factors.

2. Materials and methods

2.1 Study area

Reunion Island is located in the southwestern Indian Ocean, 700 km east of Madagascar. Coral reefs are limited to discontinuous fringing reefs along the western dry coast. Seagrass beds consist of one single seagrass species, *Syringodium isoetifolium*, only observed at the Ermitage / La Saline fringing reef which is the island largest coral reef ecosystem (8 km long, Fig. 4.1). The reef is connected to the ocean through the 'Pass of l'Ermitage' in its center. Seagrass beds patterns were monitored at three sites inside the Ermitage / La Saline fringing reef, from north to south: North side (MNS), Pass of l'Ermitage (PAS) and Planch'alizés (PLA). The sites were selected based on aerial photographs examination and ground truthing to represent a wide range of seagrass cover and environmental conditions. The sites were 300 m X 300 m each, and represented 50% of the total seagrass coverage of the west coast in 2013. The three sites have two main zones: the back reef (BR), mainly comprising detrital sediments and the inner-reef flat (IF) associated with large living coral communities dominated by the *Acropora* genus at PAS and PLA and by *Porites* at MNS. While PLA and PAS display the greatest width (480 m and 400 m respectively) and depth (1.0 m and 1.5 m respectively), MNS is located at the narrowest and shallowest part of the reef (180 m of and 0.5 m respectively). Tides are semidiurnal ranging from 0.1 m (neap) to 0.9 m (spring).

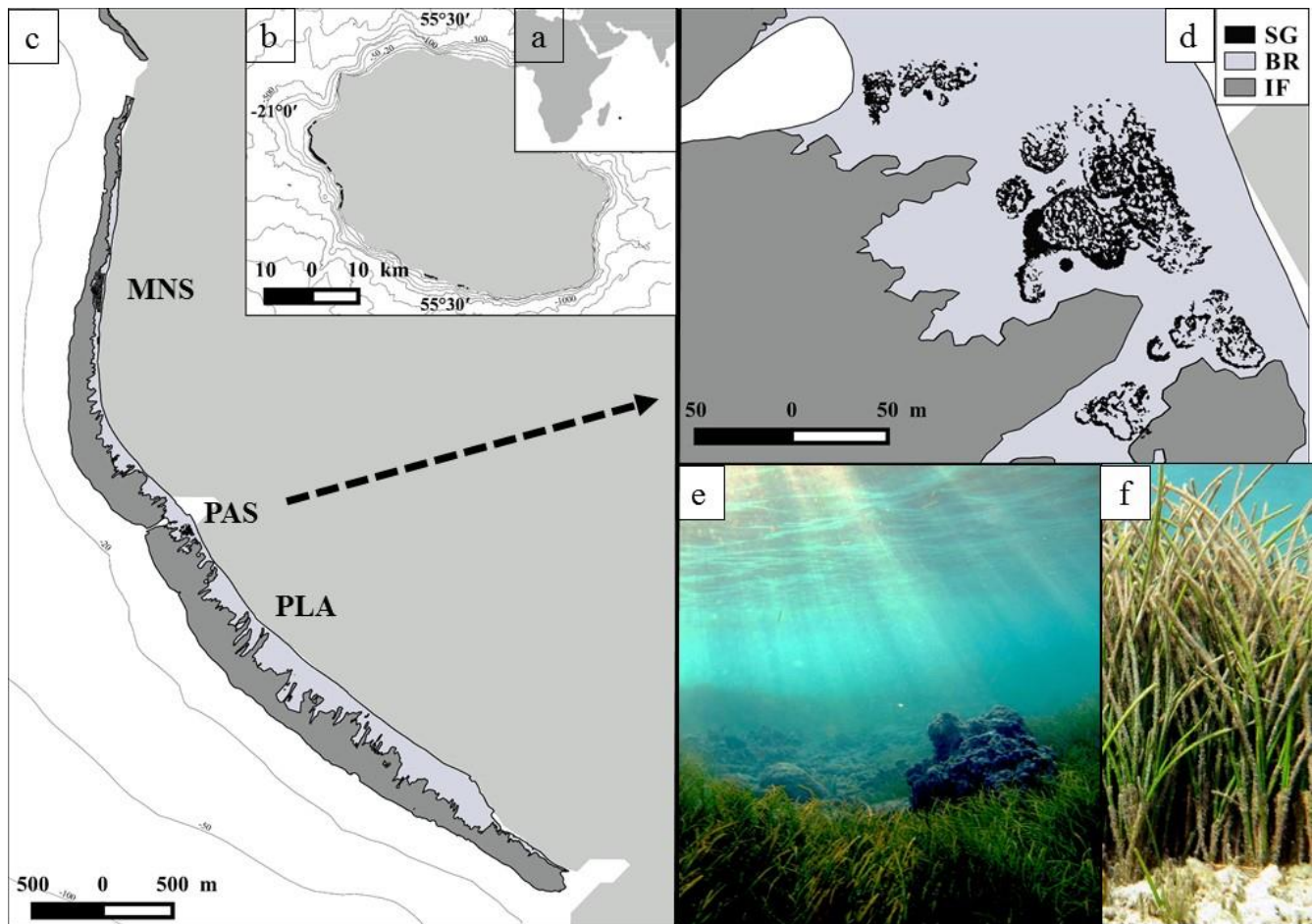


Figure 4.1. Location of study sites and considered scales. Reunion Island (a), Ermitage / La Saline reef (b), study site (c) (MNS = North side; PAS = Pass of l’Ermitage; PLA = Planch’alizés) . Illustration of scales related to seagrass ecosystem (d: SG = seagrass; BR= back-reef, IF= inner flat; e; f *Syringodium isoetifolium*)

All sites are subject to three types of swell. The first one is a low energy southeastern swell generated by trade winds throughout the year with typical short period ($5 < t < 10$ s) and significant heights (Hs) rarely exceeding 2 m. The second type of swell propagates from the south west and only occurs during the winter season (from May to October) associated with long period ($12 < t < 20$ s) and high Hs (3 m and occasionally up to 8 m) waves. The third one is a northeastern swell generated by cyclones (period $12 < t < 14$ s and Hs = 4 m).

2.2 Seagrass seascape mapping

2.2.1 Long term analysis

High-resolution aerial photographs (set to 0.5 m by pixel) were used to assess the changes in seagrass seascape. Seagrass beds were mapped at the three sites using 16 color and black & white aerial photographs over 65 years obtained from (1) the *Institut National de l'Information Géographique et Forestière* (National Institute for Geographic and Forestry Information), (2) the *Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer* (French Research Institute for Sea Exploitation), (3) the *Agence pour la Recherche et la Valorisation Marines* (Research and Development of Marine Resources Agency) and (4) our ultra-light aircraft method. All the rasters were loaded onto a desktop GIS mapping software (Quantum GIS) for photo-interpretation. Because accurate representation of the seagrass coverage depends on the resolution of the imagery and interpreter (Marshall & Lee 1994, Kendrick et al. 2002), seagrass beds were digitalized using a single interpreter at a fixed scale of 1:60. Polygon's boundaries, visually identified by color and texture, were assumed to represent seagrass patches and were manually delineated. In this study, a seagrass patch is defined as a continuous area differing from its surrounding habitat types. In order to assess seascape dynamics at the reef scale, the two geomorphological zones (BR and IF) were also digitalized.

2.2.2 Short term analysis

Aerial photographs were obtained over 3 years (from summer 2013 to summer 2015; 3 summer and 2 winter seasons) at the three sites using an ultra-light aircraft. The camera was fixed to an inertial platform to obtain orthogonal photographs. In order to produce very high-resolution images (0.1 m by pixel), all flights were conducted at an altitude of 610 m (2000 feet) during low tide, with no wave nor wind conditions and early in the morning to limit solar light reflection. Landmarks were fixed over the reef and geolocalized (centimetric level accuracy) using a D-GPS RTK (GNSS viva CS15). They consisted of ceramic tiles (0.2 x 0.2 m) painted in neon red and natural objects were used as additional landmarks. All images were georeferenced with Global Mapper 11 using a minimum of 10 landmarks per images. Rasters were analyzed using the same methodology as described in the 2.2.1 section.

2.3 Data analysis

2.3.1 Seascape metrics

Landscape analysis quantifies the elementary units of landscape which correspond here to seagrass patches. In order to describe seagrass patches pattern at each site several metric algorithms were calculated using the FRAGSTATS 4.2 software (Mcgarigal et al. 2013) at the class level. Metrics corresponding to our aim of assessing the consequences of biotic and abiotic processes were selected (Table 4.1).

Table 4.1. Description of the metrics used in the study

Metrics	Description	Utilization
<i>TA</i>	Total Area of the class	Information about the total coverage of the seagrass meadows
<i>NP</i>	Number of Patches of the class	Number of units which composed the seagrass coverage
<i>NH</i>	Number of Holes of the class	Information about the fragmentation or recolonization dynamic of the seagrass patches
<i>FI</i>	Fragmentation Index (= NP / TA)	Information about how patches are distributed
<i>AI</i>	Aggregation Index	Level of aggregation of spatial patterns (He et al. 2000)
<i>LSI</i>	Landscape Shape Index	Measure of the overall geometric complexity of the seagrass seascape pattern; can give information about the seascape disaggregation
<i>MPA</i>	Mean Patch Area	A combination of these two metrics give
<i>CVPA</i>	Coefficient of Variation of the Patch Area	information about the homogeneity of the seascape pattern

2.3.2 Environmental data

Supplementary environmental data were additionally collected and are presented in Table 4.2. Cordier et al., (2012) measured current speed at PLA and PAS sites as part of a study on the hydrodynamic processes and water circulation of the La Saline fringing reef. These data are used here to document the hydrodynamic conditions at these sites. In addition, currents were measured at the MNS site during 24 h periods with a 1 min continuous recording and averaged every 10 minutes. Burst records at 1 Hz and 2 Hz were also performed each hour to measure the high-frequency variability of seawater elevation and flow. Measurements were performed using a bottom-mounted Nortek acoustic Doppler current meter and a Nortek acoustic Doppler current profiler (Nortek AS, Rud, Norway).

Table 4.2. List of environmental parameters used in the study

Variable	Unit	Period	Source
<i>Nutrient</i>	mg(NO ₃).L ⁻¹	1999-2014	Office de l'eau
<i>Rainfall</i>	mm.d ⁻¹	1988-2015	Météo France
<i>Swell period</i>	s	1999-2015	CANDHIS
<i>Swell significant height</i>	m	1999-2015	CANDHIS
<i>Water velocity</i>	m.s ⁻¹	2007; 2014	Cordier et al. (2012), this study

3. Results

3.1 Seagrass dynamics

3.1.1 Decadal variability

Seagrass coverage (TA) strongly fluctuated over the study sites during the 65 past years with a minimum of 1680 m² observed in 1950 and maximum of 13832 m² in 2014 (Fig. 4.2). After a first TA peak of 10387 m² in 1966 a strong decline of -60% occurred during the 70's. A slight increase of +53% arose in the 80's and was followed by lower values in the 90's. The total cover was steady between 2004 and 2008 before showing a marked increase of +82% from 2008 until summer 2014, from 7584 m² to 13832 m². Variability in seagrass seascape pattern were observed at the long-term scale at each site (Table 4.3).

Firstly, at MNS site, the coverage measured was important in 1966 (6562 m² compared to 50 m² in 1950) and fluctuated afterwards from 4154 m² in 1978 to 6985 m² in 1989. Concurrently, strong variations in seascape pattern were observed in 1966 and 2014 as NP (55 and 433 patches respectively) and AI (83 and 73 respectively) strongly differed whereas TA was similar (6762 m² and 6287 m² respectively). This observation reflects strong variations in the seagrass seascape pattern at the MNS site, displaying different levels of fragmentation but with rather steady seagrass coverage.

Secondly, the seagrass meadows present at PAS site in 1950 (562 m²) disappeared from 1978 to 1989. A recolonization phase started in 1991, with an exponential increase of TA until winter 2013 (+6675 m²). In addition, AI indicates that two major fragmentation events occurred in 2003 (AI = 67) and winter 2014 (AI = 72). This site displays a great seagrass coverage dynamics.

Thirdly, at PLA site, over the 65 years examined, the maximum TA was reached in 1966 (3395 m²) and was following a sharp increase of + 218% from 1950. Conversely, seagrasses disappeared at this site during the 70's and 80's. A recolonization phase began in 1989, with a TA increase of +629% by 2015.

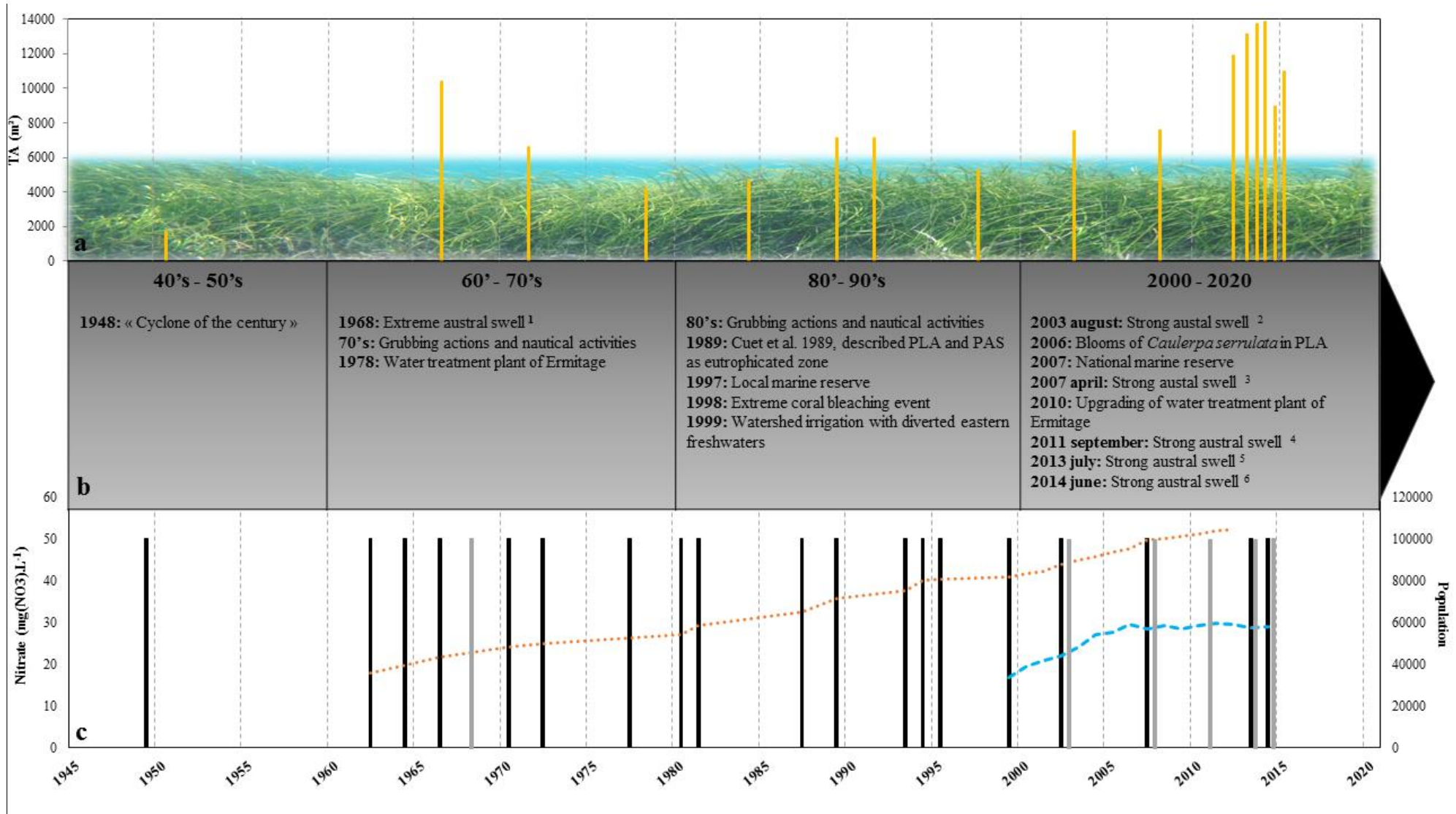


Figure 4.2. Historical timeline of seagrass beds coverage and environmental features over 65 years, a: Evolution of seagrass coverage (TA); b: key events on the West coast of Reunion Island (¹ no data, describe as tidal waves; ² Hs = 5 m and t = 20 s for 6 hours; ³ Hs = 6 m t = 22 s for 3 days; ⁴ Hs = 5 m and t = 21 s for 2 days; ⁵ Hs = 6 m and t = 20 s for 4 hours; ⁶ 6 m with 22s for 2 days); c: Environmental features : grade 5 cyclone on the Saffir–Simpson hurricane scale (black vertical bars), extreme austral swell (grey vertical bars), human demography over the watershed (dotted line); nitrate load (dashed line)

Table 4.3. Temporal evolution of the seagrasses total area (TA) and number of patches (NP) per site over the 65 years study (^{0.1} = 0.1 m by pixel, otherwise 0.5m/pixel)

Year	Season	MNS		PAS		PLA	
		TA	NP	TA	NP	TA	NP
1950	winter	50	5	562	17	1067	24
1966	winter	6562	55	224	14	3395	60
1971	winter	6215	247	326	12	33	3
1978	interseasonal cooling	4154	111	0	0	0	0
1984	interseasonal cooling	4595	287	0	0	0	0
1989	interseasonal cooling	6985	107	0	0	127	2
1991	winter	6825	140	160	8	164	2
1997	winter	4569	49	500	5	197	7
2003	summer	6480	392	523	53	497	15
2008	summer	5004	141	1780	63	793	5
2012	interseasonal cooling	6325	444	4408	142	1109	21
2013	summer	5738	349	6146	59	1256	23
	summer ^{0.1}	5729	365	6151	59	1260	35
2013	winter	5460	487	6835	61	1369	18
	winter ^{0.1}	5481	609	6938	50	1374	21
2014	summer	6287	433	6118	120	1410	26
	summer ^{0.1}	6308	604	6112	149	1412	27
2014	winter	4508	605	3624	398	813	83
	winter ^{0.1}	4542	685	3613	489	814	71
2015	summer	5627	494	4451	199	921	40
	summer ^{0.1}	5633	662	4427	220	925	41

3.1.2 Seasonal variability

Short term variations in spatial pattern displayed (Fig. 4.3 and 4.4) during the five seasonal surveys. A loss of -35% of the total seagrass beds coverage (both sites) occurred between summer and winter 2014 whereas an increase of +22% was recorded the next season (summer 2015).

When considering site level, in summer 2013, MNS site displayed the most complex seascape pattern with high value of LSI, high NP, associated with small MPA (15 m²) and heterogeneous patches (highest FI = 0.064; CVPA = 800 and NH = 317) (Fig. 3.4). Conversely, and despite a similar TA, the PAS site was composed of large homogeneous seagrass patches (MPA = 108 m²; CVPA = 480) that are considered as aggregated (AI = 97 and FI = 0.009). The PLA site displayed a similar aggregative pattern (low FI value of 0.028 and high AI) but associated with lower TA and NP values (Fig. 4.4). Except for the MNS site (increase of 67% in NP, 74% in FI and decrease of 4% in TA) no variation of seascape pattern was observed between summer and winter 2013.

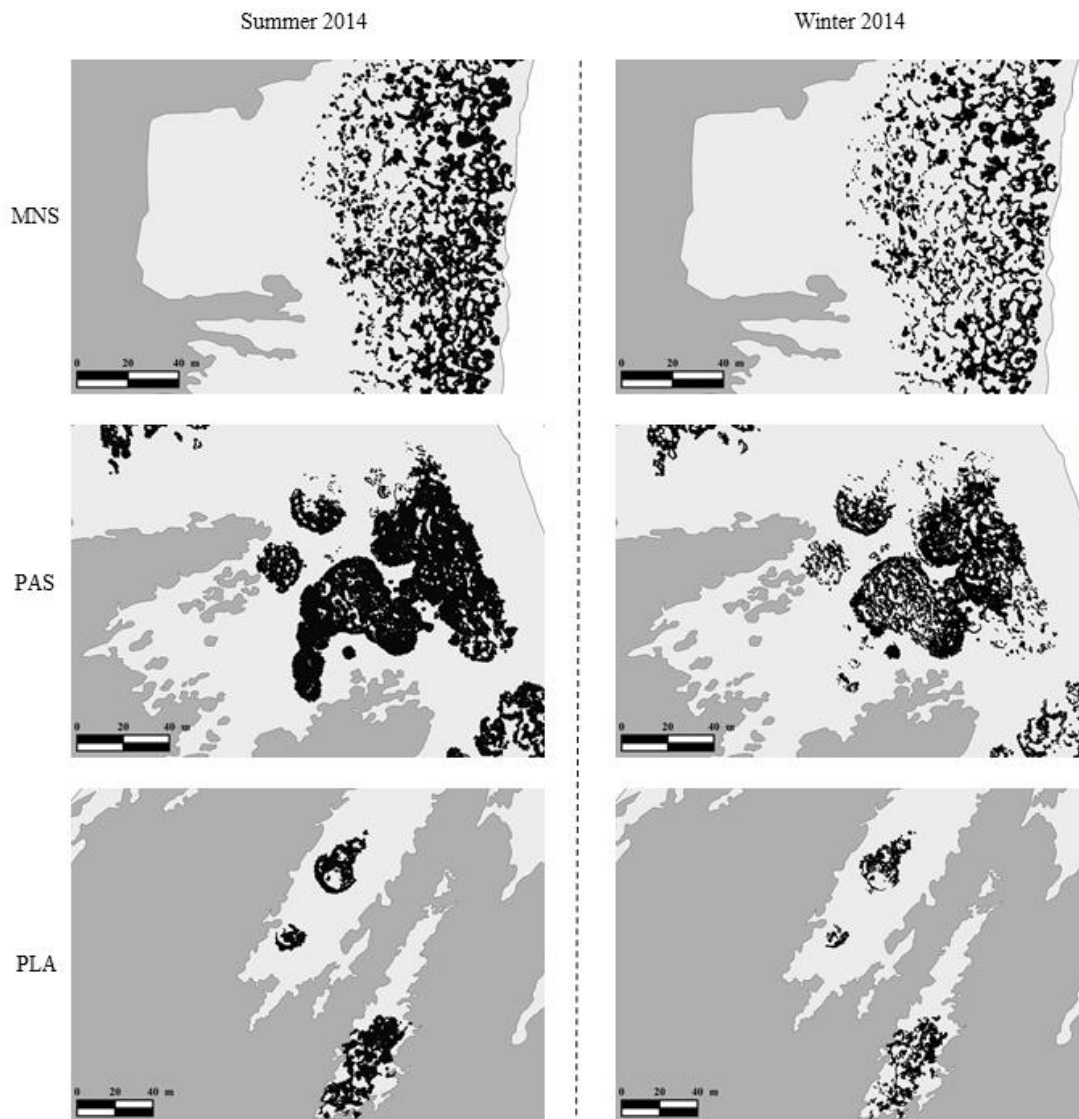


Figure 4.3. Seagrass seascape pattern at seasonal scale, during a “crisis event” (summer 2014-winter 2014). Seagrasses in black; Back reef in light-grey; Inner reef flat in dark-grey; Beach in white

Summer 2014 is characterized by changes in PAS seascape pattern and seagrass beds decline. PAS site displayed increased fragmentation, supported by a decrease in TA (-727 m²), an increase in NP (+99) and a severe decrease in MPA (from 137 m² to 41 m²). An aggregation trend was noticed at the MNS site, supported by a TA increase (+15%). No changes were observed at the PLA site.

Winter 2014 was marked by a strong decline in seagrass beds coverage and a landscape pattern complexification at the three sites (Fig. 4.3) with strong negative variations in TA (MNS: -30%; PAS: -41%; PLA: -42%) and an increase in NP (MNS: +81; PAS: +340; PLA: +44 patches). Consequently, FI increased, AI decreased and MPA dropped drastically at the three sites (Fig. 4.4) and were homogeneously fragmented at this date (winter 2014). Higher CVPA values at the PAS site however indicated that some large seagrass patches persisted.

An opposite trend was observed in summer 2015 with seagrass patches that tended to aggregate at each site. This last season is considered as a consolidation and recolonization phase for seagrass beds.

Decreasing NH accounted for seagrass development inside the patches filling holes that appeared during the declining event (winter 2014). AI values were however still lower than the ones measured in 2013 and summer 2014.

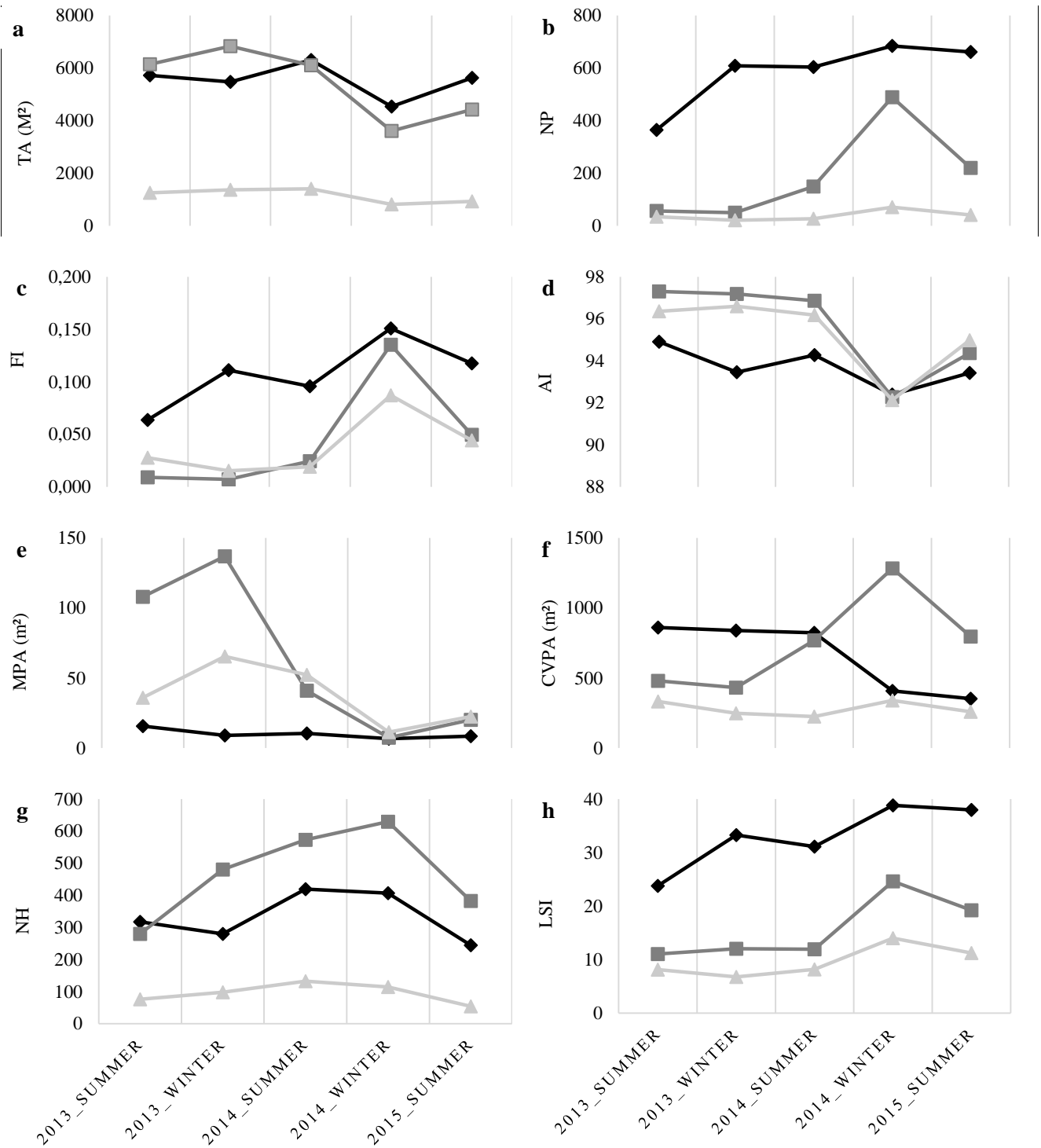


Figure 4.4. Seagrass seascape metrics over 5 consecutive seasons; a: Total coverage area (TA) b: number of patches (NP); c: Fragmentation Index (FI); d: Aggregation Index (AI) e: Mean patch area (MPA); f: Coefficient of variation of patch area (CVPA); g: Number of holes (NH); h: Landscape Shape Index (LSI) for the three sites, MNS in dark rhomb; PAS grey square, PLA in light grey triangle

3.2 Environmental features

3.2.1 Spatial variation of the reef structure

To understand the seagrass bed dynamics, surrounding reef structure has been mapped concurrently (6 dates over 65 years). Inner reef flat (IF) and back reef (BR) balance strongly shifted. The same trend is present at each site over decades: a general decline of the IF coverage (MNS -46%; PAS -32%; PLA -35%) whereas BR expanded from 1950 to 1984, and until 1997 for MNS site only (Fig. 4.5). This general decline of the living corals could be defined as a strong degradation period. A reverse trend was observed since 1997 at PAS and PLA sites (IF coverage +18% and +27% respectively) that could correspond to a change in the reef health. At MNS site, coral communities slightly recovered from 1997 to 2003 (IF +16%) but the 2014 record was the worst of the past 65 years (52%).

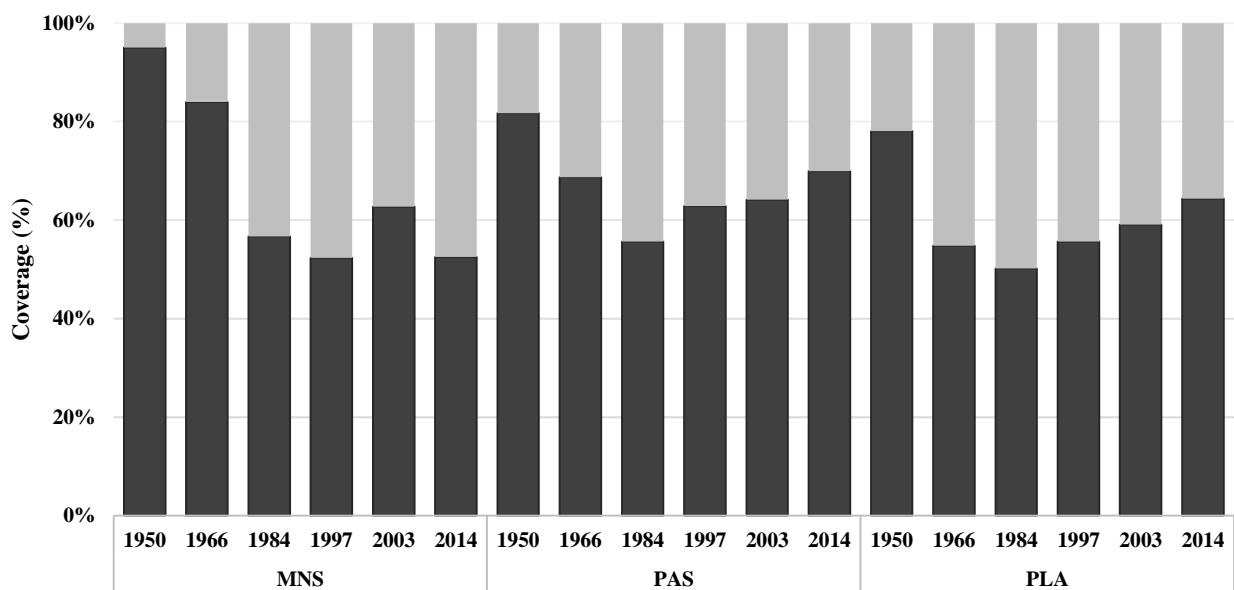


Figure 4.5. Reef structure fluctuations: percentage coverage from 1950 to 2014 (Back reef (BR) in grey, inner-reef flat (IF) in black)

3.2.2 Hydrodynamics features

Reunion Island has been affected by multiple climatic events during these past decades with a total of 19 extreme cyclones (grade 5) that have variously impacted the west coast (Fig. 4.2). The strongest cyclone was described in 1948 and named “cyclone of the century”. Concurrently, several strong austral swell events occurred as for year 1968, reported by Cordier (2007), and considered as a “tidal wave” event by the local population. More recently, five strong austral swell events occurred from 1997 to 2015 (Fig. 4.3) with similar direction and intensity but different duration (<12 h to 72 h). Hydrodynamic measurements highlighted different trends at each site. The general pattern of water circulation was confirmed by the 24 h time series recorded the along shore current components at the 3 sites. Mean currents were different between sites ($0.08 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ at MNS; $0.20 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ at PAS; $0.28 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ at PLA). The

mean current speed measured at the MNS site was not representative of the real water flux because of a chaotic vector direction of current. The similar records at PAS and PLA sites (Cordier, 2007) corresponded to the subsequent mass of water entering the reef due to wave breaking at the reef front (maximum of 1.5 m.s^{-1}). The cross-shore surge-currents at high tide have intensified during strong wave events and agitated sea states. Some strong events have been recorded (3 m.s^{-1}) at MNS and corresponded to the swell forcing. The frequency of these intense currents appeared to be higher at high tide compared to low tide meaning a higher energy transfer at high water depth. Mean currents were weaker during mild weather conditions (PAS = 0.15 m.s^{-1} ; PLA = 0.10 m.s^{-1}) and no difference was measured between tide levels, reinforcing the close link between the sea-level and the amount of energy transferred from the open ocean. The mean value recorded at the MNS site (0.1 m.s^{-1}) revealed that currents were stronger in calm weather than in strong wave events due to constant incoming water flux.

4. Discussion

Overall, seagrass beds coverage is low in Reunion Island (maximum of 26297 m^2 in 2013 summer survey) and populations are only associated to a fringing reef (Ermitage / La Saline reef) on the west coast at the exception of a very small and scattered patch located in the east coast on basaltic sands. Analysis of the 16 aerial photographs obtained between years 1950 and 2015 however revealed strong variations in seagrass coverage at the Ermitage / La Saline reef. Results at a long-term scale are consistent with other studies that have focused on long-term (Cuttriss et al., 2013; Frederiksen et al., 2004a; Kendrick et al., 2002, 1999). Oscillations in coverage value observed at the seasonal scale (up to 2016 m^2 gained or 4863 m^2 lost over few months) in Reunion Island can be of the same magnitude order than those observed at the multidecadal scale.

Seascape patterns nowadays are under constant changes due to many disturbances of varying intensity and frequency (Short & Wyllie-Echeverria 1996, Fonseca & Bell 1998, Kirkman & Kirkman 2000). The Ermitage / La Saline reef ecosystem hosting the seagrass populations also displays strong variations in the expression of both its abiotic and biotic components (Chauvin et al. 2011, Denis et al. 2011, Kolasinski et al. 2011, Cordier et al. 2012). Such dynamic responses in seagrasses and coral reef ecosystems functioning translates a constraining environment.

4.1 Physical factors

Physical disturbances are considered the main extrinsic factors controlling the spatial structure and species diversity of seagrass beds (Den Hartog 1971, Patriquin 1975, Duarte et al. 1998, Frederiksen et al. 2004b, Bourque et al. 2015). As for coral reefs, many factors have been incriminated in seagrasses decline, including cyclones, storms and strong swell events (Thomas et al. 1960, Patriquin 1975, Preen & Marsh 1995, Scopélitis et al. 2009). Because of its location and its narrowness, the Ermitage / La Saline reef is particularly vulnerable to strong climatic events.

First, cyclones may impact seagrass beds through various processes and lead to a decrease in their global coverage. Reunion Island is periodically impacted by strong cyclone events. As for example, cyclone “Dina” which hit the west coast in summer 2002 and caused serious coastline damages due to direct wave action (maximum significant height of 15 m and maximum wind of 280 km/h). Results suggest that cyclone Dina solely could explain the increase in fragmentation observed at the 3 study sites almost one year later (January 2003). The same case was described at Ross and Smith Island where authors have reported a loss of -63 % in coverage due to natural grubbing action following cyclone Lehar (Sachithanandam et al. 2014). Others authors also described seagrass coverage decline caused by light deprivation (turbidity) and grubbing by wave action after storm and cyclone events (Preen et al. 1995, McKenzie et al. 2012). In Ermitage / La Saline reefs, turbidity induced by floodwaters (cyclone effects) was quickly cleared by water flow : with a short residence time of 10 h (Cordier 2007), water renewal reduces silt and organic loads.

A severe cyclone ‘BEJISA’ characterized by a 6 meters swell (maximum of 11 m) and heavy rainfall and wind, hit the west coast of Reunion Island during high tide in summer 2014. No strong impacts were observed in the seagrass seascape pattern despite these propitious conditions. A slight decrease in total area and an increase in fragmentation was detected in PAS site. Field observations showed that scattered seagrass mortality at this site was the result of light deprivation mainly due to *Casuarina equisetifolia* (human-planted coastal trees) macrodetritus trapped in corals and seagrasses. These findings highlight possible indirect effects of cyclones and the crucial role of shoreline managing (land and marine). In the last 18 years, the four major cyclones have not significantly decreased seagrass coverage at the reef scale. Hence, the obvious multidecadal trends observed in seagrass coverage do not seem correlated to cyclone frequency. Each effect has not been however assessed at short term scale (1 or 2 years).

Conversely, cyclones may have a positive impact on seagrass coverage. It is well established that tropical cyclone affect geomorphological structures and ecological functions of coral reef ecosystems (Done 1992, Massel & Done 1993, Larcombe & Carter 2004). It was hypothesized that reef communities from coral reefs in Reunion Island may first have been enhanced due to the installation of new substratum following cyclones, even when they were particularly destructive and have inflicted many scars to the reefs (Naim et al. 2000, Scopélitis et al. 2009). Such newly available habitat in back reef

areas are propitious to *S. isoetifolium* and may stimulate seagrass patches growth. Similarly, the two strong cyclones that hit the west coast of Reunion Island in 1962 and 1964 could have potentially had a strong impact on the back reef and seagrass coverage at MNS site (BR = +210% from 1950 to 1966). The lack of supplementary information from this period prevents any strong conclusion. Nonetheless seagrasses were able to spread significantly at this site. *S. isoetifolium* is a competitor species (Birch & Birch 1984) able to rapidly recolonize disturbed areas (Rollon et al. 1999). Indeed, the seagrasses ability to occupy and colonize space through both sexual reproduction and clonal growth is a key factor to the development and maintenance of seagrass beds (Bostrom et al. 2006). *S. isoetifolium* patches development appeared to be fast, (4 fold increase, +5000 m², from 2008 to 2013) also during a cyclone free time period. This expansion dynamics was restricted to the PAS site and appeared to be primarily from horizontal clonal growth because of low flower density, circular patches and fast horizontal and vertical growth and 0.4 cm.j⁻¹ for leaves, (Cuvillier, unpublished data, chapter 7). Our results concur with the *S. isoetifolium* strong expansion (800 to 7000 fold from 1988 to 2003) reported in the Great Barrier Reef by (McKenzie et al. 2014).

Second, strong swell events occurred regularly at the Ermitage / La Saline reef. In 1968, a high austral swell hit the west coast during 3 days with devastating consequences for the reef ecosystem and houses located close to the beach. This event may explain the important loss of seagrass patches in the South part of the reef, (PLA) observed in 1971. During our seasonal survey, a strong swell event (6 m with a 22 s period for 2 days) in winter 2014 may also have had a negative effect on seagrass seascape pattern: a loss in total coverage was reported at the three sites and changes in seagrass seascape pattern were observed with an increase in fragmentation and seascape shape index (complexity). Similar results were reported by Patriquin (1975) and Wanless (1981) and were interpreted as an appearance of "blowouts" in tropical seagrass systems under the influence of intense wave and current energy.

A high austral swell event (tide event peak) has also been recorded in winter 2013, but no effect on seagrass meadows was observed. This could be explained by energy dissipation by neighbouring reef structure and tide effects. Previous studies (Gourlay 1994, 1996a, b, Massel & Gourlay 2000, Brinkman 2001) have highlighted the important role of the inner reef flat depth for controlling swell energy. As evidenced by several authors (Roberts 1989, Gourlay & Colleter 2005, Presto et al. 2006, Coronado et al. 2007, Taebi et al. 2011) the typical geomorphology of narrow and shallow fringing reefs constrains water energy. Roberts and Suhayda (1983) reported that for a discontinuous reef, swell lost 77% of its energy at low tide and 68% at high tide. While austral swell characteristics (high height and periods) are important factors impacting seagrass beds, duration of the event is also to be taken into account (probably more than 24h for a semi-diurnal tide system).

Results suggest that water energy may mold seascape patterns with regard to patch development. However real grubbing level appears difficult to be determined in seagrass beds. Circular patches were observed at PAS site until winter 2014 and at MNS site in 1966 only. Patches have been observed to be predominantly circular in sheltered areas, associated with calm hydrodynamic conditions, and as a

result, shaping leopard skin like pattern (Den Hartog, 1971). The seagrass seascape pattern at MNS site got more complex over time, shifting from large and circular patches to multiple small and irregular ones. The inverse correlation between inner reef flat coverage and fragmentation observed at MNS may be related to this process. The loss of coral coverage in inner reef flats corals allows the transfer of high energy swell to the back reefs (Sheppard et al. 2005). Strong current velocities within the reef were recorded at MNS site ($> 3 \text{ m.s}^{-1}$) during rough sea condition (swell associated with significant height $> 2.5 \text{ m}$ and period $> 12 \text{ s}$). Values greater than 1 m.s^{-1} can disrupt seagrass mats integrity and bottom velocities of $0.5\text{--}1 \text{ m.s}^{-1}$ would be sufficient to maintain the erosion process (Patriquin 1975, Williams 1988, Larkum & West 1990). These high energetic events therefore promote seagrass patches erosion. Moreover, according to Frederiksen et al., (2004a), aggregated populations (e.g PAS site) seem to be more resistant to physical disturbances than patchy one (e.g MNS site), due to sediment stabilization by root and rhizome matrix and less patch edge exposed to water flow (Fonseca & Bell 1998, Ramage & Schiel 1999). In this way, MNS site can be characterized as a vulnerable site. Nevertheless *S. isoetifolium* is considered as a fast-growing species (Cambridge & Lambers 1998, Kirkman & Kirkman 2000) and field observation suggest physiological adaptations (higher height of canopy, above and below-part biomass, density of flower). High productivity could have offset the natural grubbing of seagrass leaves and may explain the remanence of the seagrass patches at MNS site over the time. Moreover, water flow can also disperse seagrass seeds or fragments and favor reproduction. Such clonal colonization may occur from small to large scales and create new seagrass patches that modify seascape patterns at reef scale (Kendall et al. 2004, McKenzie et al. 2014).

In this way, strong physical forces may affect long and short-term seagrass seascape patterns of by modulating physical (grubbing, erosion or patch displacement) and biological processes (productivity, sexual and asexual reproduction). Data from 2000 onwards show that austral winter swells can have a stronger impact than cyclones on seagrass seascape patterns impacting total coverage and fragmentation. Their role in long-term trends could be dominant but synergistic effect with cyclones could enhance their effects and further investigation is needed on this subject.

4.2 Biotic factors

Seagrass herbivory is a common natural disturbance in seagrass beds (Hughes et al., 2004; Valentine and Heck, 1999). Herbivory effects are often under-estimated and can strongly modify shallow-water seascape (Gullström et al., 2011). *S. isoetifolium* is described as low resistant to mechanical loads with relatively low in fibers associated with high nitrogen and low carbon contents. These characteristics suggest that *S. isoetifolium* is more susceptible to herbivory than other seagrass species because of the tenderness of their tissues (De Los Santos et al. 2012).

Sea turtles *Chelonia mydas* and *Eretmochelys imbricata* populations have significantly increased in Reunion Island since 2007 (+20%) after a collapsing period (Soria 2015). Young individuals were

observed at the 3 sites, with more frequent observations reported at PAS site (M. Dalleau comm. pers.). Intensive grazing by mega-herbivores such as sea turtles can drastically decrease seagrass above-ground biomass, often referred to as “overgrazing events” (Thayer et al. 1984, Lal et al. 2010). An increasing number of grazed areas is reported at PAS site only, with fully cut leaves. PAS site attractiveness might be due to its higher coverage and proximity to the pass. Green turtle grazing activity appears significant at this site but is still to quantify. Sea urchin species *Tripneustes gratilla*, known to have important impact on seagrass beds during outbreak events (Eklof et al. 2008), was also reported from *in situ* observations. Density of *T.gratilla* was however very low ($< 0.05 \text{ ind.m}^{-2}$) during our short-term study (2012-2015). Overgrazing from sea-urchins is thus unlikely. Fish community visual surveys, demonstrated the presence of the herbivorous scaridae (*Leptoscarus vaigiensis*). Important recruitment was noticed in summer 2014 for this species with 0.25 ind.m^{-2} at PAS instead of 0.01 ind.m^{-2} previously. The key function of parrotfish as contributor to ecosystem dynamics has been confirmed in several studies (Alcoverro & Mariani 2004, Goecker et al. 2005). Kirsch et al., (2002) have reported that small parrotfish (sp.) can seasonally consume up to 85% of the seagrass production, deeply impacting seagrass growth, density and canopy size. Such impact has to be assessed in Reunion seagrass beds. Thus, sea turtle and fish grazing activity may represent an additional factor driving seagrass seascape in Reunion Island. Moreover, the combined action of herbivory and strong swell events can increase seagrass seascape complexity.

4.3 Anthropogenic factors

Mc Kenzie et al (2012) reported that the most likely cause of seagrass decline was a combination of anthropogenic factors and natural physical factors. Results displayed a total disappearance of seagrasses occurred in the south part of the reef (PAS and PLA sites) from the 70's to 1989. At first, the seagrasses disappearance was linked to the 1968 high swells event but fishermen and residents' interview pointed out a synergistic effect with anthropogenic activities: all seagrasses were grubbed and weedkillers were applied in 1968 after this “tidal event” to facilitate nautical activities. Regulation of direct anthropogenic pressures began in 1997 only when the authorities emitted rules to prohibit grubbing activities in the reef. Since 1997 seagrass populations have increased exponentially in PAS and PLA site. The decrease in manual or chemical weeding has probably favored the recolonization process of seagrass patches. At the same time, the island west coast watershed has undergone significant changes due to increasing urbanization and agriculture activities and consequently PAS and PLA sites suffer from eutrophication due to nutrient inputs since the late eighties (Conand et al., 2002; Cuet et al., 1989). *S. isoetifolium* productivity positively responds to increasing nutrient loads (Udy et al. 1999, McKenzie et al. 2014). Reef water eutrophication is a complex process involving organic production which impacts the nutritional status of communities (Nixon 1995, Kolasinski et al. 2009, 2016) and drives changes in seascape pattern. Udy et al., (1999) have observed that the increased loads of nutrients from urban and agriculture wastewater discharge may have positively influence the *S. isoetifolium*

dynamics and have led to a global expansion. However, according to (Duarte 1995), seagrass biomass increases with nutrients elevation up to a threshold where macroalgae outcompete and replace them. Blooms of macroalgae, microalgae and cyanobacteria are commonly observed throughout the Ermitage / La Saline (Petit & Prudent 2008) reef but no studies have been undertaken yet to assess their impact on seagrass beds.

Conclusions about nutrient load effect on seagrass seascape at long-term scale are hampered by insufficient data. As an important factor, the impact of nutrient loads on the seagrass ecosystems in Reunion Island is currently studied and some further results are expected. At the reef scale, these results showed a positive correlation between seagrass beds and inner reef flat coverage suggesting that common factors drive resilient communities in both ecosystems. Both communities are composed of fast growing species (e.g. *Acropora* sp. the most abundant coral species in the reef). Finally, results suggest that the long-term trends are imposed by anthropogenic activities since the 50's but no data is known before this period. As no ground truthing could be related to old aerial pictures, some caution is required for interpretation at large temporal scale. Moreover, gaps in the time-line, as absence of long-term monitoring for nutrient loads, could hide some unknown impact or variation. However, long term trends or seasonal patterns shown by our study are informative enough to build ecological hypotheses.

5. Conclusion

The purpose of this study was to understand seascape dynamics of a tropical monospecific seagrass bed over 65 years at Reunion Island. Seagrass beds coverage at the Ermitage / La Saline reef appeared to be clearly influenced by synergistic factors and chronic small-scale physical disturbances. Water energy brought by frequent seasonal or non periodic cyclonic swells could be major driving factors for spatial patterning. This study provides evidences that both long-term and short-term analyses are essential to assess and understand seagrass seascape dynamics and ecology. Long-term analysis offered an overview of seagrass beds dynamics and their ecological history. The low frequency of data acquisition in long term studies however does not allow to clearly discriminate between driving factors. Seagrass seascape patterns showed high fluctuations at the seasonal scale and was constrained by abiotic, biotic and anthropogenic factors. Because of the relative rapid response of seagrass beds to different type of stress, this study suggests that seasonal surveys and long term monitoring are required and can be considered as good tools to assess coastal ecosystems health.

Acknowledgements

We thank to T. Rungassamy for field assistance, C. Hily and E. Lagabrielle for his help, precious comments and ideas, Felix ULM for technical assistance, Virginie Plot for comments, Mayeul Dalleau for his data about turtle. We thanks to the « *Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer* » and the « *Agence pour la Recherche et la Valorisation Marines* » for aerial photographs. We thanks to *Conseil Régional (Ile de La Réunion)* for its funding.

LITERATURE CITED

- Alcoverro T, Mariani S (2004) Patterns of fish and sea urchin grazing on tropical Indo-Pacific seagrass beds. *Ecography (Cop)* 3:361–365
- Armstrong RA (1981) Changes in a Puerto Rican coral reef from 1936-1979 using aerial photoanalysis. *Proc 4th Int Coral Reef Symp*:309–315
- Barrell J, Grant J, Hanson A, Mahoney M (2015) Evaluating the complementarity of acoustic and satellite remote sensing for seagrass landscape mapping. *Int J Remote Sens* 36:4069–4094
- Birch WR, Birch M (1984) Succession and pattern of tropical intertidal seagrasses in Cockle Bay, Queensland, Australia: A decade of observations. *Aquat Bot* 19:343–367
- Bostrom C, Jackson E, Simenstad C (2006) Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:383–403
- Boström C, Pittman SJ, Simenstad C, Kneib RT (2011) Seascape ecology of coastal biogenic habitats: Advances, gaps, and challenges. *Mar Ecol Prog Ser* 427:191–217
- Bourque A, Kenworthy W, Fourqurean J (2015) Impacts of physical disturbance on ecosystem structure in subtropical seagrass meadows. *Mar Ecol Prog Ser* 540:27–41
- Brinkman RM (2001) Wave-induced set-up and flow over shoals and coral reefs. Part 1. A simplified bottom geometry case. *Oceanology* 43:373–388
- Burel F, Baudry J (1999) *Ecologie du paysage. Concepts, méthodes et applications. édition tec et doc*
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72
- Cabaco S, Machas R, Vieira V, Santos R (2007) Impacts of urban wastewater discharge on seagrass meadows (*Zostera noltii*). *Estuar Coast Shelf Sci* 78:1–13
- Cambridge ML, Lambers H (1998) Specific leaf area and functional leaf anatomy in Western Australian seagrasses. *Inherent Var Plant Growth Physiol Mech Ecol Consequences*:89–99
- Chauvin A, Denis V, Cuet P (2011) Is the response of coral calcification to seawater acidification related to nutrient loading? *Coral Reefs* 30:911–923
- Conand C, Uthicke S, Hoareau T (2002) (Echinodermata): a comparison between La Réunion (Indian Ocean) and east Australia (Pacific Ocean). *Invertebr Reprod Dev* 41:235–242
- Cordier E (2007) *Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l'Ermitage / La Saline (La Réunion): processus physiques et flux sédimentaires. Thèse. Université de La Réunion*
- Cordier E, Poizot E, Méar Y (2012) Swell impact on reef sedimentary processes: A case study of the La Reunion fringing reef. *Sedimentology* 59:2004–2023
- Coronado C, Candela J, Iglesias-Prieto R, Sheinbaum J, López M, Ocampo-Torres FJ (2007) On the circulation in the Puerto Morelos fringing reef lagoon. *Coral Reefs* 26:149–163
- Costanza R, Groot R de, Sutton P, Ploeg S van der, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Glob Environ Chang* 26:152–158
- Cuet P (1989) *Influence des résurgences d'eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). Thèse. Aix-Marseille 3*
- Cuttriss AK, Prince JB, Castley JG (2013) Seagrass communities in southern Moreton Bay, Australia: coverage and fragmentation trends between 1987 and 2005. *Aquat Bot* 108:41–47
- Denis V, Debreuil J, Palmas S de, Richard J, Guillaume MMM, Bruggemann JH, Boonstra RK, Baker AC (2011) Lesion regeneration capacities in populations of the massive coral *Porites lutea* at

- Réunion Island: environmental correlates. *Mar Ecol Prog Ser* 428:105–117
- Done TJ (1992) Effects of tropical cyclone waves on ecological and geomorphological structures on the Great Barrier Reef. *Cont Shelf Res* 12:859–872
- Duarte CM (1995) Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41:87–112
- Duarte CM, Agawin NSR, Cebrian J (1998) Leaf growth response to simulated herbivory: a comparison among seagrass species. *J Exp Mar Bio Ecol* 220:67–81
- Eklof J, Delatorrecastro M, Gullstrom M, Uku J, Muthiga N, Lyimo T, Bandeira S (2008) Sea urchin overgrazing of seagrasses: A review of current knowledge on causes, consequences, and management. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:569–580
- Fonseca M, Bell SS (1998) Influence of physical settings on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 171:109–121
- Forman RTT (1995) Some general principles of landscape and regional ecology. *Landsc Ecol* 10:133–142
- Frederiksen M, Krause-Jensen D, Holmer M, Laursen JS (2004a) Long-term changes in area distribution of eelgrass (*Zostera marina*) in Danish coastal waters. *Aquat Bot* 78:167–181
- Frederiksen M, Krause-Jensen D, Holmer M, Laursen JS (2004b) Spatial and temporal variation in eelgrass (*Zostera marina*) landscapes: Influence of physical setting. *Aquat Bot* 78:147–165
- Gardner RH, Milne BT, Turner MG, O'Neill R V (1987) Neutral models for the analysis of broad scale landscape pattern. *Landsc Ecol* 1:19–28
- Goecker ME, Heck KL, Valentine JF (2005) Effects of nitrogen concentrations in turtlegrass *Thalassia testudinum* on consumption by the bucktooth parrotfish *Sparisoma radians*. *Mar Ecol Prog Ser* 286:239–248
- Gourlay MR (1994) Wave transformation on a coral reef. *Coast Eng* 23:17–42
- Gourlay MR (1996a) Wave set-up on coral reefs. 1. Set-up and wave-generated flow on an idealised two dimensional horizontal reef. *Coast Eng* 27:161–193
- Gourlay MR (1996b) Wave set-up on coral reefs. 2. Set-up on reefs with various profiles. *Coast Eng* 28:17–55
- Gourlay MR, Colleter G (2005) Wave-generated flow on coral reefs - An analysis for two-dimensional horizontal reef-tops with steep faces. *Coast Eng* 52:353–387
- Gullström M, Berkström C, Öhman MC, Bodin M, Dahlberg M (2011) Scale-dependent patterns of variability of a grazing parrotfish (*Leptoscarus vaigiensis*) in a tropical seagrass-dominated seascape. *Mar Biol* 158:1483–1495
- Hartog C Den (1971) The dynamic aspect in the ecology of seagrass communities. In: Proceedings of the Sixth European Symposium on Marine Biology. *Thalass Jugoslavica*, p 101–112
- He HS, DeZonia BE, Mladenoff DJ (2000) An aggregation index (AI) to quantify spatial patterns of landscapes. *Landsc Ecol* 15:591–601
- Hernandez-Cruz LR, Purkis SJ, Riegl BM (2006) Documenting decadal spatial changes in seagrass and *Acropora palmata* cover by aerial photography analysis in Vieques, Puerto Rico: 1937-2000. *Bull Mar Sci* 79:401–414
- Hughes AR, Bando KJ, Rodriguez LF, Williams SL (2004) Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: A meta-analysis approach. *Mar Ecol Prog Ser* 282:87–99
- Irlandi EA (1994) Large- and small-scale effects of habitat structure on rates of predation: how percent coverage of seagrass affects rates of predation and siphon nipping on an infaunal bivalve. *Oecologia* 98:176–183

- Kendall MS, 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. *Aquat Bot* 78:15–25
- Kendrick GA, Aylward MJ, Hegge BJ, Cambridge ML, Hillman K, Wyllie A, Lord DA (2002) Changes in seagrass coverage in Cockburn Sound, Western Australia between 1967 and 1999. *Aquat Bot* 73:75–87
- Kendrick GA, Eckersley J, Walker DI (1999) Landscape-scale changes in seagrass distribution over time: A case study from Success Bank, Western Australia. *Aquat Bot* 65:293–309
- Kirkman H, Kirkman J (2000) Long-term seagrass meadow monitoring near Perth, Western Australia. *Aquat Bot* 67:319–332
- Kirsch KD, Valentine JF, Heck KF (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. *Mar Ecol Prog Ser* 227:71–85
- Kolasinski J, Frouin P, Sallon A, Rogers K, Bruggemann HJ, Potier M (2009) Feeding ecology and ontogenetic dietary shift of yellowstripe goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae) at Reunion Island, SW Indian ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 386:181–195
- Kolasinski J, Nahon S, Rogers K, Chauvin A, Bigot L, Frouin P (2016) Stable isotopes reveal spatial variability in the trophic structure of a macro-benthic invertebrate community in a tropical coral reef. *Rapid Commun Mass Spectrom* 30:433–446
- Kolasinski J, Rogers K, Cuet P, Barry B, Frouin P (2011) Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: A stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar Ecol Prog Ser* 443:77–93
- Lal A, Arthur R, Marbà N, Lill AWT, Alcoverro T (2010) Implications of conserving an ecosystem modifier: Increasing green turtle (*Chelonia mydas*) densities substantially alters seagrass meadows. *Biol Conserv* 143:2730–2738
- Lambin EF, Turner BL, Geist HJ, Agbola SB, Angelsen A, Bruce JW, Coomes OT, Dirzo R, Fischer G, Folke C, George PS, Homewood K, Imbernon J, Leemans R, Li X, Moran EF, Mortimore M, Ramakrishnan PS, Richards JF, Skånes H, Steffen W, Stone GD, Svedin U, Veldkamp T a., Vogel C, Xu J (2001) The causes of land-use and land-cover change: Moving beyond the myths. *Glob Environ Chang* 11:261–269
- Larcombe P, Carter R (2004) Cyclone pumping, sediment partitioning and the development of the Great Barrier Reef shelf system: a review. *Quat Sci Rev* 23:107–135
- Larkum AWD, West RJ (1990) Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. *Aquat Bot* 37:55–70
- Lewis JB (2002) Evidence from aerial photography of structural loss of coral reefs at Barbados, West Indies. *Coral Reefs* 21:49–56
- Los Santos CB De, Brun FG, Onoda Y, Cambridge ML, Bouma TJ, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL (2012) Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. *Mar Ecol Prog Ser* 458:89–102
- Lustig A, Stouffer DB, Roigé M, Worner SP (2015) Towards more predictable and consistent landscape metrics across spatial scales. *Ecol Indic* 57:11–21
- Marshall TR, Lee PF (1994) Mapping aquatic macrophytes through digital image analysis of aerial photographs: an assessment. *J Aquat plant Manag* 32:61–66
- Massel SR, Done TJ (1993) Effects of cyclone waves on massive coral assemblages on the Great Barrier Reef: meteorology, hydrodynamics and demography. *Coral Reefs* 12:153–166
- Massel SR, Gourlay MR (2000) On the modelling of wave breaking and set-up on coral reefs. *Coast Eng* 39:1–27

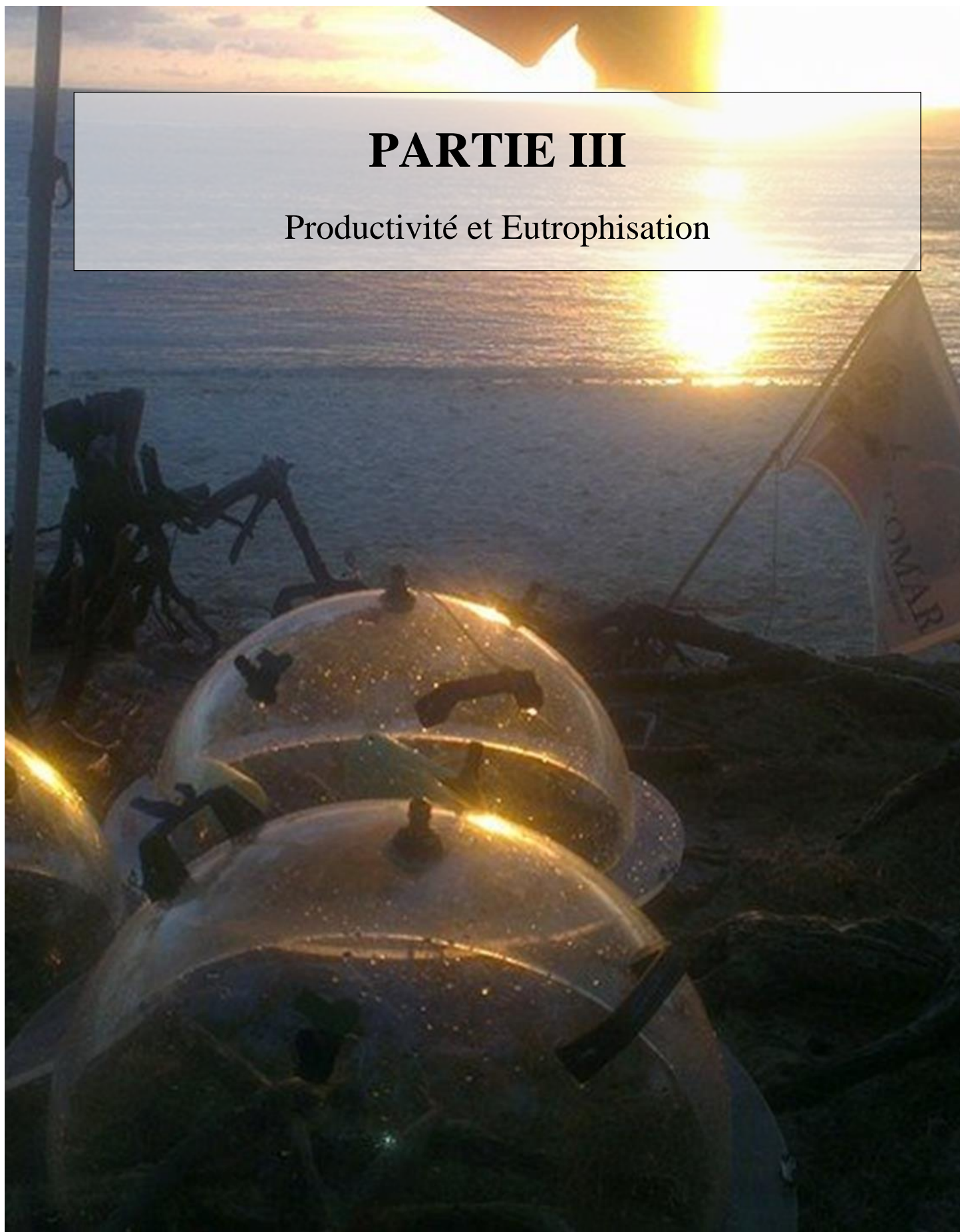
- Mcgarigal K, Cushman SA, Ene E (2013) FRAGSTATS: spatial pattern analysis program for categorical maps. University of Massachusetts, Amherst
- Mckenzie L, Collier C, Waycott M, Unsworth R, Yoshida R, Smith N (2012) Monitoring inshore seagrasses of the GBR and responses to water quality. Symposium:9–13
- McKenzie L, Yoshida RL, Unsworth RKF (2014) Disturbance influences the invasion of a seagrass into an existing meadow. *Mar Pollut Bull* 86:186–96
- Montefalcone M, Parravicini V, Vacchi M, Albertelli G, Ferrari M, Morri C, Bianchi CN (2010) Human influence on seagrass habitat fragmentation in NW Mediterranean Sea. *Estuar Coast Shelf Sci* 86:292–298
- Naim O (1993) Seasonal response of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Mar Ecol Prog Ser* 99:137–151
- Naim O, Chabanet P, Done T, Tourrand C, Letourneur Y (2000) Regeneration of a reef flat ten years after the impact of the cyclone Firinga (Reunion , SW Indian ocean). In: In 9th International Coral Reef Symposium.p 547–554
- Nixon SW (1995) Coastal marine eutrophication: a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41:199–219
- Olesen B, Sandjensen K (1994) Biomass-density patterns in the temperate seagrass *Zostera marina*. *Mar Ecol Prog Ser* 109:283–292
- Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Olyarnik S, Short FT, Waycott M, Williams SL (2006) A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56:987
- Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, Marteel H, Pergent G (2001) Integration of aerial remote sensing, photogrammetry, and GIS technologies in seagrass mapping. *Photogramm Eng Remote Sensing* 67:99–105
- Pasqualini V, Pergent-Martini C, Clabaut P, Pergent G (1998) Mapping of *Posidonia oceanica* using Aerial Photographs and Side Scan Sonar: Application off the Island of Corsica (France). *Estuar Coast Shelf Sci* 47:359–367
- Patriquin DG (1975) “Migration” of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquat Bot* 1:163–189
- Petit J, Prudent G (2008) Climate change and biodiversity in the European Union overseas entities: pre-conference version. IUCN
- Preen AR, Lee Long WJ, Coles RG (1995) Flood and cyclone related loss, and partial recovery, of more than 1000 km² of seagrass in Hervey Bay, Queensland, Australia. *Aquat Bot* 52:3–17
- Preen AR, Marsh H (1995) Response of dugongs to large-scale loss of seagrass from Hervey Bay, Queensland Australia. *Wildl Res* 22:507–519
- Presto MK, Ogston AS, Storlazzi CD, Field ME (2006) Temporal and spatial variability in the flow and dispersal of suspended-sediment on a fringing reef flat, Molokai, Hawaii. *Estuar Coast Shelf Sci* 67:67–81
- Ramage DL, Schiel DR (1999) Patch dynamics and response to disturbance of the seagrass *Zostera novazelandica* on intertidal platforms in southern New Zealand. *Mar Ecol Prog Ser* 189:275–288
- Robbins BD (1997) Quantifying temporal change in seagrass areal coverage: The use of GIS and low resolution aerial photography. *Aquat Bot* 58:259–267
- Robbins BD, Bell SS (1994) Seagrass landscapes: A terrestrial approach to the marine subtidal environment. *Trends Ecol Evol* 9:301–304
- Robbins BD, Bell SS, Ecology S, May N (2000) Dynamics of a Subtidal Seagrass Landscape : Seasonal and Annual Change in Relation to Water Depth dynamics. *Ecology* 81:1193–1205

- Roberts HH (1989) Physical Processes as Agents of Sediment Transport in Physical Processes as Agents of Sediment Transport in Carbonate Systems : Examples from St . Croix , U . S . V . I . Terr Mar Geol St Croix, US Virgin Islands, WIL Spec Publ:95–104
- Roberts HH, Suhayda JN (1983) Wave-current interactions on a shallow reef (Nicaragua, Central America). *Coral Reefs* 1:209–214
- Rollon RN, Ruyter Van Steveninck ED De, Vierssen W Van, Fortes MD (1999) Contrasting recolonization strategies in multi-species seagrass meadows. *Mar Pollut Bull* 37:450–459
- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352
- Sachithanandam, V, Mageswaran T, Sridhar R, Purvaja R, Ramesh R (2014) Assessment of Cyclone Lehar's impact on seagrass meadows in Ross and Smith Islands, North Andaman. *Nat. Hazards* 72:1253-1258
- Sheppard C, Dixon DJ, Gourlay M, Sheppard A, Payet R (2005) Coral mortality increases wave energy reaching shores protected by reef flats: Examples from the Seychelles. *Estuar Coast Shelf Sci* 64:223–234
- Short FT, Ibelings BW, Hartog C Den (1988) Comparison of a current eelgrass disease to the wasting disease in the 1930s. *Aquat Bot* 30:295–304
- Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23:17
- Soria M (2015) Etude du comportement des requins bouledogue (*Carcharhinus leucas*) et tigre (*Galeocerdo cuvier*) à La Réunion.
- Taebi S, Lowe RJ, Pattiaratchi CB, Ivey GN, Symonds G (2011) Modelling nearshore circulation in a fringing reef system: Ningaloo Reef, Australia. *J Coast Res* SI64:1200–1203
- Tanner JE (2006) Landscape ecology of interactions between seagrass and mobile epifauna: The matrix matters. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:404–412
- Tessier E, Bigot L, Chabanet P, Conand C, Cauvin B, Cadet C, Quod J, Nicet J (2008) Les récifs coralliens de la Réunion en 2007 : état des lieux et réseau de suivi. *Rev Ecol* 63:73–90
- Thayer GW, Bjorndal KA, Ogden JC, Williams SL, Zieman FC (1984) Role of larger herbivores in seagrass community. *Estuaries* 7:351–376
- Thomas LP, Moore DR, Work RC (1960) Effects of hurricane Donna on the turtle grass beds of Biscayne Bay, Florida. *Bull Mar Sci* 11:191–197
- Tischendorf L (2001) Can landscape indices predict ecological processes consistently? *Landsc Ecol* 16:235–254
- Turner MG (1990) Spatial and temporal analysis of landscape patterns. *Landsc Ecol* 4:21–30
- Turner MG (2005) What Is the State of the Science? *Annu Rev Ecol Syst* 36:316–44
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 185:257–271
- Valentine J, Heck K (1999) Seagrass herbivory:evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar Ecol Prog Ser* 176:291–302
- Walker DI, McComb AJ (1992) Seagrass degradation in Australian coastal waters. *Mar Pollut Bull* 25:191–195
- Wanless HR (1981) Fining-upwards sedimentary sequences generated in seagrass beds. *Sediment Res* 51
- Wedding L, Lepczyk C, Pittman S, Friedlander A, Jorgensen S (2011) Quantifying seascape structure:

- extending terrestrial spatial pattern metrics to the marine realm. *Mar Ecol Prog Ser* 427:219–232
- Williams SL (1988) Disturbance and recovery of a deep-water Caribbean seagrass bed. *Mar Ecol Prog Ser* 41:63–71
- Yamano H, Kayanne H, Yonekura N, Kudo K (2000) 21-year Changes of backreef coral distribution : Causes and significance. *J Coast Res* 16:99–110

PARTIE III

Productivité et Eutrophisation



SOMMAIRE

CHAPITRE 5: Responses of seagrass communities (<i>Syringodium isoetifolium</i>) to eutrophication in tropical environment	93
1. Introduction	95
2. Materials and Methods	96
2.1 Study site	96
2.2 Experimental design	97
2.3 Chemical and analytical analyses	99
2.4 Data analyses	99
3. Results	102
3.1 Experiments under natural conditions	102
3.1.1 Environmental factors	102
3.1.2 Oxygen and carbon fluxes	103
3.1.3 Net nutrient fluxes	106
3.2 Response to nutrient input	107
3.2.1 Nutrient uptake rates	107
3.2.2 Oxygen net production	108
4. Discussion	109
4.1 Links between oxygen and carbon production	110
4.2 Temporal variability in net production	110
4.3 Gross production.....	111
4.4 Response to nutrient enrichment at PAS site.....	111
4.5 Nutrient uptake kinetics and fluxes	112
CHAPITRE 6 : Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (<i>Syringodium isoetifolium</i>) from a coral reef ecosystem	121
1. Introduction	123
2. Materials and Methods	125
2.1 Study site	125
2.2 Sample processing	126
2.2.1 Sample collection	126
2.2.2 Isotope analysis	127
2.3 Data analysis.....	127
3. Results	128
3.1 Spatial and temporal variability.....	128
3.1.1 Spatial variability	128
3.1.2 Seasonal variability	132
4. Discussion	132
4.1 Spatial variation.....	132
4.2 Seasonal variability.....	135
5. Conclusion	136

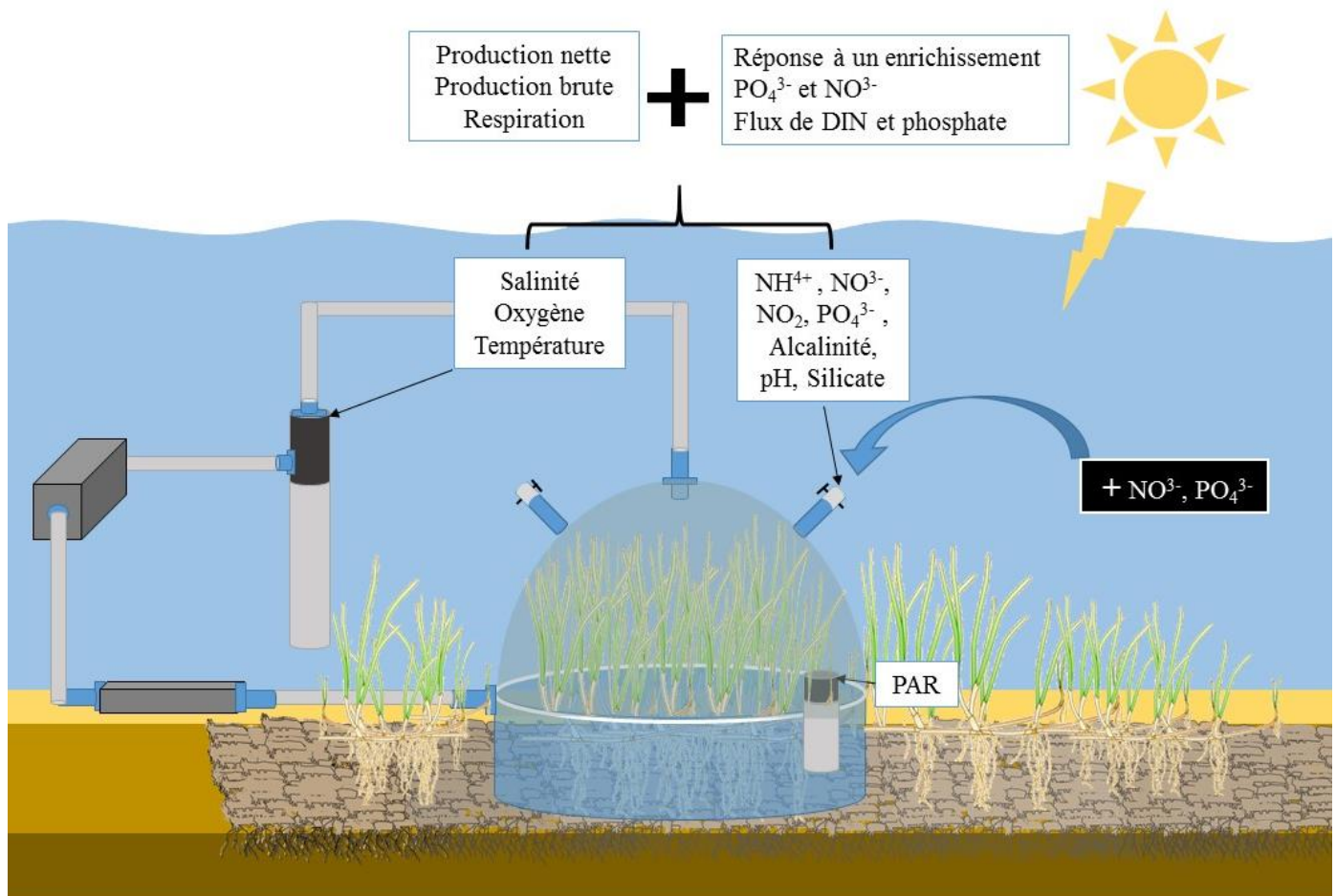
CHAPITRE 5

Responses of seagrass communities (*Syringodium isoetifolium*) to eutrophication in tropical environment

Authors : Alexis, Cuvillier^{1*}, Pascale Cuet¹, Marine Sarah Gabon¹, Sophie Bureau¹, Frédéric Chiroleu², Patrick Frouin¹

1- UMR Entropie IRD-Université de La Réunion-CNRS, LABEX « Corail », Université de La Réunion, 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, France

2- CIRAD, UPR 26, Station de Bassin plat, 97455 Saint Pierre cedex, La Réunion, France



Article soumis à *Estuaries and Coasts*

Abstract

Seagrass community production and respiration were measured in *Syringodium isoetifolium* seagrass beds on the Ermitage / La Saline fringing reef, Reunion island (South Western Indian Ocean) under submerged conditions, in benthic mesocosms. Experiments with increasing nutrient concentration were also performed. Dissolved oxygen and inorganic carbon fluxes were measured over series of 1 hour incubations using multi-parameter probes (oxygen, salinity and temperature), water samples (alkalinity, pH, silica, ammonium, nitrate, phosphate) and a light-meter. High correlation was found between net carbon and oxygen (Carbon net production = $1.41 \times \text{oxygen net production} + 1.24$) for *S.isoetifolium* communities, what gives an essential tool for routine surveys. Diel variations of oxygen and carbon fluxes emphasized the role of photorespiration and carbon uptake at night or diel hysteretic pattern under day light. Net production was heterotrophic at eutrophicated site ($-133 \text{ mmolC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) while autotrophic functioning occurred at the site close to oceanic conditions ($122 \text{ mmolC.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$). However, no difference in gross production was observed between sites what highlights a leading role epiphytic production, physical settings such as water flow, and community respiration. Similar uptake kinetics at both sites demonstrated a high capacity of seagrass communities for nutrient uptake. This feature was even emphasized at the eutrophicated site with more seagrass below-ground biomass. Eutrophication favored the horizontal expansion of the meadows rather than standing biomass. Seagrasses provided a buffering mechanism to limit eutrophication in the shallow and narrow fringing reef. However release of both phosphate and DIN at the heterotrophic site may be an indicator of early threat for surrounding reef.

KEY WORDS: *Seagrasses; Eutrophication; Production; Uptake; Fluxes; Nutrients; Indian Ocean*

1. Introduction

Tropical coastal ecosystems have the most active biogeochemical processes in ocean (Nittrouer et al. 1995, Middelburg et al. 2005). Their benthic communities are highly diverse and keystone species give rise to unique marine systems as coral reefs, mangroves or seagrass beds. These ecosystems are known to be highly productive in oligotrophic environments (Odum & Odum 1955), due to their autotrophic benthic communities (Boucher et al. 1998, Clavier & Garrigue 1999).

High gross production is generally attributed to algae but little attention has yet been paid to the contribution of seagrasses in the productivity of tropical coastal ecosystems. Seagrasses are submerged marine angiosperms with wide depth and temperature ranges, occurring world-wide in coastal waters, except for the most polar latitudes (Duarte 1991, Short et al. 2007). They could have a significant contribution to carbon flux in coral reefs, as they are storage wells of organic matter with active bacterial activity (Buddemeier 1996). A study has shown that seagrass meadows globally store as much organic carbon per unit area as forests and can be considered among the most productive ecosystems in the world (Fourqurean et al. 2012). However, during the past decades, catastrophic losses in seagrass coverage have been described (e. g. Hauxwell & Valiela 2004, Orth et al. 2006, Ralph et al. 2007) and it has been established that 29% of the world's seagrass beds have disappeared since 1879 (Waycott et al. 2009).

Light and water temperature are main factors that drive together productivity and distribution of seagrasses (Bulthuis 1983, Hale et al. 2004, Pollard & Greenway 2013). The global warming context then requires better understanding of the seagrass response to these factors as to predict seagrass survival (Bekkby et al. 2008). At regional scale, eutrophication and nutrient enrichment caused by increasing human activity in coastal areas also impact seagrass physiology with contrasting effects. Many seagrass species respond favorably to low or moderate nitrogen or phosphate enrichment (Udy et al. 1999, Touchette & Burkholder 2000), while excess loads can be a major cause of seagrass disappearance worldwide (Short & Wyllie-Echeverria 1996, Green & Short 2003, Burkholder et al. 2007). High nutrient loads boost algal growth and lead to unrival competition with seagrass beds (Burkholder et al. 2007, Ralph et al. 2007). Their stress level is assessed through production studies and metabolic response to nutrients. Studies on community metabolism are based on measurement of water parameters (dissolved oxygen, pH and total alkalinity, dissolved inorganic carbon) as it flows above the studied ecosystem (Lagrangian method) or in isolated parts of the ecosystem (mesocosm method). The latter allows *in situ* measurement of the whole community metabolism (Gattuso & Jaubert 1990, Boucher et al. 1994, Clavier et al. 1994).

In Reunion Island, seagrass beds are monospecific (*Syringodium isoetifolium*) and scattered among the shallow backreefs areas of the MPA. Despite small surfaces (about 3ha; total reefs: 230ha) their role in the costal processes could be of critical importance for reef protection and could be considered for the management of the MPA. As anthropogenic activities are growing, the response of these seagrass beds

to water enrichment needs to be assessed. In this study, we aim to (1) quantify the metabolic budget of seagrass beds communities under different environmental conditions, (2) assess the response of seagrass communities to nutrient loading and (3) assess nutrient uptake kinetic and fluxes by *Syringodium isoetifolium*.

2. Materials and Methods

2.1 Study site

Reunion Island is located in the south western Indian Ocean (21°07'S, 55°32'E), 700 km east of Madagascar. Coral formations are mostly limited to discontinuous fringing reefs along the western coast (Fig 5.1) with around 50% of them considered to be degraded (Tedetti et al. 2011). Intense short bursts of orographic events are observed during the summer rainy season (November to April) and can deliver terrestrial or anthropogenic material to the reefs on time scales from hours to days (Scopélitis et al. 2009).

This study focused on monospecific seagrass bed (*Syringodium isoetifolium*) communities located in the Ermitage / La Saline fringing reef, which is the most extensive coral reef complex (8 km long) of the island (Cordier et al. 2012; Fig. 5.1). The reef is connected to the ocean and split in two part by the Pass of l'Ermitage. Seagrass productivity measurements were carried out at two sites, from north to south: north side (MNS) and Pass of l'Ermitage (PAS), 2 km apart. The two sites consist of two geomorphological zones: the back reef (BR), mainly consisting of detrital sediments, and the inner-reef flat (IF) with large coral communities dominated by *Acropora* genus for PAS and *Porites* for MNS. PAS is the widest (400 m) and deepest (1.5 m). Most of the La Saline reef water continuously flows back to open sea through the Pass of l'Ermitage (Cordier 2007). Water run-offs from the watershed and groundwater discharges are observed at PAS (Ermitage stream ; Join et al. 1988) and are supplied by a sewage treatment plant and agriculture irrigation (sugarcane and market gardening productions; Tedetti et al. 2011). MNS site is located at the narrowest and shallowest zone of the reef (180m of width and 0.5 m of depth), which exposes seagrasses to direct oceanic conditions and especially high waterflow. As far as we know, no study focused on this site and no ecological data is available.

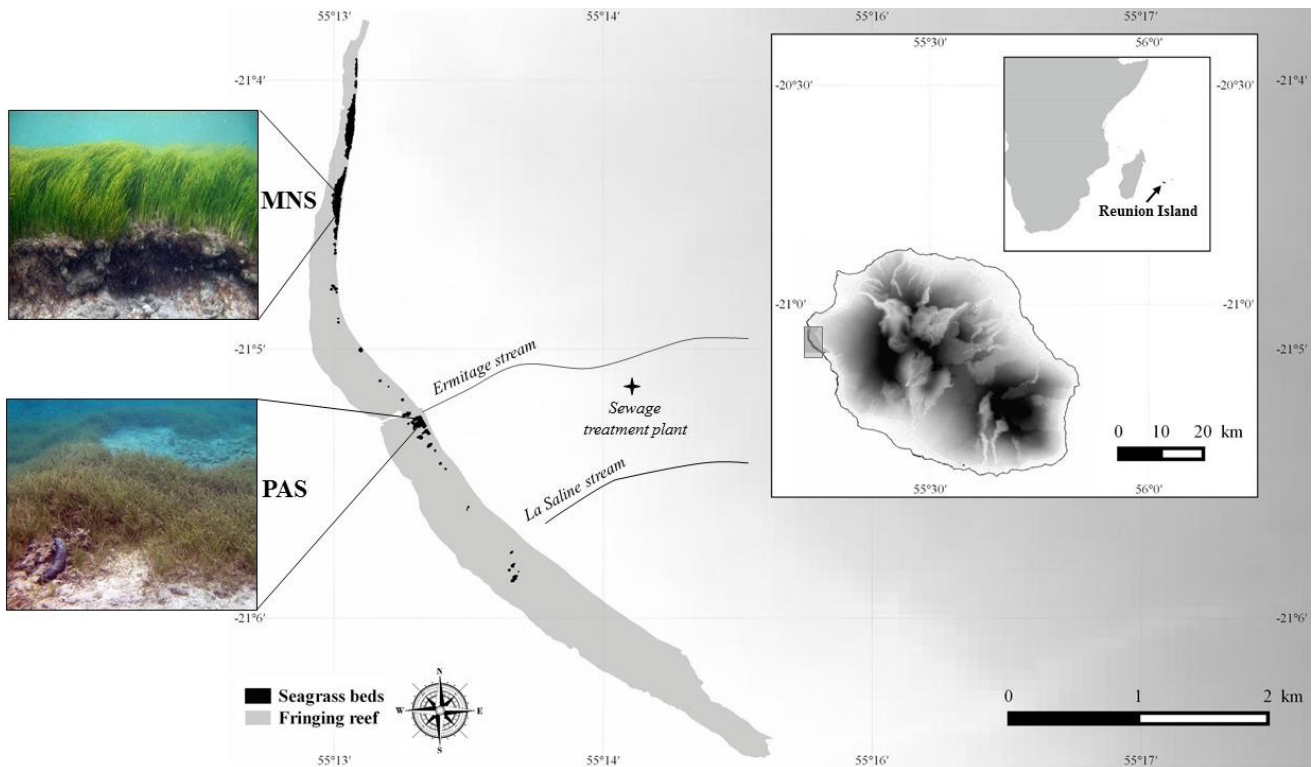


Figure 5.1. Location of the study sites (MNS and PAS) along the Ermitage/La Saline reef at Reunion Island (black = seagrass beds; grey= fringing reef)

2.2 Experimental design

The experimental design included two phases: (1) to measure carbon, oxygen and nutrient fluxes in seagrass beds at both sites; (2) to apply increasing nutrient loads (adapted to each site; Table 5.1) and quantify metabolic responses. Both phases was monitored using benthic chambers made of 0.2m² cylindrical PVC cylinders (Fig. 5.2) pushed into the sediment (about 10 cm) and covered with transparent acrylic domes (Boucher 1990).

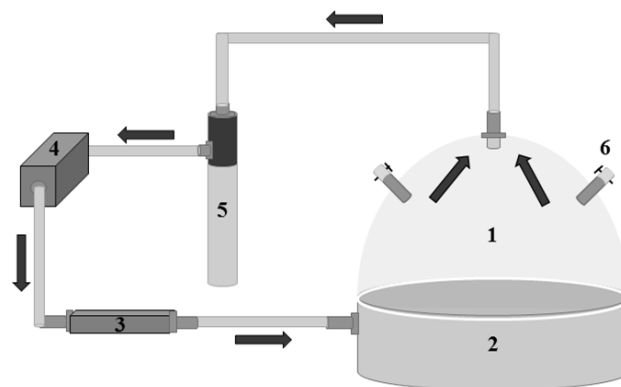


Figure 5.2. Experimental chambers for production and nutrient fluxes assessment (1 - acrylic hemisphere; 2 - PVC base; 3 - flowmeter - 4 Gusher galley pump and 12V power supply; 5 - multiparameter probe (YSI 6920); 6 - valve for water sampling)

The total volume enclosed varied from 64 to 68 L depending upon the depth of insertion. A pump adjusted to a fixed flow rate of 2 L.min⁻¹ homogenized the enclosed water. Multi-parameter probes (YSI 6920 V2-1 with optical sensor 6150 ROX) measured oxygen concentration and percent saturation (controlled by Winkler titration each day), temperature and salinity (Fig. 5.2). Values for each parameter were recorded every second and automatically averaged per minute. A quantum sensor sonde (ALW-CMP, JFE Advantech) was placed inside one of the clear hemispheres to measure the photosynthetically active radiation (PAR, 400-700 nm) available to the enclosed photosynthetic organisms. Three chambers were operated simultaneously, under the widest range of light intensities. At the beginning and end of each incubation (60min), water samples were collected simultaneously from the chambers with 500mL polyethylene syringes to determine further parameters (alkalinity, pH, phosphate, nitrate, nitrite ammonium, silica). The domes were removed between successive experiments to restore ambient conditions. For the natural conditions phase (1), 8 incubations (triplicates) were carried out during the day, and 2 at night (start and end of it) at each site. Bases were not moved during this phase. The enrichment conditions phase (2) consisted in 5 incubations for each treatment level (4 at daytime and 1 at the end of the night), at each site. Three levels of treatment (nitrates and phosphate) were applied using 100 mL plastic syringes (Table 5.1). The chambers were moved between each treatment (every 5 incubations).

Table 5.1. Concentration of nitrate and phosphate treatment (Levels 1 to 3) used for mesocosm water enrichment at both sites (C_{ENR} in $\mu\text{mol.L}^{-1}$)

Site	Treatment	C_{ENR}		
		Level 1	Level 2	Level 3
PAS	NO_3^-	10	20	40
	PO_4^{3-}	1	2	4
MNS	NO_3^-	5	10	20
	PO_4^{3-}	0,5	1	2

For both phases, seagrass cores were sampled (diameter 15 cm, triplicates). Samples were sieved to remove sediments and plants were separated into above (leaves, floral parts and sheathes) and below-ground (rhizomes and roots) parts. Shoots were counted to determine density and dry weight (g DW, biomass estimated after drying for 48h at 60°C). Shoot biometry (diameter, length of the leaf, length of the vertical rhizome) processed 10 sub-samples (10 shoots) in each replicate. The leaf area was determined considering the leaf of *S.isoetifolium* as a cylinder. The leaf area index (LAI, m² of leaves.m⁻²) is the product of the leaf area and shoot density.

2.3 Chemical and analytical analyses

Water was sampled following according to Aminot & K  rouel (2004). All water samples were filtered with on Whatman GF/F membranes (47 mm diameter) except for pH samples. Silicium (SI) samples were filtered by HA Millipore. Alkalinity (TA) and pH sampled were fixed with mercuric chloride and stored in a fridge (4  C). SN samples were frozen (-20  C). The pH and TA values were measured at 25   C using a radiometer TitraLab (Analytical TIM865) with a pH electrode (pHC2401-8). pH electrode was calibrated against Tris/HCl and 2-aminopyridine/HCl buffers in synthetic seawater with a sensitivity of +/- 0.003 pH units (Dickson et al., 2007). TA was measured potentiometrically on 20 mL sub-samples till the mean standard deviation of replicate measurements was less than 0.003 mmol.L⁻¹ (usually four replicates). Silicate, nitrate, nitrite, phosphate concentrations were measured using an AutoAnalyzer III (Seal Analytical) (Aminot & K  rouel 2007). For carbon and nitrogen content, seagrasses were sampled by hand at each site, rinsed with deionized water and epiphytes were removed with a razor blade. Above and below ground part (rhizomes and roots) were separated (N = 9 for each part by site). All samples were stored at -20   C, lyophilized during 48 hours and ground to a fine and homogeneous powder using an automated grinder (Retsch Hann, Germany). Samples were analyzed by an Elemental Analyzer (EA Carlo-Erba NA2500 Series II) coupled to a continuous flow Isotopic Ratio Mass Spectrometer (IRMS ThermoFinnigan Delta+XL) with suitable standards (NIST 1570a).

2.4 Data analyses

Net oxygen productivity (mmolO₂.m⁻².h⁻¹) is calculated with the difference of dissolved oxygen between start and end of each incubation.

$$PnO_2 = \frac{\Delta O_2}{T \times S \times 32} \times 60 \times V \quad (1)$$

Where ΔO_2 is difference between initial and final concentrations (mg.L⁻¹), T is the time of incubation (min), S is the surface of the base (m²) and V is the volume of the chamber (L).

The total dissolved inorganic carbon concentration induced by seagrass productivity, was determined using the carbonate chemistry calculator CO₂sys with temperature, salinity, silicate and phosphate concentrations (Lewis and Wallace 1998). The constants of Millero and Dickson (Dickson 1990, Millero et al. 2006) were used as dissociation constants of the carboxylic acid and HSO⁴⁻ respectively. Thus, the net photosynthetic production in carbon (PnC; mmolC.m⁻².h⁻¹) is based on DIC calculations during incubation adjusted for the surface and the volume of the benthic chamber.

Values were corrected by half the TA variation to account for the effects of carbonate dissolution and precipitation, an approximation which is recommended in coral reef systems (Gattuso et al. 1999):

$$PnC = \Delta DIC - \frac{1}{2} \Delta TA \quad (2)$$

Net productions of oxygen and carbon were fitted to each replicate using a nonlinear regression according to the following equation (Gattuso et al. 1996):

$$Pn = Pmax \left(1 - \exp\left(-\frac{I}{Ik}\right) \right) + r \quad (3)$$

Where Pmax is the maximal productivity ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$) at saturating irradiance, I is the PAR irradiance, Ik maximum irradiance ($\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$) and r ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) respiration at dark.

The daily metabolic parameters for each replicate, such as net community production (Pn), gross productivity (Pg) and respiration (R) were estimated by numerically integrating the data (1-min intervals) from the fitted models (equation 3) using mean irradiance over an hour. Thus, the net daily productivity ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) can be calculated:

$$Pn = \left(\frac{\sum_1^{24} Pni}{24} \right) \times 24 \quad (4)$$

The respiration (R) was considered as constant and equal of the net productivity with no irradiance (negative value). Thus, daily respiration is $R = 24 \times r$. The daily gross production (Pg) was estimated by the following formula:

$$Pg = Pn - R \quad (5)$$

The average and standard deviation of daily metabolic parameters were estimated as follows (Fig. 5.3): (1) raw data of each site were fitted to the equation 3; (2) model was bootstrapped to create 1000 outputs; (3) models were applied to irradiance data, by mean hour; (4) 1000 values of each metabolic parameter were calculated; (5) average, standard deviation and confidence interval were calculated.

Nutrient fluxes (NO_3^- , NO_2^- , NH_4^+ and PO_4^{3-}) were calculated following the equation (1). The effect of nitrate and phosphate concentration (S) on uptake rate (V) rate was modelled by the Michaelis-Menten equation (6):

$$V = \frac{Vmax \times S}{Km + S} \quad (6)$$

Where Vmax represents the maximum uptake rate and Km the concentration $V = \frac{1}{2} Vmax$. The available database on nutrient uptake by seagrasses is largely based on analysis using the Michaelis-Menten model (e.g. Terrados & Williams 1997, Lee & Dunton 1999). Nutrient concentration (S) corresponds to the mean nutrient concentration during each incubation.

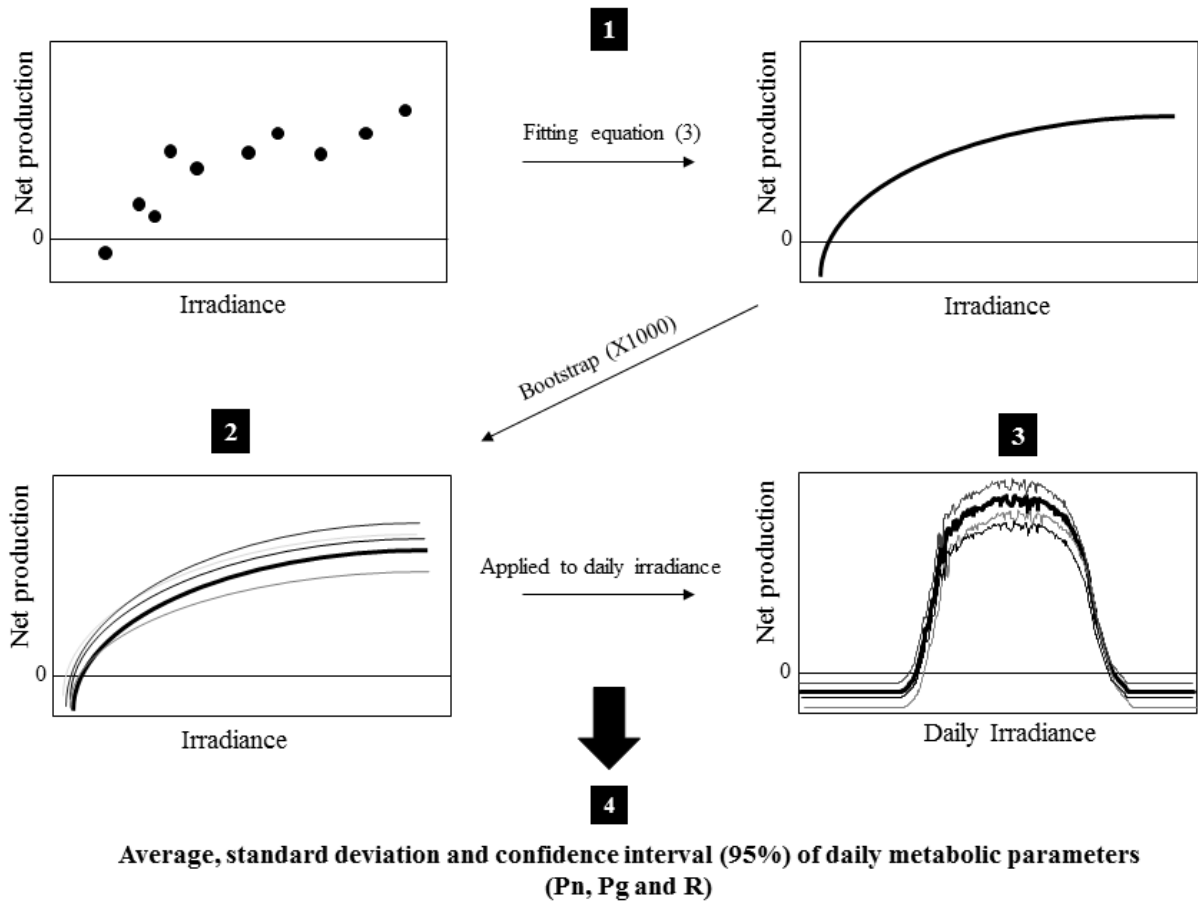


Figure 5.3. Method to estimate the average, standard deviation and confidence interval (95%) for each metabolic parameter (Pn, Pg and R)

Statistical analyses were performed using R software. All means were associated with standard error (SE), except for daily metabolic parameters expressed with standard deviation (SD). Normality of the data (Shapiro-Wilk test) and homogeneity of variances (Bartlett test) were checked prior to analysis. The non-parametric (Mann and Whitney) test was used when the data did not fulfill these requirements. Two way analyses were performed with Sheirer-Ray Hare test. Nonlinear analyses were done using the R-package nls.tools. Comparison between models (replicate and site) were performed with Anova. The statistical analyses of slope and elevation were done with the R-package SMATR.

3. Results

Above and below ground seagrass biomasses were higher ($p < 0.001$) at MNS (468 ± 32 and 367 ± 31 g DW.m² respectively) than PAS site (250 ± 19 and 281 ± 19 g DW.m² respectively). Vertical rhizomes were higher at MNS than PAS site ($p < 0.01$; 66 ± 3 and 38 ± 3 mm respectively). The height of the canopy was significantly higher ($p < 0.01$) at MNS (17.5 cm \pm 0.5) compared to PAS site (14.1 cm \pm 0.4). No difference of density of shoots between sites was observed (14096 ± 1168 shoots. m²) however a higher number of leaves per shoot occurred at MNS than PAS site ($p < 0.05$, 2.5 and 1.6 leaves.shoot⁻¹ respectively). The LAI was higher at MNS than PAS site (28 and 15 m² of leave.m⁻² respectively).

At both sites, below ground seagrass C:N ratios were higher (40.5 ± 2.9 and 58.8 ± 3.2 at PAS and MNS respectively) than above ground (24.7 ± 1.7 and 27.7 ± 0.9 respectively; $p < 0.01$). Higher C:N ratio were observed at MNS site either above or below ground ($p < 0.05$).

3.1 Experiments under natural conditions

3.1.1 Environmental factors

Temperature and salinity were similar at the two sites. Temperature ranged from 27.8 °C (night) to 32.4 °C (day) and salinity from 35.03 to 35.4 (Table 5.2). Mean PAR during the incubations reached a maximum of 1287 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ (Fig. 5.4). The daily pattern (13h of sunlight) was relatively even despite some brief cloudy events. pH and TA were higher at MNS than PAS. Nutrient concentrations were significantly different between sites. Higher concentrations of dissolved inorganic nitrogen were found at PAS compared to MNS; an opposite pattern was observed for phosphate (Table 5.2).

Table 5.2. Sea water parameters at PAS and MNS. Means (\pm SE) at the beginning of the incubations during the first set of measurements (no enrichment, N = 30 at each site). Total alkalinity (TA), $\mu\text{mol.kg}^{-1}$. Nitrate (NO_3^-), nitrite (NO_2^-), ammonium (NH_4^+), phosphate (PO_4^{3-}) and silica (Si), $\mu\text{mol.L}^{-1}$. Temperature ,Celsius. pH, total scale. Salinity ,PSU

	PAS	<i>p</i>	MNS
<i>Temperature</i>	29.6 \pm 0.2	NS	30.2 \pm 0.3
<i>Salinity</i>	35.28 \pm 0.02	NS	35.23 \pm 0.02
<i>pH</i>	8.11 \pm 0.02	*	8.18 \pm 0.02
<i>TA</i>	2144 \pm 6	***	2251 \pm 5
<i>NO₃⁻</i>	0.56 \pm 0.03	***	0.25 \pm 0.02
<i>NO₂⁻</i>	0.23 \pm 0.01	***	0.07 \pm 0.01
<i>NH₄⁺</i>	0.66 \pm 0.02	***	0.31 \pm 0.02
<i>PO₄³⁻</i>	0.08 \pm 0.01	***	0.15 \pm 0.01
<i>Si</i>	5.85 \pm 0.16	***	3.05 \pm 0.07

NS, non significant at $p > 0.05$; * $p < 0.05$; *** $p < 0.001$

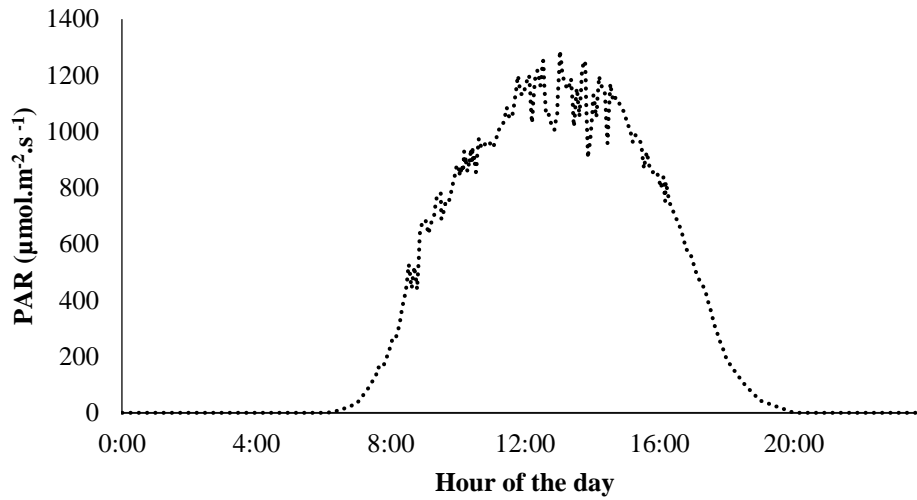


Figure 5.4. Mean daily evolution of irradiance (PAR) at both sites

3.1.2 Oxygen and carbon fluxes

Raw data and fitted curves are shown for the three benthic chambers at each site on Figure 5.5. R^2 were comprised between 0.92 and 0.99 and the three calculated curve parameters (Pmax, I_k and r) were all significant ($p < 0.05$). The shift from net production to respiration occurred when irradiance was about 200-300 $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$ at both sites.

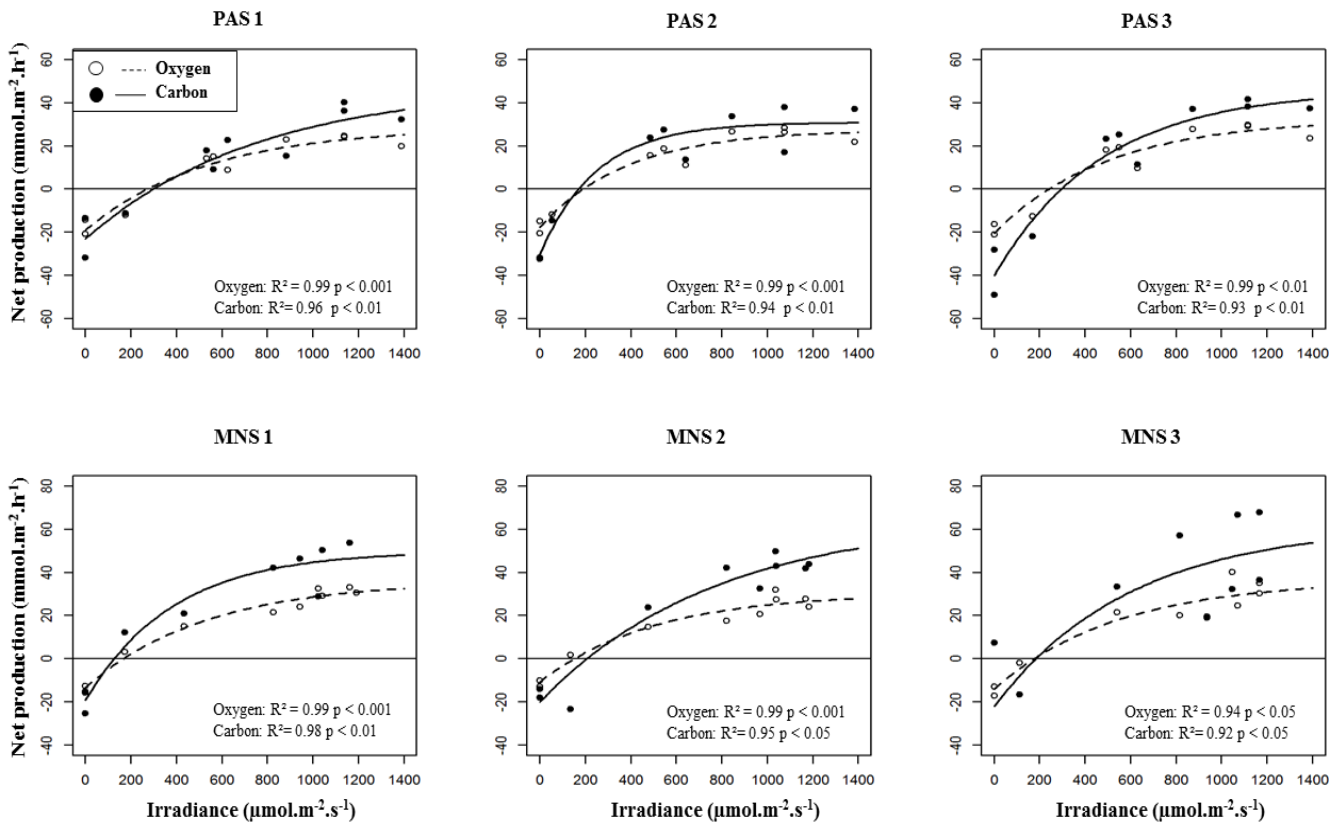


Figure 5.5. Relationship between irradiance and net production (oxygen: open circle and carbon: close circle); each graph corresponds to one replicate, under natural conditions

At each site, curve parameters were not significantly different ($p > 0.05$) between the 3 replicates, therefore results from the 3 benthic chambers were pooled prior to further analysis (Fig. 5.6). A difference between sites was observed for oxygen net production ($p = 0.005$; Fig 5.6a) and was driven by dark respiration ($p = 0.016$; Table 5.3). There was no difference between sites for carbon net production likely due to more scattered data (Fig 5.6b).

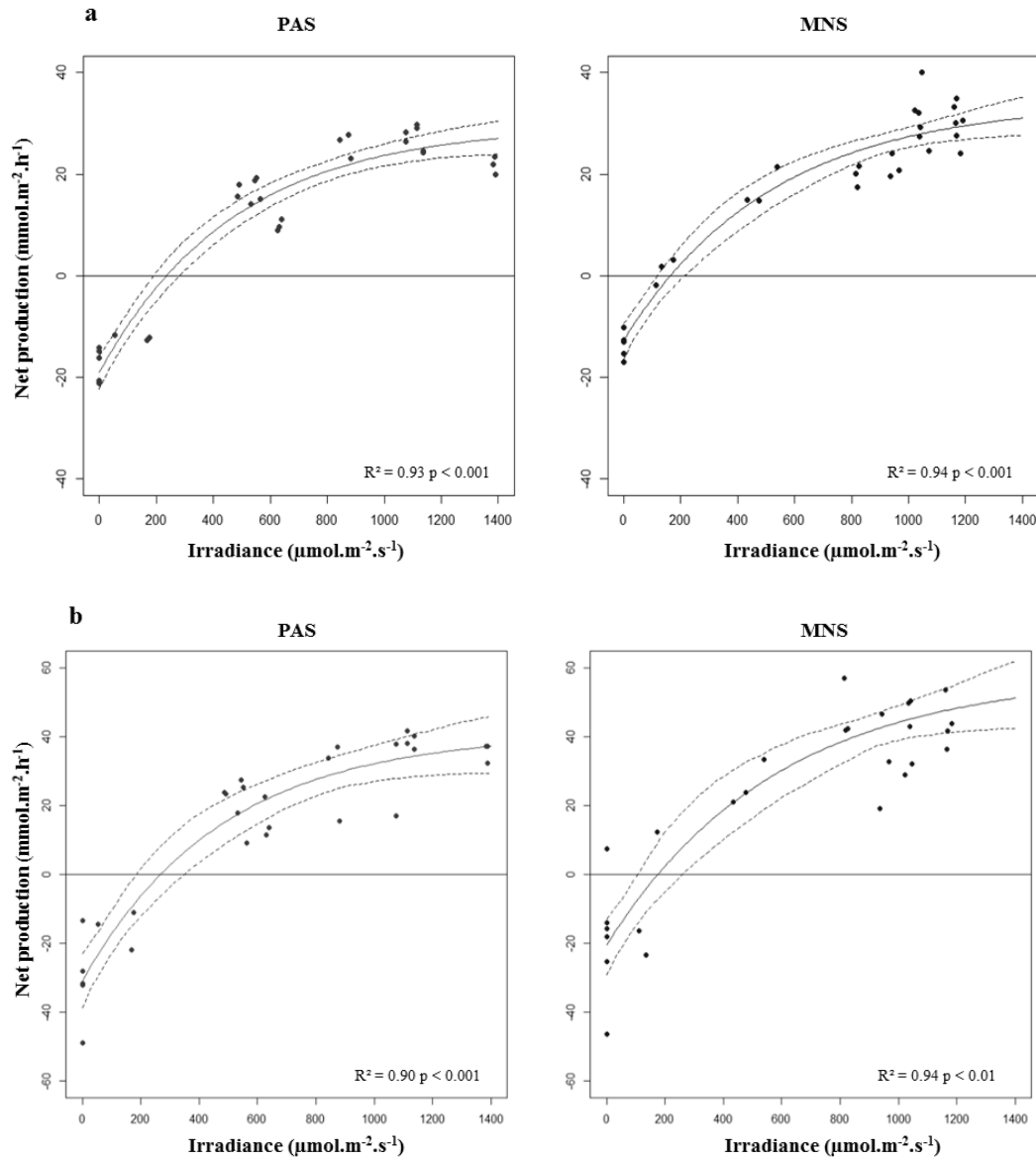


Figure 5.6. Relationship between irradiance and net production at each site; **a**: oxygen net production and **b**: carbon net production, with confidence interval at 95% (dotted line)

Table 5.3. Net production vs. irradiance fitted curve parameters (\pm SE) at each site (P_{max} and r in $\text{mmol.m}^{-2}.\text{h}^{-1}$; I_k in $\mu\text{mol.m}^{-2}.\text{s}^{-1}$)

<i>Parameter</i>		PAS	<i>p</i>	MNS
<i>P_{max}</i>	Oxygen	48 \pm 3	NS	47 \pm 4
	Carbon	72 \pm 8	NS	79 \pm 13
<i>I_k</i>	Oxygen	474 \pm 86	NS	520 \pm 138
	Carbon	477 \pm 145	NS	583 \pm 257
<i>r</i>	Oxygen	-19 \pm 2	$p < 0.001$	-13 \pm 2
	Carbon	-31 \pm 4	NS	-21 \pm 4

NS, non significant $p > 0.05$

Daily metabolic parameters derived from oxygen and carbon measurements are listed in Table 5.4. Significant differences between sites were observed for net community production. Net production was negative at PAS (net consumption of organic matter) and positive at MNS (net synthesis of organic matter; Table 5.4). This difference in P_n was driven by respiration which was higher at PAS than MNS, while gross production was similar at both sites.

Table 5.4. Daily metabolic parameters ($\text{mmol.m}^{-2}.\text{d}^{-1}$) derived from oxygen and carbon measurements at each site (\pm SD). P_n , net community production; R , respiration; P_g , gross production

		PAS	<i>p</i>	MNS
<i>P_n</i>	Oxygen	-43 \pm 24	***	79 \pm 24
	Carbon	-133 \pm 56	**	122 \pm 59
<i>R</i>	Oxygen	-454 \pm 40	***	-305 \pm 41
	Carbon	-741 \pm 96	*	-494 \pm 101
<i>P_g</i>	Oxygen	412 \pm 21	NS	384 \pm 23
	Carbon	608 \pm 52	NS	616 \pm 56

NS, non significant at $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

The linear relationship between net production of carbon and oxygen was highly significant at each site ($R = 0.89$ and 0.94 at MNS and PAS respectively; $p < 0.001$ for both). Slope and elevation did not differ between sites. By pooling all data, carbon net production was $1.41 \times$ oxygen net production + 1.24 ($R = 0.91$, $p < 0.001$). The slope (1.41 ± 0.07) significantly differed from 1 ($p < 0.001$), and elevation (1.24 ± 1.41) did not differ from 0 ($p > 0.05$) (Fig. 5.7).

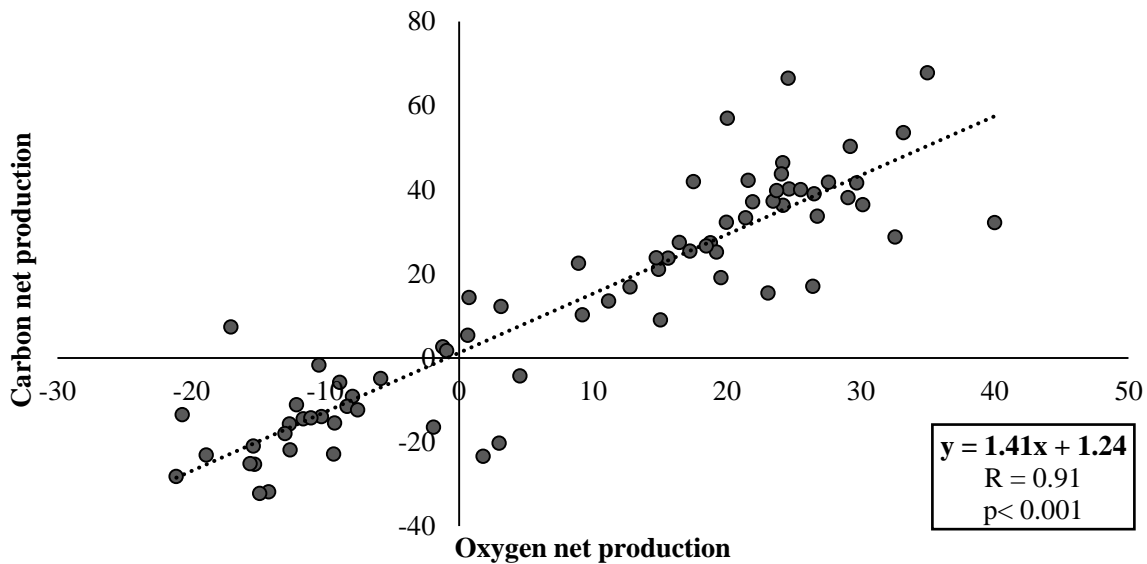


Figure 5.7. Relationship between net oxygen ($\text{mmolO}_2\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) and carbon ($\text{mmolC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$) production (pooled data from PAS and MNS)

3.1.3 Net nutrient fluxes

At both sites, nutrient fluxes were similar in the three benthic chambers. No effect of irradiance was recorded, except for nitrite at PAS with higher consumption under high irradiance. Nutrient fluxes were statistically different between sites (Table 4.5). A net release (positive value, differed from 0, $p < 0.001$) of ammonium occurred at PAS while ammonium flux did not differ from 0 at MNS. A net uptake (negative value) of nitrate (differed from 0, $p < 0.001$ for both) occurred at the two sites. A net release of dissolved inorganic nitrogen (DIN) was observed at PAS but did not differ from zero at MNS. A net release of phosphate (differed from 0, $p < 0.001$) was recorded at PAS, while a net uptake at MNS (differed from 0, $p < 0.001$).

Table 5.5. Mean net nutrient fluxes ($\text{mmol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$) at PAS and MNS in natural conditions (\pm SE). Positive values denote net release to the water column and negative values net uptake from the water column. DIN, dissolved inorganic nitrogen (sum of nitrate, nitrite and ammonium)

<i>Elements</i>	PAS	<i>p</i>	MNS
NH_4^+	5.02 ± 0.24	***	0.74 ± 0.24
NO_3^-	-1.97 ± 0.15	***	-0.51 ± 0.10
NO_2^-	-0.31 ± 0.01	***	-0.13 ± 0.01
<i>DIN</i>	2.74 ± 0.26	***	0.11 ± 0.26
PO_4^{3-}	0.05 ± 0.04	***	-0.18 ± 0.02

*** $p < 0.001$

3.2 Response to nutrient input

3.2.1 Nutrient uptake rates

For each enrichment level, no effect was observed at site (between replicates) and inter-site scale for nitrate and phosphate uptake. As no difference between sites was observed, a single Michaelis-Menten curve was fitted on pooled data (Fig. 5.8). V_{\max} and K_m were statistically accepted for both nitrate and phosphate. K_m was well above natural nutrient values. Uptake did not saturate at the highest enrichment level.

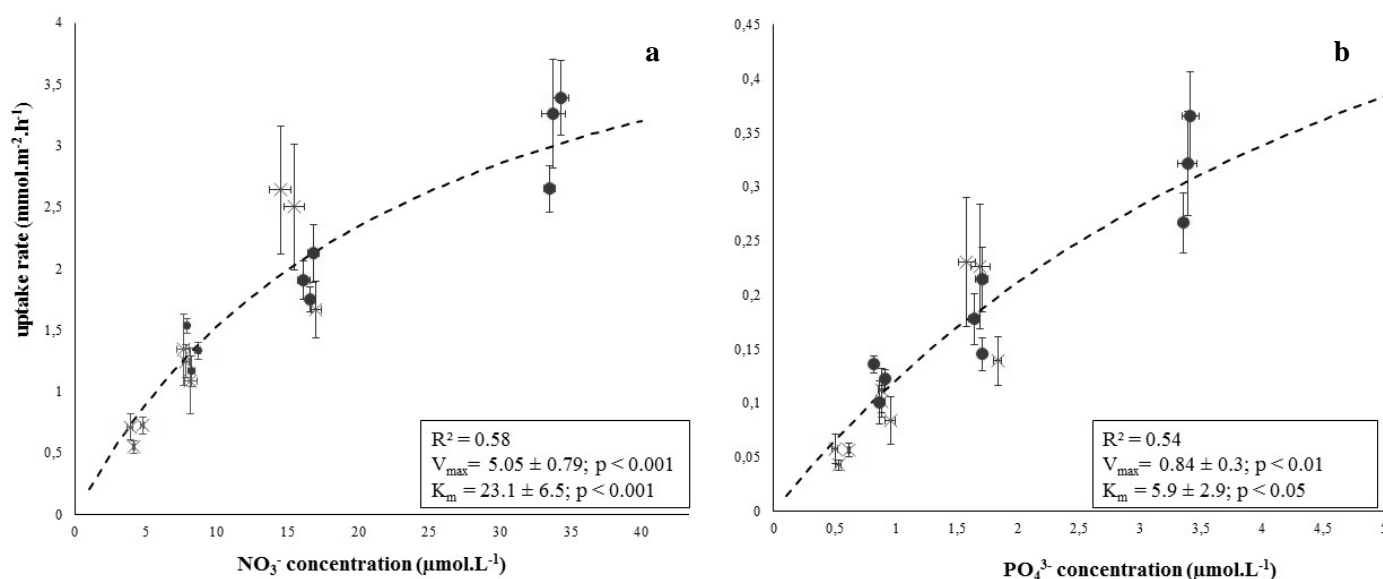


Figure 5.8. Mean uptake rate of nitrate (a) and phosphate (b) as a function of mean concentration during the incubations (crosses = MNS; circles = PAS). For clarity, results from the five successive (1-hour nutrient enrichment) experiments performed inside each of the benthic chambers were averaged (\pm SE), but curves were fitted on raw global data

3.2.2 Oxygen net production

Raw data and fitted curves are shown for the three level at each site on Figure 5.9. R^2 were ranged from 0.83 to 0.96 ($p < 0.01$) at MNS and from 0.93 to 96 ($p < 0.001$) at PAS (Fig. 5.9). The three calculated curve parameters (P_{max} , I_k and r) were all significant ($p < 0.05$)

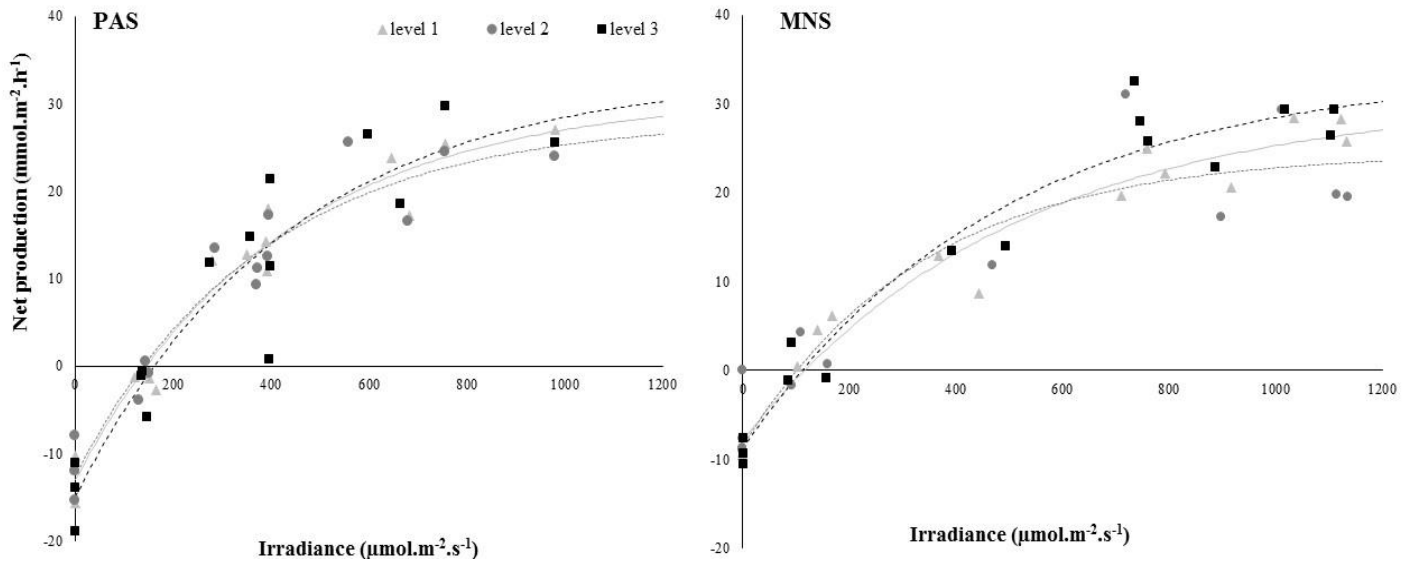


Figure 5.9. Oxygen net production as a function of irradiance at PAS and MNS sites under nutrient-enriched conditions. Enrichment levels are defined in table 1

4. Discussion

Results clearly show:

1. A highly significant relationship between net carbon and net oxygen production ($PnC=1.41 \times PnO_2+1.24$).
2. Diel variations of oxygen and carbon fluxes in mesocosms.
3. Heterotrophic or autotrophic functioning without variability in gross production
4. Similar uptake kinetics at both sites
5. A release of both phosphate and DIN at the eutrophicated site

4.1 Links between oxygen and carbon production

A main feature of our results was the highly significant relationship between net carbon and net oxygen production ($PnC=1.41 \times PnO_2+1.24$), over large production range. However, this relationship could be discussed regarding two aspects that may lead to underestimate of oxygen net production. Firstly, some bubbles were observed in top of the domes at each site reflecting supersaturated conditions in oxygen in the water column. Gas volume (oxygen: 32.2% and nitrogen: 64.4%; Roberts & Moriarty 1987) was quantified and found to be proportional to productivity. Volumes of gas were however considered as low and insignificant for oxygen budget (less than 5%). Secondly, many authors note that physiological measurement of oxygen evolution or carbon uptake have an inherent error (15%) related to internal recycling or storage of oxygen from lacunae to roots (Larkum et al. 2006, Mateo et al. 2006) and then transferred into sediments (Roberts & Moriarty 1987). Nevertheless, few oxygen is stored that way (Lindeboom & Sandee 1989, Moriarty et al. 1990) and thus no significant bias was related to our study. These two aspects were also clearly ignored by the linear relationship. Any oxygen diversion would have resulted in an asymptotic relationship. Therefore, the high correlation makes the sole oxygen concentration representative for net production and carbon uptake by respiratory or biogeochemical processes. Measurements of oxygen concentration with multi-parameter probes are easy to perform whereas chemical analyses of water samples are energy, cost and time consuming. A simple tool is then validated for *S. isoetifolium* production surveys, in a context where knowledge on seagrass beds productivity is critical. Records of carbon fluxes are still useful to describe the trophic role of the ecosystem.

4.2 Temporal variability in net production

Diel variations of oxygen and carbon net production were observed at both sites. However, raw data showed variability at night and day, for both sites.

Firstly, variability of net production was observed at night (Fig. 5.6) with higher value in early night at both sites. This is in agreement with the decreasing community respiration from sunset to sunrise described in algal-dominated reef flats or coral reef sediments (Clavier et al. 2008, Falter et al. 2011). Authors suggest (1) a possible diurnal shift in feeding behavior from heterotrophic organisms or (2) a light-enhanced respiration of primary producers extended into the twilight hours. The latter hypothesis is convenient when considering seagrass photorespiration, which is a competition between oxygen and carbon dioxide for binding sites in Rubisco, due to oxygen gas stored in lacunae during the day and used for photosynthetic process at evening (Touchette & Burkholder 2000). Net carbon production was also highly variable but no trend was observed in the night. The explanation could be that *S. isoetifolium* has a crassulacean acid metabolism (CAM) and has adapted the basic Calvin-Benson Cycle by interpolating β -carboxylation metabolism and could temporally shift the carbon uptake period to night-time (Larkum et al. 2006), as freshwater hydrophytes that take carbon up when it is mostly available.

Secondly, variability in net production at high irradiance has occurred. This observation mostly occurred at MNS site for carbon and oxygen production. During our experiment, domes were close to the surface (depending on tide) and water temperature in benthic chambers slightly increased during incubations, not exceeding 32 °C. Hence, temperature stress could have impeded production as suggested by Fang & Harwell (1994) with productivity declining from 30 °C to upwards. Although morphological traits (high surface area to volume ratio) likely to consider *S. isoetifolium* as sensitive to high temperature (Larkum et al. 2006), *S. isoetifolium* is described as an eurythermal species (10 to 35 °C) with broad thermal tolerance (Fang & Harwell 1994) and symptoms of thermal stress found at 40 °C (Campbell et al. 2006). Temperature effect on *S. isoetifolium* community production would however need more investigations to conclude. As another hypothesis, production variability could be consistent with a diel hysteresis in carbon uptake. This mechanism was already described on further reef components, like corals, sediments and seagrass beds and was attributed to temperature-dependent respiration (Geertz-Hansen et al. 2011, Carvalho et al. 2015, Adams et al. 2016) or to a variable respiration rate (Rheuban et al. 2014), either due to stimulation of heterotrophic respiration through the release and consumption of dissolved organic carbon (DOC) exudates (Ziegler & Benner 1999).

4.3 Gross production

Although community gross production was the same at both sites, leaf area index or biomass were nearly twofold higher at MNS compared to PAS site, possibly suggesting that seagrasses leaves were more productive per unit area at PAS site. This absence of correlation between plant biomass and gross production in seagrass communities highlights the leading role of several factors. Firstly, the high LAI at MNS, could promote self-shading which may alter photosynthetic activities (Olesen et al. 2002, Enríquez & Pantoja-Reyes 2005). If the oscillatory water flow could dampen this density effect and advance access to light (Short et al. 2001) for increased photosynthesis activity (Carpenter et al. 1991), inside benthic chamber no such action was possible. Secondly, epiphytic community production promoted by nutrient enrichment at PAS site may support the gross production (Bucolo et al. 2008) although there is no obligate relationship between nutrient availability and microphytobenthos (or epiphytic load) abundance (Fourqurean et al. 2010) in the relatively low-nutrient waters surrounding the Florida Keys (up to $4.16 \mu\text{M NO}_3^-$ and $0.22 \mu\text{M PO}_4^{3-}$). Literature reveal contrasting results in epiphytic contribution to community production with values ranging from 2% (Brouns & Heijs 1986) to 36 % (Lindeboom & Sandee 1989). The contribution of epiphytes to gross community may have been higher at PAS site, despite their low biomass (0.2 mg.cm^{-2} of leaf versus 0.01 mg.cm^{-2} of leaf at MNS site). That biomass is likely underestimated in our study as a bloom of epiphytic feeding gastropods (*Cerithium rostratum*) was noticed during day. Nevertheless, the real contribution of seagrass epiphytic community still needs to be investigated. Consequently, the gross production of seagrass communities at whole was explained by different factors and components that have to be investigated to fully understand net production processes.

4.4 Response to nutrient enrichment at PAS site

Reunion island's reefs are increasingly subject to eutrophication (Naim 1993), mainly through nitrogen-enriched submarine groundwater discharge (Tedetti et al. 2011, Kolasinski et al. 2016). Nutrient concentrations at both sites were the same order of magnitude as in other tropical seagrass ecosystems ($\text{NH}_4^+ = 0\text{-}3,2 \mu\text{M}$; $\text{NO}_3^- + \text{NO}_2^- = 0.05\text{-}8 \mu\text{M}$; $\text{PO}_4^{3-} = 0.1\text{-}1,7 \mu\text{M}$; Erftemeijer & Herman 1994, Touchette & Burkholder 2000, Burkholder et al. 2007), but dissolved inorganic nitrogen (DIN) concentration was more than twice at PAS than MNS site (1.45 ± 0.02 and $0.62 \pm 0.02 \mu\text{M}$ respectively), suggesting an increase availability of nitrogen from local anthropogenic sources at PAS site. Seagrass C:N ratios were lower at PAS site, either above or below ground, providing evidence of nitrogen enrichment (Burkholder et al. 2007).

Eutrophication in shallow coastal areas may shift communities from slow-growing seagrasses and large macroalgae to fast-growing macroalgae, and the ultimate dominance of phytoplankton at high nutrient loadings (Duarte 1995, McGlathery et al. 2007). However, frequently documented responses of tropical

and subtropical seagrasses to elevated N or P supply include increases in productivity and coverage that are indicative of nutrient limitation in normal conditions (Armitage et al. 2005). Seagrass beds in tropical carbonate sediments are generally considered to be P limited due to strong binding of PO_4^{3-} by carbonate ions and fast rates of N_2 fixation by microorganisms, but N rather than P was found to be the primary limiting nutrient for growth of *S. isoetifolium* in carbonate sediments of the Great Barrier Reef (Udy et al. 1999). Although episodic algal blooms (*Boodlea composita*, *Hydroclathrus clathratus*) and epiphytic overgrowth of seagrasses were observed at PAS site during the austral summer, as is often the case in nutrient enriched conditions (Kelaheer et al. 2013), seagrass coverage has increased measurably for the past 15 years at this site (Cuvillier et al., 2016, chapter 4). Moreover, above:belowground biomass ratio was 0.89 at PAS, while 1.28 for the established meadow at MNS. Although seagrasses respond to low nutrient availability by increasing belowground biomass at the expense of the aboveground shoots and leaves, thereby enhancing their capacity for nutrient acquisition (Lee & Dunton 1999), plants in colonizing meadows mainly invest on the belowground fraction as well (above:belowground biomass ratio < 1), as meadow expansion is mainly controlled by the elongation of horizontal rhizomes (Cabaço et al. 2012). A smaller size of canopy, as observed at PAS site compared to MNS, is also typical of expanding meadows whose capacity to accumulate biomass is limited (Cabaço et al. 2012). These findings may explain some of the inter-site differences in biomass per unit area.

Physical settings such as hydrodynamism or herbivory are common natural disturbance in seagrass beds (Thomas et al. 1960, Valentine & Heck 1999, Hughes et al. 2004) and may have also contributed to these biomass differences and spatial dynamic. Indeed, *S. isoetifolium* is susceptible to physical settings because of its low resistance to mechanical stress due to low amount of fibers and low carbon contents (De Los Santos et al. 2012): leaf breakage and export is commonly observed at the study sites when high swell. Low hydrodynamism, substrate availability or herbivorous selective feeding on shoots relatively poor in nitrogen, as found in some phosphorus-limited tropical marine systems (Peterson et al. 2012), could have promoted seagrass expansion at PAS site. Due to its narrow dimensions (width and depth), MNS site is subject to ocean waves and strong pulse currents which may tear-off seagrass leaves, expose roots and rhizomes or uproot entire plants (Cuvillier et al. 2016, chapter 4). Water flow creates sediment movement, which may bury plants and promoting vertical growth (vertical rhizome and leaves) and may explain higher biomass at MNS site.

Results on net production reveal different seagrass community features with a heterotrophic budget at PAS and an autotrophic at MNS site (-0.74 and 1.4 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ respectively). They were compliant with literature values of seagrass community production, which ranged from -2.0 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ to 3.3 $\text{gC}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ (Kaladharan & Raj 1989, Lalli & Parsons 1997). Net and gross production at both site emphasize a leading role of respiration. The net heterotrophy of seagrass community recorded at PAS site seems at odds with the observed expansion dynamic. This suggests that the main source of organic matter available to heterotrophs was not primary production by seagrasses. Although high heterotrophic activities in the sediments of seagrass beds are generally thought to be the result of seagrass detritus

inputs and excretion of organic compounds by living seagrass roots, the predominant carbon source may be derived from other primary producers (e.g. benthic algae and possibly seagrass epiphytes; (Boschker et al. 2000) or organic-rich particles trapped on leaves (Benoy & Kalff 1999, Gacia et al. 2002). That leads to high densities of epifauna (Odum & Hoskin 1958, Middelburg et al. 2005) and endofauna (Boucher 1990), which increase respiration. Fauna have also indirect contribution to benthic metabolism by oxygenating sediment with bioturbation (Wenzhöfer & Glud 2004, Michaud et al. 2005) and by tissue decomposition that causes oxygen consumption by bacteria (Harrison & Mann 1975). In summer, net community production in un-vegetated sediments upstream of PAS site was about $-50 \text{ mmolC m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ (Taddei et al. 2008), also demonstrating allochthonous organic carbon input at this site assumed to come both from the adjacent reef area and the nearby Ermitage River. This organic matter enrichment could decrease photosynthetic performances of seagrasses, probably as a result of sediment anoxia and elevated sulfide concentrations in pore water (Holmer & Bondgaard 2001, Perez et al. 2007, Olive et al. 2009). This contributes to long-term negative responses of both biomass and density of seagrasses observed in descriptive studies (Cabaço et al. 2013). Conversely, at MNS site, the lowest values of respiration measured could be explained by a lowest density of heterotrophic community due to strong hydrodynamic conditions (Riddle 1988).

4.5 Nutrient uptake kinetics and fluxes

Although the capacity of seagrasses for nutrient uptake is expected to vary in response to changing nutrient conditions (Touchette & Burkholder 2000), uptake kinetics of nitrate and phosphate were similar at PAS and MNS. Both seagrass communities are then able to remove large quantities of nutrients from the water column. K_m (the concentration at which nutrient uptake is half-maximal) was well above natural nutrient values and V_{max} did not saturate at high nutrient concentration, even for nutrient pulses up to $35 \mu\text{M}$ for nitrate and $3.5 \mu\text{M}$ for phosphate. Both phosphate and nitrate uptake by seagrasses are often described by the Michaelis–Menten kinetics (e.g. (Gras et al. 2003, Sandoval-Gil et al. 2015) but linear responses were also recorded (Paling & McComb 1994, Alexandre et al. 2011, Villazán et al. 2013). Such observations are generally hypothesized to reflect an adaptation to oligotrophic habitats or to changing nutrient regimes (Touchette & Burkholder 2000). In addition, measured uptake rates did not vary according to light conditions as observed for phosphate uptake rates in *Thalassia testudinum* (Gras et al. 2003). *Z. marina* is able to maintain nitrate reductase (NR) activity (the enzyme directly involved in nitrate assimilation) during dark periods, unlike most vascular plants, if adequate carbohydrate pool is available (Touchette & Burkholder 2000). This trait would be especially advantageous in oligotrophic habitats by enabling seagrasses to utilize nutrient supplies from nocturnal nutrient pulses, e.g. at PAS site, from nitrogen-enriched submarine groundwater discharge occurring at low tide.

Uptake and retention of nutrients in seagrass biomass, and the subsequent accumulation of refractory matter mainly from roots and rhizomes into the sediments, can act as a natural buffering mechanism to enhance nutrient loading (McGlathery et al. 2007). It is often stated that seagrass communities play an important role in maintaining water quality for neighboring benthic communities as coral reefs (Thomas et al. 2000). However, neither seagrass communities at PAS nor MNS sites did demonstrate very effective in assimilating nutrients provided by the water column, except for phosphate at MNS ($-0.18 \pm 0.02 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$). In contrast, a net release of phosphate was recorded at PAS ($0.05 \pm 0.04 \text{ mmol m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) in agreement with the negative net community production at this site, although the ratio of C to P release was so high compared to the median C:P ratio of seagrasses (C:P = 474, Duarte 1990) or macroalgae (C:P = 550, Atkinson & Smith 1983): it is obvious that P release to the water column was restrained by phosphate uptake from belowground tissues or precipitation of carbonate-fluoroapatite, a mineral that forms on carbonate surfaces and probably represents the primary sink for P in carbonate sediments (Jensen et al. 1998). Net uptake of nitrate was recorded at both sites, but ammonium release was much higher at PAS site, resulting in a net release of DIN while DIN flux did not differ from 0 at MNS site. It was suggested that seagrass beds submitted to a moderate increase in nutrient availability may shift from a sink to a source of nutrients, even before a major shift in plant communities occurs (Perez et al. 2001). For example, increased labile organic matter inputs to the sediment that stimulate heterotrophic metabolism and favor anoxic conditions promote release of PO_4^{3-} to overlying waters (Rozan et al. 2002). Therefore, net nutrient fluxes may be an early indicator of disturbance at PAS, and this despite the increase in seagrass coverage at this site. Seagrass populations appear to be a sink for nitrogen inputs at PAS whereas seagrass communities behave as a source due to organic matter accumulation.

Acknowledgements

We thank Tévamie Rungassamy, Hélène Bouulloche and Julien Gauthier for field assistance, Christian Hily for his help, his precious comments and ideas, Virginie Plot for comments. We thanks the *Conseil Régional (Ile de La Réunion)* for its funding (HERMARUN project).

LITERATURE CITED

- Adams MP, Ferguson AJP, Maxwell PS, Lawson BAJ, Samper-Villarreal J, O'Brien KR (2016) Light history-dependent respiration explains the hysteresis in the daily ecosystem metabolism of seagrass. *Hydrobiologia* 766:75–88
- Alexandre A, Silva J, Bouma TJ, Santos R (2011) Inorganic nitrogen uptake kinetics and whole-plant nitrogen budget in the seagrass *Zostera noltii*. *J Exp Mar Bio Ecol* 401:7–12
- Aminot A, K erouel R (2004) Hydrologie des  cosyst mes marins : param tres et analyses (French), Ifremer Ed.
- Aminot A, K erouel R (2007) Dosage automatique des nutriments dans les eaux marines: m thodes en flux continu, Editions Q.
- Armitage AR, Frankovich TA, Heck KL, Fourqurean JW (2005) Experimental nutrient enrichment causes complex changes in seagrass, microalgae, and macroalgae community structure in Florida Bay. *Estuaries* 28:422–434
- Atkinson MJ, Smith SV (1983) C : N : P ratios of benthic marine. *Limnol Oceanogr* 28:568–574
- Bekkby T, Rinde E, Erikstad L, Bakkestuen V, Longva O, Christensen O, Is us M, Isachsen PE (2008) Spatial probability modelling of eelgrass (*Zostera marina*) distribution on the west coast of Norway. *ICES J Mar Sci* 65:1093–1101
- Benoy G a., Kalf J (1999) Sediment accumulation and Pb burdens in submerged macrophyte beds. *Limnol Oceanogr* 44:1081–1090
- Boschker HTS, Wielemaker A, Schaub BEM, Holmer M (2000) Limited coupling of macrophyte production and bacterial carbon cycling in the sediments of *Zostera* spp. meadows. *Mar Ecol Prog Ser* 203:181–189
- Boucher JG (1990) Contribution of benthic biomass to overall metabolism in New Caledonia lagoon sediments. *Mar Ecol Prog Ser* 64:271–280
- Boucher G, Clavier J, Garrigue C (1994) Oxygen and carbon dioxide fluxes at the water-sediment interface of a tropical lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 107:185–194
- Boucher G, Clavier J, Hily C, Gattuso JP (1998) Contribution of soft-bottoms to the community metabolism (primary production and calcification) of a barrier reef flat (Moorea, French Polynesia). *J Exp Mar Bio Ecol* 225:269–283
- Brouns JJWM, Heijs FML (1986) Production and biomass of the seagrass *Enhalus acoroides* (Lf) Royle and its epiphytes. *Aquat Bot* 25:21–45
- Bucolo P, Sullivan MJ, Zimba P V (2008) Effects of nutrient enrichment on primary production and biomass of sediment microalgae in a subtropical seagrass bed. *J Phycol* 44:874–881
- Buddemeier RW (1996) Coral reefs and carbon dioxide. *Science* (80-) 271
- Bulthuis DA (1983) Effects of in situ light reduction on density and growth of the seagrass *Heterozostera tasmanica* (Martens ex Aschers.) den Hartog in Western Port, Victoria, Australia. *J Exp Mar Bio Ecol* 67:91–103
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72

- Cabaço S, Apostolaki ET, García-Marín P, Gruber R, Hernández I, Martínez-Crego B, Mascaró O, Pérez M, Prathep A, Robinson C, Romero J, Schmidt AL, Short FT, Tussenbroek BI van, Santos R (2013) Effects of nutrient enrichment on seagrass population dynamics: Evidence and synthesis from the biomass-density relationships. *J Ecol* 101:1552–1562
- Cabaço S, Santos R, Sprung M (2012) Population dynamics and production of the seagrass *Zostera noltii* in colonizing versus established meadows. *Mar Ecol* 33:280–289
- Campbell SJ, McKenzie LJ, Kerville SP (2006) Photosynthetic responses of seven tropical seagrasses to elevated seawater temperature. *J Exp Mar Bio Ecol* 330:455–468
- Carpenter RC, Hackney JM, Adey WH (1991) Measurements of primary productivity and nitrogenase activity of coral reef algae in a chamber incorporating oscillatory flow. *Limnol Oceanogr* 36:40–49
- Carvalho MC, Santos IR, Maher DT, Cyronak T, McMahon A, Schulz KG, Eyre BD (2015) Drivers of carbon isotopic fractionation in a coral reef lagoon: Predominance of demand over supply. *Geochim Cosmochim Acta* 153:105–115
- Clavier J, Boucher G, Garrigue C (1994) Benthic respiratory and photosynthetic quotients in a tropical lagoon. *Life Sci* 317:937–942
- Clavier J, Chauvaud L, Cuet P, Esbelin C, Frouin P, Taddei D, Thouzeau G (2008) Diel variation of benthic respiration in a coral reef sediment (Reunion Island, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 76:369–377
- Clavier J, Garrigue C (1999) Annual sediment primary production and respiration in a large coral reef lagoon (SW New Caledonia). *Mar Ecol Prog Ser* 191:79–89
- Cordier E (2007) Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l'Ermitage / La Saline (La Réunion): processus physiques et flux sédimentaires. Thèse. Université de La Réunion
- Cordier E, Poizot E, Méar Y (2012) Swell impact on reef sedimentary processes: A case study of the La Reunion fringing reef. *Sedimentology* 59:2004–2023
- Cuvillier A, Villeneuve N, Cordier E, Kolasinski J, Maurel L, Farnier N, Frouin P (2016) Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci*:In press
- Dickson AG (1990) Standard potential of the reaction: $\text{AgCl(s)} + \frac{1}{2}\text{H}_2\text{(g)} = \text{Ag(s)} + \text{HCl(aq)}$, and the standard acidity constant of the ion HSO_4^- in synthetic sea water from 273.15 to 318.15 K. *J Chem Thermodyn* 22:113–127
- Duarte CM (1990) Seagrass nutrient content. *Mar Ecol Prog Ser* 67:201–207
- Duarte CM (1991) Seagrass depth limits. *Aquat Bot* 40:363–377
- Duarte CM (1995) Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41:87–112
- Enríquez S, Pantoja-Reyes NI (2005) Form-function analysis of the effect of canopy morphology on leaf self-shading in the seagrass *Thalassia testudinum*. *Oecologia* 145:235–243
- Erfteemeijer PLA, Herman PMJ (1994) Seasonal changes in environmental variables, biomass, production and nutrient contents in two contrasting tropical intertidal seagrass beds in South Sulawesi, Indonesia. *Oecologia* 99:45–59

- Falter JL, Atkinson MJ, Schar DW, Lowe RJ, Monismith SG (2011) Short-term coherency between gross primary production and community respiration in an algal-dominated reef flat. *Coral Reefs* 30:53–58
- Fang P, Harwell MA (1994) Modeling seagrass communities in tropical and subtropical bays and estuaries : a mathematical model synthesis of current hypotheses. *Bull Mar Sci* 54:757–781
- Fourqurean JW, Duarte CM, Kennedy H, Marbà N, Holmer M, Mateo MA, Apostolaki ET, Kendrick GA, Krause-Jensen D, McGlathery KJ, Serrano O (2012) Seagrass ecosystems as a globally significant carbon stock. *Nat Geosci* 5:505–509
- Fourqurean JW, Muth MF, Boyer JN (2010) Epiphyte loads on seagrasses and microphytobenthos abundance are not reliable indicators of nutrient availability in oligotrophic coastal ecosystems. *Mar Pollut Bull* 60:971–983
- Gacia E, Duarte CM, Middelburg JJ (2002) Carbon and nutrient deposition in a Mediterranean seagrass (*Posidonia oceanica*) meadow. *Limnol Ocean* 47:23–32
- Gattuso JP, Allemand D, Frankignoulle M (1999) Photosynthesis and Calcification at Cellular, Organismal and Community Levels in Coral Reefs: A review on Interactions and Control by Carbonate Chemistry. *Amer Zool* 39:160–183
- Gattuso JP, Jaubert J (1990) Effect of light on oxygen and carbon dioxide fluxes and on metabolic quotients measured in situ in a zooxanthellate coral. *Limnol Oceanogr* 35:1796–1804
- Gattuso JP, Pichon M, Delesalle B, Canon C, Frankignoulle M (1996) Carbon fluxes in coral reefs. I. Lagrangian measurement of community metabolism and resulting air-sea CO₂ disequilibrium. *Mar Ecol Prog Ser* 145:109–121
- Geertz-Hansen O, Montes C, Duarte CM, Sand-Jensen K, Marbà N, Grillas P (2011) Ecosystem metabolism in a temporary Mediterranean marsh (Doñana National Park, SW Spain). *Biogeosciences* 8:963–971
- Gras AF, Koch MS, Madden CJ (2003) Phosphorus uptake kinetics of a dominant tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Aquat Bot* 76:299–315
- Green EP, Short FT (2003) *World atlas of seagrasses*. Univ of California press
- Hale JA, Frazer TK, Tomasko DA, Hall MO (2004) Changes in the distribution of seagrass species along Florida's Central Gulf Coast: Iverson and Bittaker revisited. *Estuaries* 27:36–43
- Harrison PG, Mann KH (1975) Chemical Changes During Seasonal Cycle of Growth and Decay in Eelgrass (*Zostera-Marina*) on Atlantic Coast of Canada. *J Fish Res Board Canada* 32:615–621
- Hauxwell J, Valiela I (2004) Effects of nutrient loading on shallow seagrass-dominated coastal systems: PAtterns and processes. In: Nielsen SL, Banta GT, Pedersen MF (eds) *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary Producers*. Kluwer Academic Publishers, p 59–92
- Holmer M, Bondgaard EJ (2001) Photosynthetic and growth response of eelgrass to low oxygen and high sulfide concentrations during hypoxic events. *Aquat Bot* 70:29–38
- Hughes AR, Bando KJ, Rodriguez LF, Williams SL (2004) Relative effects of grazers and nutrients on seagrasses: A meta-analysis approach. *Mar Ecol Prog Ser* 282:87–99
- Jensen HS, McGlathery KJ, Marino R, Howarth RW (1998) Forms and availability of sediment phosphorus in carbonate sand of Bermuda seagrass beds. *Limnol Oceanogr* 43:799–810

- Join JL, Pomme JB, Coudray J, Daesslé M (1988) Caractérisation des aquifères basaltiques en domaine littoral. *Hydrogéologie* 2:107–115
- Kaladharan P, Raj ID (1989) Primary production of seagrass *Cymodocea serrulata* and its contribution to productivity of Amini atoll, Lakshadweep Islands. *Indian J Mar Sci* 18:215–216
- Kelaher BP, Broek J Van Den, York PH, Bishop MJ, Booth DJ (2013) Positive responses of a seagrass ecosystem to experimental nutrient enrichment. *Mar Ecol Prog Ser* 487:15–25
- Kolasinski J, Nahon S, Rogers K, Chauvin A, Bigot L, Frouin P (2016) Stable isotopes reveal spatial variability in the trophic structure of a macro-benthic invertebrate community in a tropical coral reef. *Rapid Commun Mass Spectrom* 30:433–446
- Lalli CM, Parsons TR (1997) *Biological Oceanography: an Introduction*. *Oceanogr Lit Rev* 11:1297
- Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (2006) *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*.
- Lee KS, Dunton KH (1999) Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol Oceanogr* 44:1204–1215
- Lindeboom HJ, Sandee AJJ (1989) Production and consumption of tropical seagrass fields in Eastern Indonesia measured with bell jars and microelectrodes. *Netherlands J Sea Res* 23:181–190
- Los Santos CB De, Brun FG, Onoda Y, Cambridge ML, Bouma TJ, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL (2012) Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. *Mar Ecol Prog Ser* 458:89–102
- Mateo MA, Cebrian J, Dunton K, Mutchler T (2006) Carbon flux in seagrass ecosystems. In: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. Springer Netherlands, p 159–192
- McGlathery KJ, Sundbäck K, Anderson IC (2007) Eutrophication in shallow coastal bays and lagoons: the role of plants in the coastal filter. *Mar Ecol Prog Ser* 348:1–18
- Michaud E, Desrosiers G, Mermillod-Blondin F, Sundby B, Stora G (2005) The functional group approach to bioturbation: The effects of biodiffusers and gallery-diffusers of the *Macoma balthica* community on sediment oxygen uptake. *J Exp Mar Bio Ecol* 326:77–88
- Middelburg JJ, Duarte CM, Gattuso JP (2005) *Respiration in coastal benthic communities*. Oxford Univ Press:206–224
- Millero FJ, Graham TB, Huang F, Bustos-Serrano H, Pierrot D (2006) Dissociation constants of carbonic acid in seawater as a function of salinity and temperature. *Mar Chem* 100:80–94
- Moriarty D, Roberts D, Pollard P (1990) Primary and bacterial productivity of tropical seagrass communities in the Gulf of Carpentaria, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 61:145–157
- Naim O (1993) Seasonal response of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean). *Mar Ecol* 99:137–151
- Nittrouer CA, Brunskill GJ, Figueiredo AG (1995) Importance of tropical coastal environments. *Geo-Marine Lett* 15:121–126
- Odum HT, Hoskin CM (1958) Comparative studies on the metabolism of marine waters. *Publ Inst Mar Sci* 5:16–46
- Odum HT, Odum EP (1955) Trophic Structure and Productivity of a Windward Coral Reef Community on Eniwetok Atoll. *Ecol Monogr* 25:291–320

- Olesen B, Enríquez S, Duarte CM, 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
- Olive I, Garcia-Sanchez MP, Brun FG, Vergara JJ, Perez-Llorens JL (2009) Interactions of light and organic matter under contrasting resource simulated environments: The importance of clonal traits in the seagrass *Zostera noltii*. *Hydrobiologia* 629:199–208
- Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Olyarnik S, Short FT, Waycott M, Williams SL (2006) A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56:987
- Paling EI, McComb AJ (1994) Nitrogen and phosphorus uptake in seedlings of the seagrass *Amphibolis antarctica* in Western Australia. *Hydrobiologia* 294:1–4
- Perez M, Invers O, Ruiz JM, Frederiksen MS, Holmer M (2007) Physiological responses of the seagrass *Posidonia oceanica* to elevated organic matter content in sediments: An experimental assessment. *J Exp Mar Bio Ecol* 344:149–160
- Perez M, Mateo MA, Alcoverro T, Romero J (2001) Variability in detritus stocks in beds of the seagrass *Cymodocea nodosa*. *Bot Mar* 44:523–531
- Peterson BJ, Stubler AD, Wall CC, Gobler CJ (2012) Nitrogen-rich groundwater intrusion affects productivity, but not herbivory, of the tropical seagrass *Thalassia testudinum*. *Aquat Biol* 15:1–9
- Pollard PC, Greenway M (2013) Seagrasses in tropical Australia, productive and abundant for decades decimated overnight. *J Biosci* 38:157–166
- Ralph P, Durako M, Enriquez S, Collier C, Doblin M (2007) Impact of light limitation on seagrasses. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:176–193
- Rheuban JE, Berg P, McGlathery KJ (2014) Multiple timescale processes drive ecosystem metabolism in eelgrass (*Zostera marina*) meadows. *Mar Ecol Prog Ser* 507:1–13
- Riddle MJ (1988) Patterns in the distribution of macrofaunal communities in coral reef sediments on the central Great Barrier Reef. *Mar Ecol Prog Ser* 47:281–292
- Roberts DG, Moriarty DJW (1987) Lacunal gas discharge as a measure of productivity in the seagrasses *Zostera capricorni*, *Cymodocea serrulata* and *Syringodium isoetifolium*. *Aquat Bot* 28:143–160
- Rozan TF, Taillefert M, Trouwborst RE, Glazer BT, Ma S, Herszage J, Valdes LM, Price KS, Iii GWL (2002) Iron-sulfur-phosphorus cycling in the sediments of a shallow coastal bay: Implications for sediment nutrient release and benthic macroalgal blooms. *Limnol Oceanogr* 47:1346–1354
- Sandoval-Gil JM, Camacho-Ibar VF, Carmen Ávila-López M del, Hernández-López J, Zertuche-González JA, Cabello-Pasini A (2015) Dissolved inorganic nitrogen uptake kinetics and $\delta^{15}\text{N}$ of *Zostera marina* L. (eelgrass) in a coastal lagoon with oyster aquaculture and upwelling influence. *J Exp Mar Bio Ecol* 472:1–13
- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352
- Short F, Carruthers T, Dennison W, Waycott M (2007) Global seagrass distribution and diversity: A bioregional model. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:3–20
- Short FT, Coles RG, Pergent-Martini C (2001) Global seagrass distribution. In: *Global Seagrass Research Methods*.p 5–30

- Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23:17
- Taddei D, Cuet P, Frouin P, Esbelin C, Clavier J (2008) Low community photosynthetic quotient in coral reef sediments. *C R Biol* 331:668–677
- Tedetti M, Cuet P, Guigue C, Goutx M (2011) Characterization of dissolved organic matter in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean) using multi-dimensional fluorescence spectroscopy. *Sci Total Environ* 409:2198–210
- Terrados J, Williams SL (1997) Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Mar Ecol Prog Ser* 149:267–277
- Thomas FIM, Cornelisen Christopher D., Zande JM (2000) Effects of Water Velocity and Canopy Morphology on Ammonium Uptake by Seagrass Communities. *Ecol Soc Am* 1:2704–2713
- Thomas LP, Moore DR, Work RC (1960) Effects of hurricane Donna on the turtle grass beds of Biscayne Bay, Florida. *Bull Mar Sci* 11:191–197
- Touchette BW, Burkholder JM (2000) Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *J Exp Mar Bio Ecol* 250:133–167
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 185:257–271
- Valentine J, Heck K (1999) Seagrass herbivory:evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar Ecol Prog Ser* 176:291–302
- Villazán B, Brun F, Jiménez-Ramos R, Pérez-Lloréns J, Vergara J (2013) Interaction between ammonium and phosphate uptake rates in the seagrass *Zostera noltii*. *Mar Ecol Prog Ser* 488:133–143
- Waycott M, Duarte CM, Carruthers TJB, Orth RJ, Dennison WC, Olyarnik S, Calladine A, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Short FT, Williams SL (2009) Accelerating loss of seagrasses across the globe threatens coastal ecosystems. *Proc Natl Acad Sci U S A* 106:12377–81
- Wenzhöfer F, Glud RN (2004) Small-scale spatial and temporal variability in coastal benthic O₂ dynamics: Effects of fauna activity. *Limnol Oceanogr* 49:1471–1481
- Ziegler S, Benner R (1999) Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 180:149–160

CHAPITRE 6

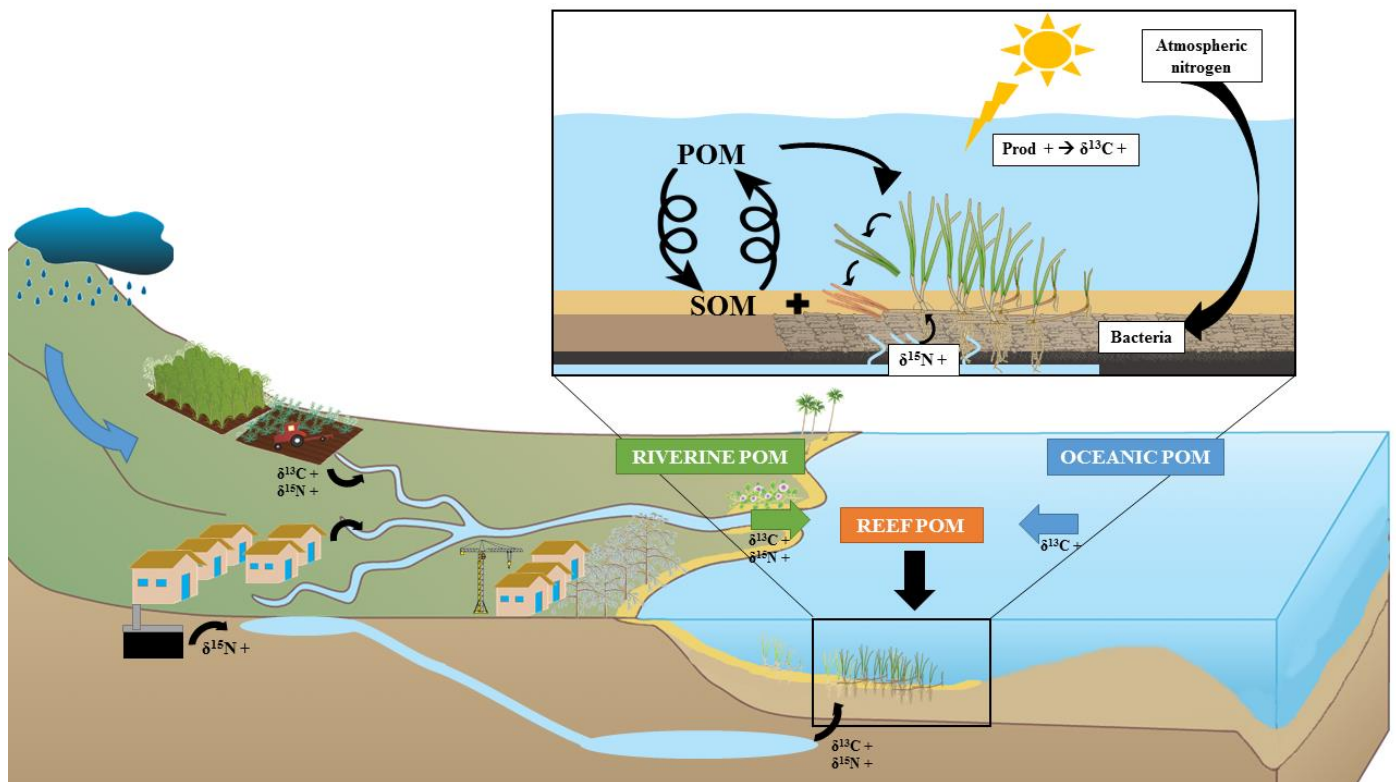
Various conditions for the same isotopic signature: in monospecific seagrass beds (*Syringodium isoetifolium*) from a coral reef ecosystem

Alexis Cuvillier¹, Joanna Kolasinski¹, Pascale Cuet¹, Tévamie Rungassamy², Hoarau Ludovic³, Patrick Frouin¹

¹ Université de la Réunion, UMR 9220 Entropie, LABEX « Corail », 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, France

² GIP- Réserve Naturel Marine de La Réunion, 39 rue du Lagon, Dayot 1, 97434 La Saline Les Bains Ile de La Réunion

³ IFREMER, Délégation Océan Indien, Rue Jean BERTHO, BP60, 97822, Le Port Cedex, France



Article soumis à *Aquatic Botany*

Abstract

Located at the benthos-pelagos interface, seagrass beds are important coastal habitats and their role in the coastal processes could be of critical importance for reef protection. In Reunion Island (West Indian Ocean), seagrass beds are monospecific (*Syringodium isoetifolium*) and scattered in the shallow backreef areas of the MPA (*Réserve Nationale Marine de La Réunion*). Variability of carbon and nitrogen isotopic compositions in reef water particulate (POM), sedimentary organic matter (SOM) and the seagrass samples were assessed at three sites differing in environmental conditions during austral winter and summer. Isotopic signatures displayed spatial and seasonal variation that highlight influence of different factors at each site and suggest diverse sources. The reef water POM and SOM spatial patterns were remarkably similar and bring out a benthic-pelagic coupling process between water, sediment and revealed nutrient conditions (wastewater, terrestrial inputs originated from terrestrial C₃ plants and soils or oceanic water) seasonally variable. On seagrass samples, similar ¹⁵N-enriched values were found at two sites differing in nutrient conditions (eutrophized and open sea area) involving (i) an influence of eutrophized conditions (high nutrient availability) or (ii) oceanic conditions (low nutrient availability) with natural processes (denitrification) that could alter the isotope signatures. Thus nutrients and hydrodynamics conditions could play a major role in carbon and nitrogen isotopic signature. Our results highlight the importance of baseline isoscape sampling (POM, SOM and seagrass or other primary producers) at small-scale (hundreds of meters) and seasonally when investigating ecosystem functioning. This study has also identified crucial element that could characterize our three study site, for future assessment.

KEY WORDS: *Seagrasses; Eutrophication; Isotope; POM; SOM; S. isoetifolium; Indian Ocean*

1. Introduction

Awareness of the crucial links between urban development, water quality and health of tropical reef communities brings scientists and stakeholders to focus their research and management interests on ecogeochemistry, which is defined as the application of geochemical techniques to fundamental questions in population and community ecology (McMahon et al. 2013). Indeed, geochemical tracers have been shown effective to characterize the impact of local eutrophication caused by sewage discharges, land-clearing and fertilizer applications (Kolasinski et al. 2011, 2016) and generally translates into changes in communities structure in benthic plants and animals (Heip 1995, Tewfik et al. 2005) and may lead to catastrophic community shifts (Pearson & Rosenberg 1978, Reise et al. 1989, Beukema 1991, Bachelet 2000, Scheffer et al. 2001, Cardoso 2004).

Seagrass meadows are viewed as key ecosystems (Short & Wyllie-Echeverria 1996) consisting of highly productive marine flowering plants (Orth et al. 2006) which form complex habitats in shallow coastal waters with high diversity and abundance of associated fauna and flora (Moksnes et al. 2008). Their economical (US\$3.8 trillion per year) and ecological value are now well established (Costanza et al. 2014). However, due to their coastal location, seagrass ecosystems are at a critical juncture (Tanner 2006, Bostrom et al. 2006). Indeed, inland watershed inputs of nutrients transported to marine coasts by rivers and estuaries (Vitousek et al. 1997, Burkholder et al. 2007), and prompt rise of coastal developments (McGranahan 2007), contributing high nutrient loads to coastal waters through sewage (Vitousek et al. 1997) and driving the disappearance seagrasses worldwide in favor to algae (Cambridge & McComb 1984, Short & Wyllie-Echeverria 1996, Green & Short 2003, Burkholder et al. 2007). Conversely, eutrophication may also impact seagrass physiology with positive response to low or moderate nitrogen or phosphate enrichment (Udy et al. 1999, Touchette & Burkholder 2000). Seagrasses acquire nutrients from the ambient pool of dissolved inorganics ions in the water column and through their leaves and assimilate remineralized nutrients in sediment porewater through their extensive root and rhizome system (Short & McRoy 1984, Horrigan et al. 1990, Terrados & Williams 1997, Lee & Dunton 1999). In nutrient-poor waters (oligotrophic water), seagrass may be nutrient-limited (Burkholder et al. 2007) which limit their productivity or enhance morphology and/or physiology changes (Udy & Dennison 1997). Thus, seagrass meadows are sensitive to nutrient availability.

Since the late 1970s, carbon and nitrogen stable isotopes have been used to investigate trophic processes in aquatic ecosystems (Fry et al. 1977, Peterson & Fry 1987). Stable isotope ratios determined from an ecosystem's compartments (water, sediment, plants and organisms at higher trophic levels) can help unravel organic matter fluxes through the system (Peterson & Fry 1987, Farquhar et al. 1989, Kolasinski et al. 2011), trophic structure and resource partitioning, ontogenetic shifts in a consumer diet (Kolasinski et al. 2009) or provide a tool for monitoring environmental quality (Fry et al. 1977, Kneib et al. 1980, Zieman et al. 1984, Thomas & Cahoon 1993, McClelland et al. 1997, Umezawa et al. 2002, Vizzini & Mazzola 2006).

The carbon and nitrogen stable isotope composition of plants provides information on physiological and metabolic processes in responses to varying environmental conditions (Hemminga & Mateo 1996, Vizzini et al. 2003) and thus can detect biological consequences of groundwater or sewage discharge.

Because they provide a time-integrated measure of assimilated nitrogen and carbon rather than an instant value, stable isotopes are used at different spatio-temporal scales (Dawson et al. 2002) as tracers of ecological processes. Stable isotopes are also used to trace anthropogenic inputs of nitrogenous compounds in ecosystems. (Kendall et al. 2001). Systems affected by nitrogenous fertilizer inputs are expected to exhibit $\delta^{15}\text{N}$ values between -4 and 4 ‰, because most fertilizers are produced by the fixation of atmospheric N_2 , which has a $\delta^{15}\text{N}$ value of 0 ‰ (Kendall 1998). Marion et al. (2005) measured insoluble $\delta^{15}\text{N}$ values preserved within nearshore *Porites* skeletal cores. In a coral reef exposed to elevated dissolved inorganic nitrogen (DIN) inputs from a nearby agricultural drainage point (0.5 km distance), the $\delta^{15}\text{N}$ values declined from 9.9 ‰ in 1970 to 3.5 ‰ in 2000. This was interpreted as a reflection of increasing inputs of fertilizer-derived DIN in runoff ($\delta^{15}\text{N} = -0.8$ ‰). Wastewater nutrients derived from humans, including septic tanks, generally have higher $\delta^{15}\text{N}$ values (10 – 22 ‰) due to transformations involving the loss of ^{14}N , such as ammonia evaporation, denitrification and ammonia nitrification (Jordan et al. 1997). Terrestrial primary producers have typically more negative $\delta^{13}\text{C}$ values than marine producers, ranging from -20 to -30 ‰, allowing terrestrial inputs to be traced in coastal systems (Riera & Richard 1996, Fry 2002).

In Reunion Island, seagrass beds are monospecific (*Syringodium isoetifolium*) and scattered in the shallow back reef areas of the MPA (*Réserve Nationale Marine de La Réunion*). In spite of their limited spatial extent (ca. 3 ha of a total coral reef area at Reunion Island of 230 ha), their role in the coastal processes could be of critical importance for reef protection and should be considered for the management of the MPA. As anthropogenic activities are growing. The present study aims to assess the anthropogenic impact on three basic components of the seagrass habitats: the particulate organic matter (POM), the sedimentary organic matter (SOM) and the seagrasses, using ^{13}C and $\delta^{15}\text{N}$ stable isotopes. Our methodology was designed to assess seasonal and spatial variability and attempted to provide the key parameters of the isotopic baseline in various conditions.

2. Materials and Methods

2.1 Study site

Reunion Island is located in the southwestern Indian Ocean ($21^{\circ}07'S$, $55^{\circ}32'E$), 700 km East of Madagascar. Coral formations are limited to discontinuous fringing reefs along the western coast (Fig. 6.1). Intense short bursts of orographic events during the austral summer (rainy season: November to April) are observed and can deliver terrestrial or anthropogenic material to the reefs on time scales of hours to days (Scopélitis et al. 2009). Groundwater discharge is visible along most of the shoreline (Cuet 1989, Naim et al. 2000), however flow varies along the reef, depending on the layer of the coastal sedimentary formations coupled to the permeable volcanic (basaltic) aquifer (Join 1991). Furthermore, the adjacent coastal areas are strongly urbanized and often flooded. The shallow groundwater aquifer is liable to be charged by anthropogenic inputs issued from cesspits (Tedetti et al. 2011). With about 50% considered to be degraded, coral reefs of Reunion Island are seriously threatened (Cuet et al. 2011).

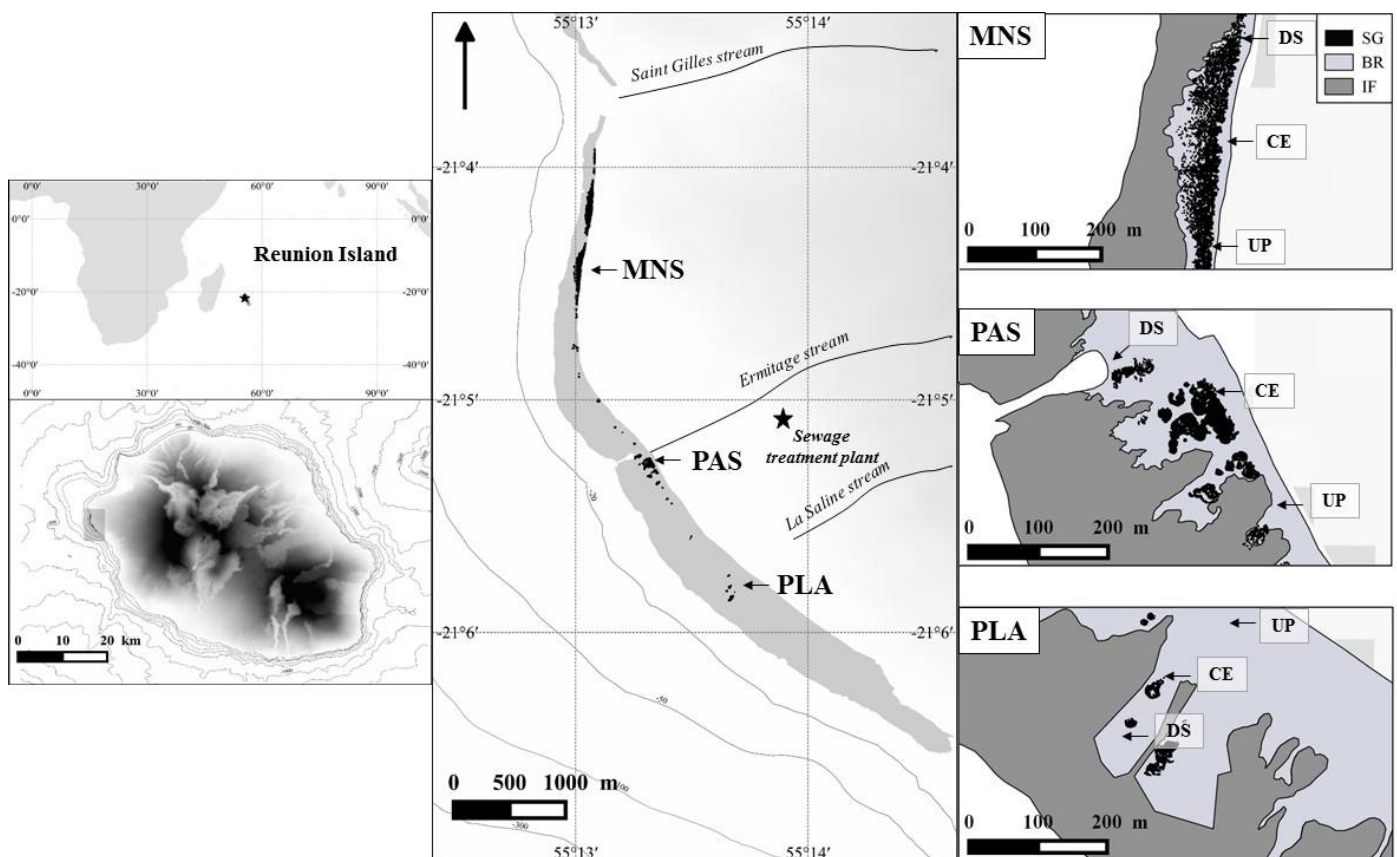


Figure 6.1. Location of Reunion Island and Ermitage / La Saline reef and study sites (MNS = North side; PAS = Pass of l'Ermitage and PLA = Planch'alizés) and stations (DS = Downstream; CE = Center; UP = Upstream (SG = seagrass patch; BR= back-reef, IF= inner flat)

Seagrass beds are composed of a single seagrass species: *Syringodium isoetifolium* located on the Ermitage / La Saline fringing reef, which forms part of the most extensive coral reef complex (8 km) of

the island (Cordier et al. 2012). The reef is connected to the ocean and split in two part by the ‘Pass of l’Ermitage’. Sampling for stable isotope assessment was carried out at 3 sites in the Ermitage / La Saline fringing reef, from North to South: North side (MNS), Ermitage Pass (PAS) and Planch’Alizé (PLA). The three sites are characterized by two geomorphological zones: the back reef (BR) mainly consisting of detrital sediments and the inner-reef flat (IF) with large coral communities dominated by *Acropora muricata* at PAS and PLA sites and by *Porites* spp. at MNS site. While reef flats at PAS and PLA display the greatest width and depth (400 - 480 m width and between 1 and 1.5 m depth), MNS site is located on the narrowest and shallowest part of the reef flat (180 m width and 0.5 m depth). Direct water runoff from the watershed and groundwater discharges are observed at PAS site through the Ermitage stream, while untreated urban effluents from a sewage treatment plant often overflow into this watercourse. Furthermore, agricultural practices (sugarcane and market gardening production) have developed closed to the Ermitage ravine at an altitude of about 400–800 m (Tedetti et al. 2011). Cuet (1989) consider the PLA site as eutrophicated due to nutrient-enriched groundwater. As far as we know, MNS site was not included in any studies and there is no prior ecological data available.

2.2 Sample processing

Three sampling campaigns were undertaken within the dry-cold (July 2013 and 2014) and the wet-hot (March 2014) seasons. Reef water particulate (POM) and sedimentary organic matter (SOM) and the seagrass *Syringodium isoetifolium* were collected for stable isotopes analyses at three stations following the general current direction (upstream: US; center: CE; downstream: DS) and at each study site (MNS, PAS and PLA; Fig. 6.1). At site PLA, very small and rare seagrass patches led to sample only one station, considered as CE. Riverine POM samples were obtained from the mouth of the Ermitage stream during each sampling campaign.

2.2.1 Sample collection

Seagrass. Sheaths of *Syringodium isoetifolium* were sampled by hand to obtain a total of three replicates per station at each site (n = 9 by site and compaigns). Each sample was rinsed with deionized water and epiphytes were removed with a razor blade. Above- (AP: leaves and sheaths) and below-ground part (BP: rhizomes and roots) were separated.

Sediment organic matter. SOM was sampled using a 60 ml syringe as sediment core that was pushed 10 cm into the sediment and sealed with a rubber stopper. Three sub-samples of sediment (sliced from the top 2 cm) were pooled to produce one SOM replicate (60 ml) and a total of three replicates per station at each site (n = 9 by site and compaigns) were collected. Macroalgal fragments and macrofaunal organisms were removed from the samples.

Particular organic matter. Three POM replicates per station were sampled at each site. One replicate corresponds to 4 L of pre-filtered (63 μM to remove zooplankton) reef water and 200 mL of stream

water, filtered through precombusted (4h at 450 °C) Whatman GF/F filters (Whatman, Maidstone, UK) and acidified with 1 N HCl. A total of 87 samples were collected.

All samples for stable isotopes analyses were stored at -20 °C after sampling and lyophilized during 48 hours. Seagrass samples were ground to a fine and homogeneous powder using an automated grinder (Retsch Hann, Germany). SOM samples were ground by hand using mortar and pestle. All samples were treated with a 1 N HCl solution, rinsed 3 times with deionized water, dried (48h at 50 °C) and ground before weighing into tin capsules. All samples were analysed in duplicate.

2.2.2 Isotope analysis

Data collection. The samples were analyzed for carbon and nitrogen content and isotopic composition by an Elemental Analyzer (EA Carlo-Erba NA2500 Series II) coupled to a continuous flow Isotopic Ratio Mass Spectrometer (IRMS ThermoFinnigan Delta+XL) at the University of South Florida, College of Marine Science, Paleoclimatology, Paleoceanography and Biogeochemistry Laboratory, in St. Petersburg, Florida (USA). Carbon dioxide and nitrogen gases were separated on a gas chromatography (GC) column at 68 °C, and analyzed for isotopic abundance. The lower limit of quantification was 12 µg of C or N. Calibrating standards were NIST 8573 and NIST 8574 l-glutamic acid Standard Reference Materials. The ¹³C/¹²C and ¹⁵N/¹⁴N isotope compositions are expressed in conventional delta notation in per mil (‰) relative to the value of δ¹³C reported in Vienna Pee Dee Belemnite standard (VPDB) and δ¹⁵N in atmospheric air, according to the formula:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000 \quad (1)$$

where X is ¹³C or ¹⁵N, and R is ¹³C/¹²C, ¹⁵N/¹⁴N of sample and standard.

We used laboratory standards suitable for the types of samples and their C and N contents, including spinach leaves (NIST 1570a) for primary producer and POM, organics in marine sediment (NIST 1941b) for SOM. Reproducibility was better than 0.1 and 0.3 % of absolute difference for ¹³C and ¹⁵N, respectively.

2.3 Data analysis

Non-parametric permutational multivariate analysis of variance (PerMANOVA) were applied on Euclidean distance-based linear models to test for spatial and temporal variations in stable isotope values of the seagrass ecosystem components (POM, SOM and seagrass samples) using PRIMER v.7 (Clarke and Gorley, 2015). This method analyses the variance of multivariate data explained by a set of explanatory factors on the basis of Euclidean distances, so that effects linked to each factor or interactions between factors can be tested. Associated post-hoc tests (pairwise comparisons) were completed to further explore significant interactions or main effects using Monte Carlo approximate p-

values when insufficient unique permutations existed for meaningful tests. All means presented in this study were associated to standard error (\pm SE).

3. Results

3.1 Spatial and temporal variability

3.1.1 Spatial variability

Stream POM samples were heavily ^{13}C depleted ($-29.6\text{‰} \pm 0.2$; $N = 9$) compared to oceanic POM ($-24.4\text{‰} \pm 0.2$; $N=9$), reef POM ($-21.0\text{‰} \pm 0.2$; $N= 81$) and whole seagrass ($-5.6\text{‰} \pm 0.1$; $N = 120$; Fig 6.2). Conversely, stream POM presented higher $\delta^{15}\text{N}$ values ($19.1\text{‰} \pm 1.0$) compared to reef POM ($5.9\text{‰} \pm 0.4$), oceanic POM ($5.0\text{‰} \pm 0.4$) and whole seagrass ($2.4\text{‰} \pm 0.1$). Average $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values of POM, SOM, seagrass samples collected at each site are presented in Figure 6.2. In the first hand, reef POM sampled at MNS site was the most ^{13}C depleted ($p < 0.01$) and PAS site the most ^{15}N -enriched ($7.5\text{‰} \pm 1.1$; $p < 0.05$). In the second hand, SOM $\delta^{13}\text{C}$ values ranged from -15.9‰ to -13.9‰ , with the highest values at PAS site ($p < 0.001$) and lowest values at PLA site ($p < 0.001$). $\delta^{15}\text{N}$ values measured at the PAS site were higher ($p < 0.001$) than at other reef sites ($3.8\text{‰} \pm 0.1$ and $3.3\text{‰} \pm 0.2$ at MNS and PLA site respectively).

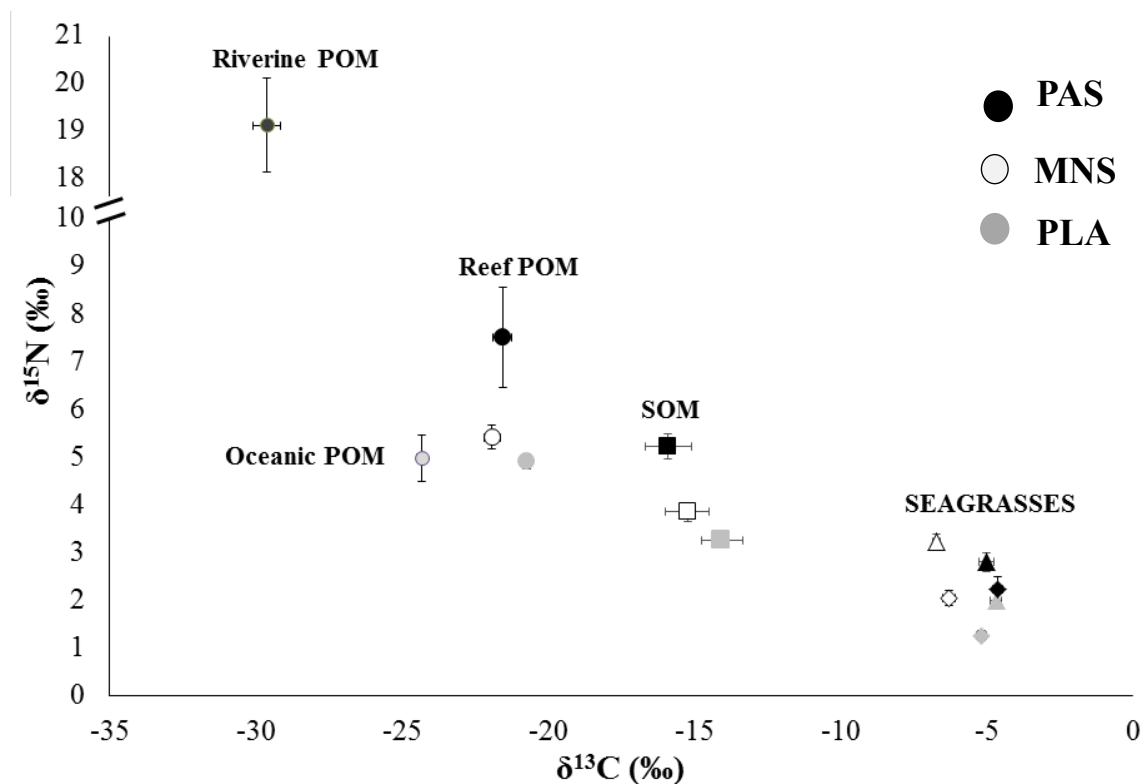


Figure 6.2. Stable isotopic composition ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values, mean \pm SE) of reef POM (circle), SOM (square), Seagrass above-ground part (triangle) and below-ground part (diamond) and site (Black: PAS, open: MNS and grey: PLA). Riverine POM (black grey) and Oceanic (open grey)

The same pattern was observed in the stable isotope composition of the seagrass sampled either above or below ground. Higher values of $\delta^{13}\text{C}$ were measured at PAS and PLA site compared to MNS site in both seagrass parts ($p < 0.001$ and $p < 0.01$ for above- and below-ground parts respectively). No difference was observed in $\delta^{15}\text{N}$ values between sites. The range of values was larger above-ground compared to below-ground, at the PAS site, while the opposite trend was observed at MNS site (Fig. 6.3).

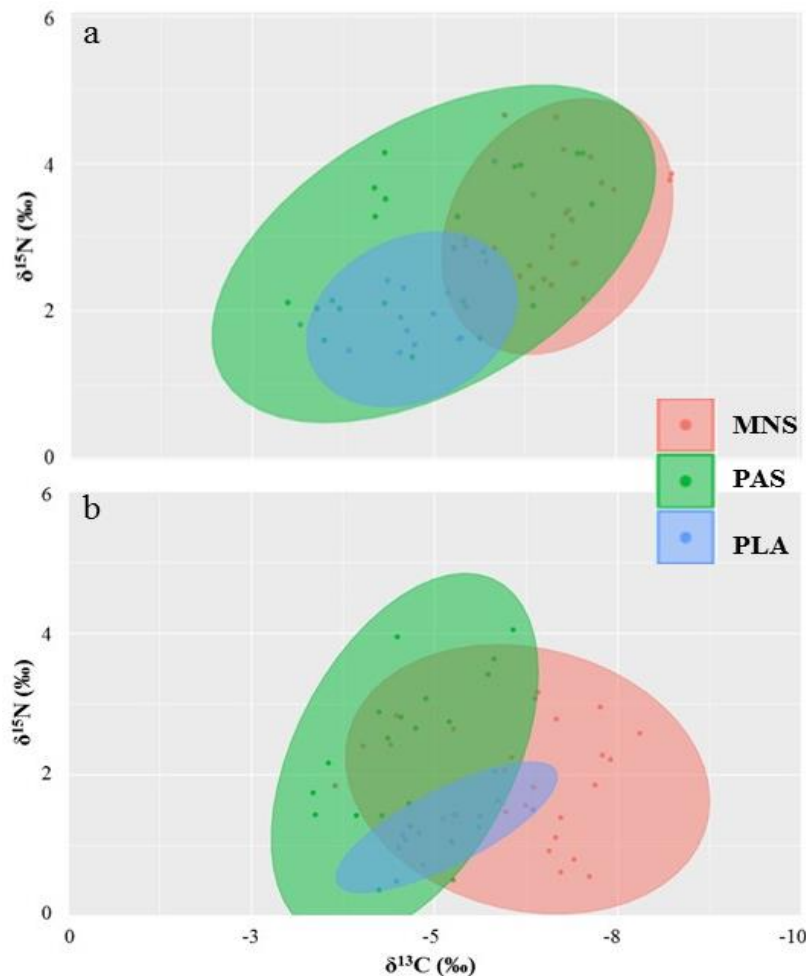


Figure 6.3. *Syringodium isoetifolium*: spatial variation of isotopic values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of above-ground (a) and below-ground (b) parts at each study site. Convex hull confidence level = 95 %

When considering intra-site variability, the PAS site POM and SOM signatures fluctuated more than at the other sites (Fig. 6.4). POM and SOM $\delta^{15}\text{N}$ values measured at the PAS site had the same distribution pattern between stations, with higher $\delta^{15}\text{N}$ values observed at the downstream (DS) station (Fig. 6.4, Table 6.1) and lower $\delta^{13}\text{C}$ value at the upstream (US) one. The same pattern was found for $\delta^{15}\text{N}$ in seagrasses. However, higher $\delta^{13}\text{C}$ values were measured in seagrass (both AP and BP) at US station. At MNS site, POM, SOM and all seagrass samples from DS station were enriched for $\delta^{15}\text{N}$ while SOM and seagrass BP at CE station were ^{13}C -enriched ($p < 0.001$ and $p < 0.01$, respectively). Isotopically homogeneous groups were observed at PLA site for POM and SOM, except for SOM $\delta^{15}\text{N}$ values (higher value at DS than at US; $p < 0.001$).

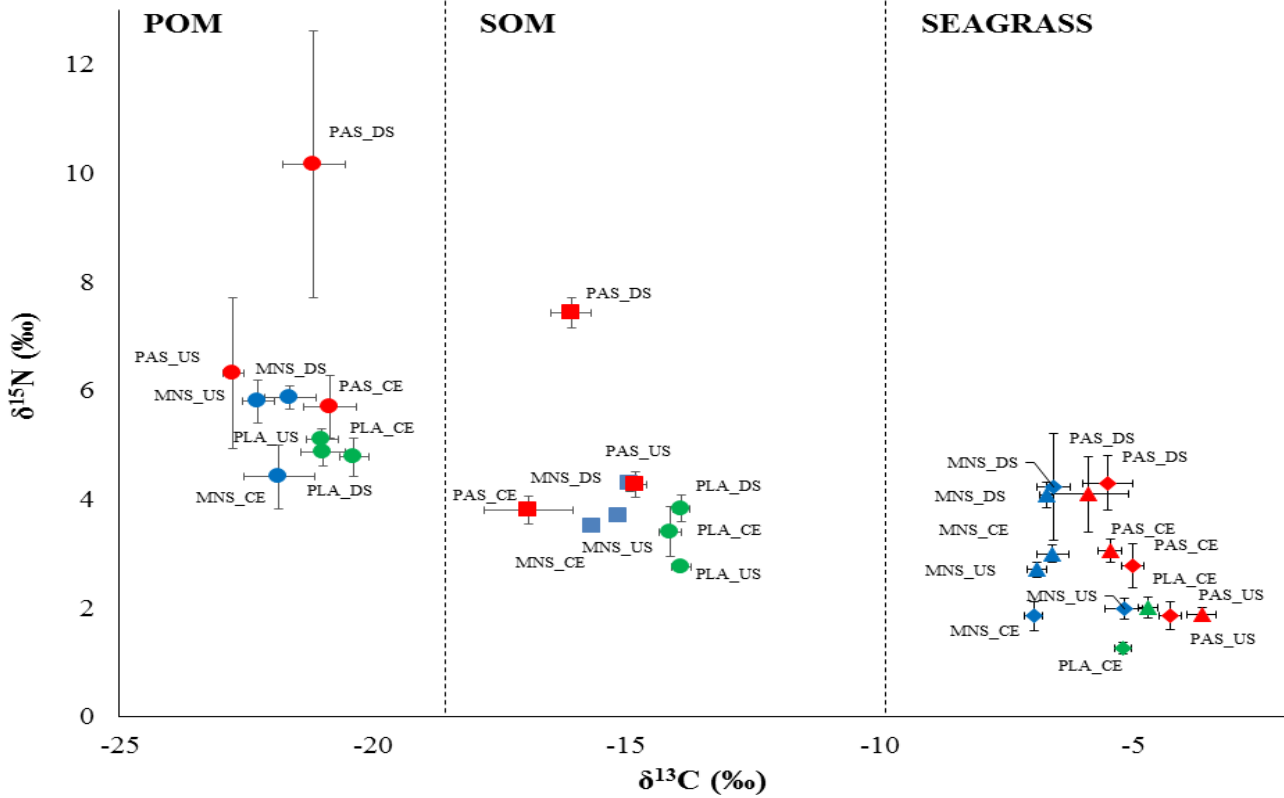


Figure 6.4. Spatial variation in POM, SOM and seagrass (AP: triangle and BP: diamond) isotope mean (\pm SE) values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) between station (DS: down stream, CE: center; US: upstream) at each site (red: PAS, blue: MNS and green: PLA)

Table 6.1. Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (\pm SE) for POM, SOM and seagrass (AP and BP) at each site (N= 9 for each component, at each site). ns, not significant at $p > 0.05$; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$

		POM		SOM		Seagrass AP		Seagrass BP	
station		$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$	$\delta^{13}\text{C}$	$\delta^{15}\text{N}$
MNS	US	-22.3 (± 0.3)	5.8 (± 0.4)	-15.2 (± 0.1)	3.7 (± 0.1)	-6.9 (± 0.2)	2.7 (± 0.1)	-5.2 (± 0.4)	2.0 (± 0.2)
	CE	-21.8 (± 0.7)	4.4 (± 0.6)	-15.7 (± 0.1)	3.5 (± 0.1)	-6.6 (± 0.3)	3.0 (± 0.2)	-7.0 (± 0.2)	1.8 (± 0.3)
	DS	-21.6 (± 0.5)	5.9 (± 0.2)	-14.9 (± 0.1)	4.3 (± 0.2)	-6.7 (± 0.1)	4.1 (± 0.2)	-6.6 (± 0.3)	4.2 (± 0.9)
PAS	US	-22.8 (± 0.2)	6.3 (± 1.4)	-14.8 (± 0.2)	4.3 (± 0.2)	-3.6 (± 0.3)	1.8 (± 0.1)	-4.3 (± 0.2)	1.8 (± 0.3)
	CE	-20.8 (± 0.5)	5.7 (± 0.6)	-16.9 (± 0.9)	3.8 (± 0.3)	-5.5 (± 0.2)	3.1 (± 0.2)	-5.0 (± 0.2)	2.8 (± 0.4)
	DS	-21.2 (± 0.6)	10.2 (± 2.5)	-16.1 (± 0.4)	7.4 (± 0.3)	-5.9 (± 0.8)	4.1 (± 0.7)	-5.5 (± 0.5)	4.3 (± 0.5)
PLA	US	-21.0 (± 0.3)	5.1 (± 0.2)	-13.9 (± 0.2)	2.8 (± 0.1)				
	CE	-20.4 (± 0.3)	4.8 (± 0.3)	-14.1 (± 0.2)	3.4 (± 0.5)	-4.7 (± 0.2)	2.0 (± 0.2)	-5.2 (± 0.2)	1.3 (± 0.1)
	DS	-21.9 (± 0.4)	4.9 (± 0.3)	-13.9 (± 0.2)	3.9 (± 0.3)				
TEST	MNS	ns	DS > CE *	CE > **	DS > ***	ns	DS > ***	CE > US **	DS > *
	PAS	US > CE **	DS > ***	US > ***	DS > ***	US > CE**	DS > US **	US > **	DS > *
	PLA	ns	ns	ns	US < DS ***				

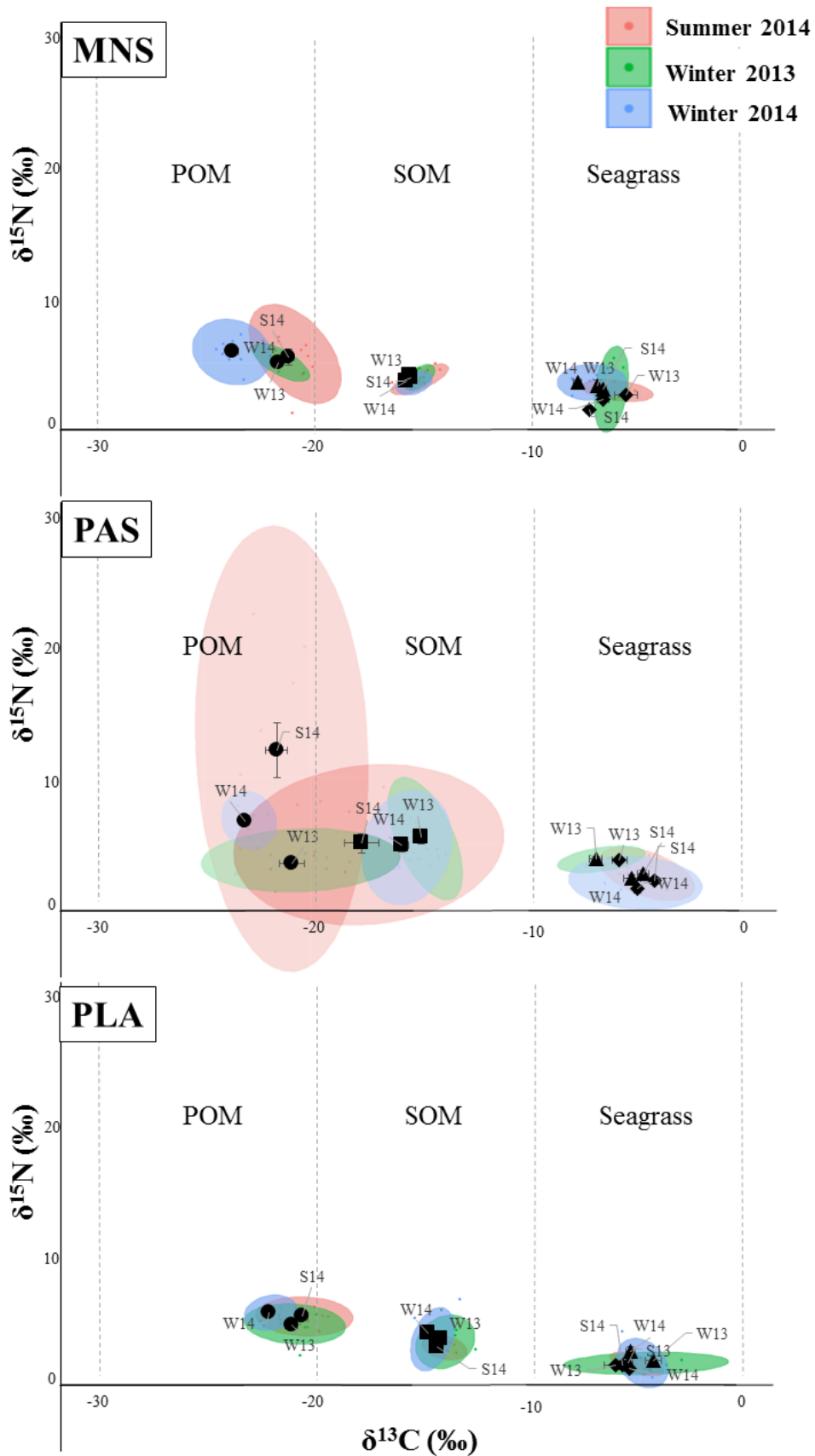


Figure 6.5. Seasonal variation of $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ for POM (circle), SOM (square) and seagrasses (AP = triangle and BP = diamond) on the three sampling sites (MNS; PAS and PLA). S14 = summer 2014; W14 = winter 2014 and W13 = winter 2013. (Confidence level of convex hull = 95 %)

3.1.2 Seasonal variability

POM and SOM at PAS site displayed the strongest seasonal variation, with higher values in summer than in winter (Fig. 6.5). POM was ^{15}N -enriched in summer ($12.1 \pm 2.1 \text{ ‰}$, $p < 0.001$) compared to winter and SOM was ^{13}C -enriched in winter compared to summer 2014 ($p < 0.05$). Stream POM was ^{15}N and ^{13}C -enriched in summer compared to winters ($p < 0.05$).

At the two others sites, POM and SOM seasonal variability was less marked. No seasonal variation was observed for POM $\delta^{15}\text{N}$ at MNS site. No seasonal variation was reported in SOM $\delta^{13}\text{C}$ at both MNS and PLA sites. Higher SOM $\delta^{15}\text{N}$ values were however measured at PLA site in winters ($p < 0.05$). POM was ^{13}C -depleted at the three sites in winter 2014 ($p < 0.01$ at PAS and $p < 0.001$ at MNS and PLA).

No seasonal difference was reported in seagrass above ground part $\delta^{15}\text{N}$ values at both MNS and PAS sites. At PLA site, $\delta^{15}\text{N}$ values were higher in winter than in summer ($p < 0.05$). Seasonal variation occurred with ^{13}C -enrichment of seagrass above- and below-ground part: summer values at PAS and MNS sites were higher ($p < 0.001$; $p < 0.05$ respectively).

4. Discussion

Most studies of single point source pollutions focus on a single or remote sites (Vizzini & Mazzola 2006). However, due to increasing urbanization and human pressure in coastal areas, pollution sources are often multiple and vary at fine spatial scales, which makes the assessment of environmental impacts difficult. In this study, fluxes of organic matter through water, sediments and seagrass (POM, SOM and *S. isoetifolium*) were evaluated in an anthropogenic setting using stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$, $\delta^{15}\text{N}$), across reef and seasons.

4.1 Spatial variation

Spatial patterns of POM and SOM isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) were remarkably similar but that of seagrass shows a different pattern. Kolasinski et al. (2011) have previously documented similar patterns between SOM and POM at the La Saline reef, Reunion Island. They described POM as originated primarily from SOM at the middle (PLA site) and the northern reef (PAS site for our study) and could explain an important benthic-pelagic coupling process. In our study, a spatial gradient of $\delta^{15}\text{N}$ enrichment on POM and SOM was evident between PLA, MNS and PAS sites, suggesting diverse sources of nitrogen. Higher values at PAS could be attributed to a contamination by stream POM. The ^{15}N enrichment can be ascribed to wastewater contamination (stream POM: -29.6 ‰ and 19.1 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively). Indeed, nitrogen derived from animal manure or human sewage is characterized by $\delta^{15}\text{N}$ values usually higher than 6 ‰ , depending whether ammonification and subsequent denitrification has occurred (Aravena et al. 1993, Aravena & Robertson 1998). Thus, PAS could be

characterized as eutrophicated site. However, PLA was also considered as an eutrophicated site (Cuet 1989, Kolasinski et al. 2011) but lower $\delta^{15}\text{N}$ values were found. This ^{15}N -depletion on POM and SOM values, could be ascribed to contamination from nitrogenous fertilizer produced from atmospheric N at PLA site (Kendall 1998). Nevertheless for POM $\delta^{15}\text{N}$ value, both PLA and MNS site were not significantly different from oceanic POM. This result could also suggest a contribution from oceanic nitrogen source. To confirm this hypothesis, organic carbon $\delta^{13}\text{C}$ measurement is useful when identifying source contributions of oceanic phytoplankton, detritus and terrestrial plants to water POM (Kendall et al. 2001, Wissel & Fry 2005). At PLA site, the ^{13}C -enrichment on POM and SOM values could indicated eutrophication, due to primary producer or benthic detritus (Kolasinski et al. 2016). Thus, our results enhance the eutrophized statue of PLA site. Despite open-ocean conditions at MNS site, POM $\delta^{13}\text{C}$ measurement differed from oceanic POM. Hydrodynamics conditions promote particles resuspension and higher contribution of autochthonous organic matter at this site, corresponding to increasing benthic-pelagic coupling. At PAS site, the high ^{13}C -depletion was typical of terrestrial inputs originated from terrestrial C_3 plants and soils (Boutton 1991, Hemminga & Mateo 1996, Riera & Richard 1996), as shown by stream C_3 plants (*Pistia stratiotes* and *Eichornia crassipes*) that were sampled during our survey ($\delta^{13}\text{C} = -30 \pm 0.2 \text{‰}$; $\delta^{15}\text{N} = 20 \pm 0.4 \text{‰}$). The enriched fresh water stream then drives the organic enrichment at PAS site, despite the presence of a sewage treatment plant. Both $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ measurements suggest a contribution from anthropogenic organic matter associated with terrestrial inputs at PAS site and confirm the eutrophic status at this site.

This benthic-pelagic coupling process was not so obvious in seagrass beds at reef scale. However, a same spatial pattern of isotopic composition was observed between seagrass beds and SOM when focusing on the center part of each seagrass (CE station at each site). Such homogeneity, could be caused by dead plant material (sedimentation of organic detritus), which seems to affect directly the SOM isotopic signature. Indeed, the seagrass leaves exportation contributes to the organic matter flux through the detritus compartment (Plus et al. 2003). Thus, seagrass may enter the food web through the SOM pathway after death and sedimentation. Results enhance a possible recycling process of organic matter within seagrass beds itself. These results make seagrass detritus as a major component in POM-SOM coupling on seagrass beds. Therefore, when considering the small scale pattern, at site level, sampling stations located upstream (US), at the center (CE) of the seagrass beds and downstream (DS) revealed variability on POM and SOM composition. At each site, SOM isotopic signature at DS station was ^{15}N -enriched. Higher $\delta^{15}\text{N}$ values located downstream at the edge of seagrass beds, could be attributed to higher benthic detritus contribution as seagrass dead parts or other primary producers (Kolasinski et al. 2016). Indeed, it has been suggested that the main transfer route of seagrass organic matter is the detrital pathway (Benner et al. 1988, Cebrián et al. 1997, Ziegler & Benner 1999).

An enrichment gradient has been also identified for seagrass isotopic signature (above and below ground) between stations at PAS site (Fig. 6.4). These results could involved an influence of eutrophicated conditions on seagrass nitrogen content. Wastewaters shows higher $\delta^{15}\text{N}$, owing to the

volatilization of ^{14}N -rich ammonia during the early stages of wastewater degradation (McClelland et al. 1997). These findings suggest that the input of land-derived DIN would elevate the $\delta^{15}\text{N}$ in seagrasses. Influence by wastewater was already described by McClelland & Valiela (1998) which demonstrated that $\delta^{15}\text{N}$ values from seagrass in estuaries near Waquoit Bay, Massachusetts, were correlated with nitrogen derived from local wastewater. However, MNS site show the most enriched value of $\delta^{15}\text{N}$ in whole part of seagrasses. No source of eutrophication was directly identified and relative homogenous isotopic conditions (POM and SOM) were attributed to chaotic hydrodynamic settings due to open ocean conditions. Furthermore, Cuvillier et al., (non-published data; chapter 5) have revealed nitrogen limitation for seagrass production at MNS site. Thus, other natural processes can alter the $\delta^{15}\text{N}$ values as well, by nutrient limitation and progressive denitrification of nitrogen supplied from an oceanic source (Peterson & Fry 1987). Denitrification leads to the loss of isotopically light ^{14}N from the nitrate pool, causing a ^{15}N -enriched condition. This is the case, in Tomales Bay (California) where isotopic analysis of *Zostera marina* displayed unusually enriched values ($>11\text{‰}$), with values increasing along a transect from the mouth of the bay towards the head of the bay (Fourqurean et al. 1997). Thus, nutrients will play a major role in nitrogen isotopic signature. In literature, the same impact of ocean settings was described, where $\delta^{15}\text{N}$ values of POM has been linearly related to the degree of ocean surface water nitrate utilization (Altabet & Francois 1994). In the same way, seagrass samples were ^{13}C -depleted attesting an influence of oceanic POM. However this influence on $\delta^{13}\text{C}$ signature can be minimized by productivity in this site ($1.4\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$; Cuvillier et al., non-published data; chapter 5). Indeed, Grice et al. (1996) suggest that productivity and carbon demand was positively correlated and could lead to increase the $^{13}\text{C}/^{12}\text{C}$ ratio with an asymptote close to $2\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{d}^{-1}$ for *S. isoetifolium*. Furthermore, higher below ground biomass was found at MNS for seagrasses ($430\text{ g}\cdot\text{m}^{-2}$; Cuvillier et al., non-published data, chapter 7) and might result from low nutrient condition (enhance exploitation of nutrient source). These morphological responses induce a potential increase of the lacunal area proportion per shoots to provide sufficient gaseous exchange of below ground production. Consequently, increase of internal CO_2 and internal recycling could cause less negative $\delta^{13}\text{C}$ (Grice et al., 1996). In opposite to MNS and PAS, PLA site showed natural transverse channels (DS) that could explain the homogeneous condition at this site, driving waters to the open ocean and conversely, depending on swell amplitude and tidal range (Mioche 1998, Cordier 2007). In our results, spatial variations does not appear to be random but occur with environmental conditions at each site. While a same isotopic signals in nitrogen between at PAS and MNS site, the processes which affect isotopic signatures of seagrass beds were different. As Yamamuro et al. (2003), results suggest that $\delta^{15}\text{N}$ in seagrass can be a good tool to monitor time-integrated decrease/increase of DIN concentrations, but our results point to the crucial need to sample other components to efficiently and correctly assess eutrophication state.

4.2 Seasonal variability

Our seasonal survey of isotopic composition did not reveal the same patterns in each site for all components. Seasonal pattern for POM, corresponded to a generalized ^{13}C -depletion in winter at both sites. These results were not consistent with the results of Kolasinski et al. (2011) who found a ^{13}C depletion in summer. Environmental conditions (swell, tide, rainfall) could have been different during sampling and have altered the isotopic signature of POM. During winter, Reunion Island was hit by strong austral swell that may have affected the isotopic condition within the reef. The ^{13}C -depletion observed in our study could be the result of a higher contribution from oceanic POM. At PAS site a strong ^{15}N enrichment was observed in summer. An increase of eutrophicated conditions could be the consequence of a rise of outflow and nutrient from the Ermitage stream (stream POM was ^{15}N -enriched in summer). Furthermore during austral summer, intense short bursts of orographic events can deliver terrestrial or anthropogenic material to the reefs. For example, a tropical Cyclone “Bejisa” (January 2014) hit the western coast of Reunion Island. Severe erosional impacts were reported, like marine flood (70.8m from the vegetation line) and introduced species were highly damage (Duvat et al. 2016). SOM at CE station (PAS site) was highly ^{13}C -depleted in summer 2014 ($-20.1 \pm 1 \text{ ‰}$), which might result from macrodetritus (*Casuarina equisetifolia*, human-planted coastal trees: $-29 \pm 0.2 \text{ ‰}$ and $2 \pm 0.4 \text{ ‰}$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively) accumulation trapped in seagrasses. This indirect human stress have caused large seagrass mortality (Cuvillier et al. 2016, chapter 4) firstly resulting from light deprivation, and secondly due to decomposition state and release of sulfide that could negatively alter seagrass productivity at PAS site (Holmer et al. 2009). Consequently, POM and SOM isotope signature at PAS site revealed a seasonality on eutrophication level at PAS site.

Surprisingly, the other sites were homogeneous between seasons in term of $\delta^{13}\text{C}$ for SOM. Sedimentary organic matter closed to seagrass is generally a complex mixture of various sources: terrestrial organic matter, microphytobenthos, macroalgae and seagrass detritus (Vizzini & Mazzola 2003). Homogeneous $\delta^{13}\text{C}$ values on seagrass above ground part at the both sites, could explain SOM results and enhance the strong link between SOM and seagrass.

On seagrass isotopic signature the two part were related (AP and BP), with the same isotopic pattern between seasons. This is consistent with another study that reported the same trend during enrichment condition for leaves and roots (Udy & Dennison 1997). Nevertheless, higher value in $\delta^{15}\text{N}$ in above than below ground parts were observed, with higher range at MNS site. Higher hydrodynamic condition at MNS site (Cuvillier et al., 2016, chapter 4) could tear off leaves (Patriquin 1975, Williams 1988, Larkum & West 1990). Hence, seagrass canopy at MNS would be represented by younger leaves compared to the other sites. The rate of N uptake in leaves was independent of leaf age, but N was translocated from old leaves to the youngest and most actively growing tissues resulting in higher N accumulation in these tissues (Borum et al. 1989, Collier et al. 2010). Authors demonstrated that the species *Zosterua marina*

translocates up to 90 % of its nitrogen out of old leaves into the new leaves. Thus, higher nitrogen content in seagrass leaves results from strong hydrodynamics conditions influencing age of the canopy.

A generalized ^{13}C -depletion in winter has been described for above ground part and may reflect oceanic POM input with austral swell. These results were contingent with POM results at MNS and PLA site. However some studies report that seagrass productivity is higher during summer (e. g. Govindasamy et al. 2013), and as presented below, involving lower $\delta^{13}\text{C}$. In our study, no ^{13}C -depletion was occurred in summer. Thus, results confirm an influence of oceanic carbon source on seagrass signature in winter at both MNS and PLA site. Moreover, the contingency between seasonal homogeneity on seagrass biomass (Cuvillier et al., 2016 non-published data , chapter 7) and carbon isotope results, involve that no seasonal variation on productivity occurred in seagrasses at both sites. However, a ^{13}C -enrichment on seagrass (AP and BP) was observed in summer at PAS site. This ^{13}C -enrichment could be the result of the increase on epiphyte loads observed in summer (Cuvillier et al., non-published data, chapter 7). Indeed, significantly higher $\delta^{13}\text{C}$ values displayed in shaded seagrass (Collier et al. 2010). Consequently, isotopic results revealed that no seasonal variation on seagrass productivity was observed at Reunion Island.

5. Conclusion

Isotopic signatures of POM, SOM and seagrass at Ermitage / La Saline fringing reef displayed spatial and seasonal variation that highlight eutrophic and oligotrophic conditions. Anthropogenic and oceanic influences were detected in organic matter sources and seagrass beds and attest from spatial variability at reef scale but also at very fine scale (e. g. pass of l'Ermitage). They have permitted to grasp an important benthic-pelagic coupling process between water, sediment and seagrass beds and supported results from Kolasinski et al (2011). Results give crucial element of the baseline isoscape that could characterize our three sites, differing in environmental conditions. This study have allow to established that isotopic analyze of low trophic level and at fine scale are crucial to better understanding of trophic processes.

Acknowledgements

We thank, **Henrich Bruggemann** for his help, his precious comments and ideas, and **Christian Hily** for comments. We thank, **Ethan Goddard** for his precious help and Stable Isotope Biogeochemistry Laboratory (University of South Florida – College of Marine Science). We thanks the *Conseil Régional (Ile de La Réunion)* for its funding (HERMARUN project).

LITERATURE CITED

- Altabet MA, Francois F (1994) Sedimentary nitrogen isotopic ratio as a recorder for surface ocean nitrate utilization. *Biogeochem Cycles* 8:103–116
- Aravena R, Evans ML, Cherry JA (1993) Stable Isotopes of Oxygen and Nitrogen in Source Identification of Nitrate from Septic Systems. *Ground Water* 31:180–186
- Aravena R, Robertson WD (1998) Use of Multiple Isotope Tracers to Evaluate Denitrification in Ground Water: Study of Nitrate from a Large-Flux Septic System Plume. *Ground Water* 36:975–982
- Bachelet G (2000) Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES J Mar Sci* 57:1495–1506
- Benner R, Lay J, K'Neas E, Hodson RE (1988) Carbon conversion efficiency for bacterial growth on lignocellulose: Implications for detritus-based food webs. *Limnol Oceanogr* 33:1514–1526
- Beukema JJ (1991) Changes in composition of bottom fauna of a tidal-flat area during a period of eutrophication. *Mar Biol* 111:293–301
- Borum J, Murray L, Michael Kemp W (1989) Aspects of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. *Aquat Bot* 35:289–300
- Bostrom C, Jackson E, Simenstad C (2006) Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:383–403
- Boutton TW (1991) Stable carbon isotope ratios of natural materials: II. Atmospheric, terrestrial, marine, and freshwater environments. *Carbon isotope techniques*
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72
- Cambridge ML, McComb AJ (1984) The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. *Aquat Bot* 20:229–243
- Cardoso P (2004) Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *J Exp Mar Bio Ecol* 302:233–248
- Cebrián J, Duarte CM, Marbà N, Enríquez S (1997) Magnitude and fate of the production of four co-occurring Western Mediterranean seagrass species. *Mar Ecol Prog Ser* 155:29–44
- Collier CJ, Prado P, Lavery PS (2010) Carbon and nitrogen translocation in response to shading of the seagrass *Posidonia sinuosa*. *Aquat Bot* 93:47–54
- Cordier E (2007) Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l'Ermitage / La Saline (La Réunion): processus physiques et flux sédimentaires. Thèse. Université de La Réunion
- Cordier E, Poizot E, Méar Y (2012) Swell impact on reef sedimentary processes: A case study of the La Reunion fringing reef. *Sedimentology* 59:2004–2023
- Costanza R, Groot R de, Sutton P, Ploeg S van der, Anderson SJ, Kubiszewski I, Farber S, Turner RK (2014) Changes in the global value of ecosystem services. *Glob Environ Chang* 26:152–158
- Cuet P (1989) Influence des résurgences d'eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). Thèse. Aix-Marseille 3
- Cuet P, Atkinson MJ, Blanchot J, Casareto BE, Cordier E, Falter J, Frouin P, Fujimura H, Pierret C, Susuki Y, Tourrand C (2011) CNP budgets of a coral-dominated fringing reef at La Réunion, France: Coupling of oceanic phosphate and groundwater nitrate. *Coral Reefs* 30:45–55
- Cuvillier A, Villeneuve N, Cordier E, Kolasinski J, Maurel L, Farnier N, Frouin P (2016) Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci*:In press

- Dawson T, Mambelli S, Plamboeck A, Templer P, Tu K (2002) Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:507–559
- Duvat VKE, Magnan AK, Etienne S, Salmon C, Pignon-Mussaud C (2016) Assessing the impacts of and resilience to Tropical Cyclone Bejisa, Reunion Island (Indian Ocean). *Nat Hazards* 83:601–640
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 40:503–537
- Fourqurean JW, Moore TO, Fry B, Hollibaugh JT (1997) Spatial and temporal variation in C:N:P ratios, $\delta^{15}\text{N}$, and $\delta^{13}\text{C}$ of eelgrass *Zostera marina* as indicators of ecosystem processes, Tomales Bay, California, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 157:147–157
- Fry B (2002) Conservative mixing of stable isotopes across estuarine salinity gradients: A conceptual framework for monitoring watershed influences on downstream fisheries production. *Estuaries* 25:264–271
- Fry B, Scalan RS, Parker PL (1977) Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. *Geochim Cosmochim Acta* 41:1875–1877
- Govindasamy C, Arulpriya M, Anantharaj K, Ruban P, Srinivasan R (2013) Seasonal variations in seagrass biomass and productivity in Palk Bay, Bay of Bengal, India. *5*:408–417
- Green EP, Short FT (2003) World atlas of seagrasses. Univ of California press
- Grice AM, Loneragan NR, Dennison WC (1996) Light intensity and the interactions between physiology, morphology and stable isotopes ratios in five species of seagrass. *J Exp Mar Bio Ecol* 195:91–110
- Heip C (1995) Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia* 41:113–136
- Hemminga MA, Mateo MA (1996) Stable carbon isotopes in seagrasses: Variability in ratios and use in ecological studies. *Mar Ecol Prog Ser* 140:285–298
- Holmer M, Pedersen O, Krause-Jensen D, Olesen B, Hedegård Petersen M, Schopmeyer S, Koch M, Lomstein BA, Jensen HS (2009) Sulfide intrusion in the tropical seagrasses *Thalassia testudinum* and *Syringodium filiforme*. *Estuar Coast Shelf Sci* 85:319–326
- Horrigan SG, Montoya JP, Nevins JL, McCarthy JJ (1990) Natural isotopic composition of dissolved inorganic nitrogen in the Chesapeake Bay. *Estuar Coast Shelf Sci* 30:393–410
- Join JL (1991) Caractérisation hydrogéologique du milieu volcanique insulaire. Le piton des neiges (Ile de La Réunion). Thèse. Univ Montpellier
- Jordan MJ, Nadelhoffer KJ, Fry B (1997) Nitrogen cycling in forest and grass ecosystems irrigated with N^{15} -enriched wastewater. *Ecol Appl* 7:864–881
- Kendall C (1998) Tracing Nitrogen Sources and Cycling in Catchments. *Isot Tracers Catchment Hydrol*:519–576
- Kendall C, Silva SR, Kelly VJ (2001) Carbon and nitrogen isotopic compositions of particulate organic matter in four large river systems across the United States. *Hydrol Process* 15:1301–1346
- Kneib RT, Stiven AE, Haines EB (1980) Stable carbon isotope ratios in *Fundulus heteroclitus* (L.) muscle tissue and gut contents from a North Carolina spartina marsh. *J Exp Mar Bio Ecol* 46:89–98
- Kolasinski J, Frouin P, Sallon A, Rogers K, Bruggemann HJ, Potier M (2009) Feeding ecology and ontogenetic dietary shift of yellowstripe goatfish *Mulloidichthys flavolineatus* (Mullidae) at Reunion Island, SW Indian ocean. *Mar Ecol Prog Ser* 386:181–195

- Kolasinski J, Nahon S, Rogers K, Chauvin A, Bigot L, Frouin P (2016) Stable isotopes reveal spatial variability in the trophic structure of a macro-benthic invertebrate community in a tropical coral reef. *Rapid Commun Mass Spectrom* 30:433–446
- Kolasinski J, Rogers K, Cuet P, Barry B, Frouin P (2011) Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: A stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar Ecol Prog Ser* 443:77–93
- Larkum AWD, West RJ (1990) Long-term changes of seagrass meadows in Botany Bay, Australia. *Aquat Bot* 37:55–70
- Lee KS, Dunton KH (1999) Inorganic nitrogen acquisition in the seagrass *Thalassia testudinum*: Development of a whole-plant nitrogen budget. *Limnol Oceanogr* 44:1204–1215
- Marion GS, Dunbar RB, Mucciarone DA, Kremer JN, Lansing JS, Arthawiguna A (2005) Coral skeletal $\delta^{15}\text{N}$ reveals isotopic traces of an agricultural revolution. *Mar Pollut Bull* 50:931–944
- McClelland JW, Valiela I (1998) Linking nitrogen in estuarine producers to land-derived sources. *Limnol Oceanogr* 43:557–585
- McClelland JW, Valiela I, Michener RH (1997) Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnol Oceanogr* 42:930–937
- McGranahan G (2007) The rising tide: assessing the risks of climate change and human settlements in low elevation coastal zones. *Environ Urban* 19:17–37
- McMahon KW, Hamady LL, Thorrold SR (2013) A review of ecogeochemistry approaches to estimating movements of marine animals. *Limnol Oceanogr* 58:697–714
- Mioche D (1998) Aspects du cycle de la matière sur les récifs frangeants de l'île de la Réunion (Océan Indien): signature des dégradations et mécanismes de l'eutrophisation. Thèse. University de La Réunion
- Moksnes PO, Gullström M, Tryman K, Baden S (2008) Trophic cascades in a temperate seagrass community. *Oikos* 117:763–777
- Naim O, Chabanet P, Done T, Tourrand C, Letourneur Y (2000) Regeneration of a reef flat ten years after the impact of the cyclone Firinga (Reunion , SW Indian ocean). New York
- Orth RJ, Carruthers TJB, Dennison WC, Duarte CM, Fourqurean JW, Heck KL, Hughes AR, Kendrick GA, Kenworthy WJ, Olyarnik S, Short FT, Waycott M, Williams SL (2006) A Global Crisis for Seagrass Ecosystems. *Bioscience* 56:987
- Patriquin DG (1975) “Migration” of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquat Bot* 1:163–189
- Pearson TH, Rosenberg R (1978) Macrobenthic succession in relation to organic enrichment and pollution of the marine environment. *Oceanogr Mar Biol Annu Rev* 16:229–311
- Peterson JB, Fry B (1987) Stable Isotopes in ecosystem studies. *18*:293–320
- Plus M, Chapelle A, Ménesguen A, Deslous-paoli J, Auby I (2003) Modelling seasonal dynamics of biomasses and nitrogen contents in a seagrass meadow (*Zostera noltii* Hornem .): application to the Thau lagoon (French Mediterranean coast) The Thau lagoon is one of the about thirty lagoons located on the French Mediterr. *161*:211–236
- Reise K, Herre E, Sturm M (1989) Historical changes in the benthos of the Wadden Sea around the island of Sylt in the North Sea. *Helgoländer Meeresuntersuchungen* 43:417–433
- Riera P, Richard P (1996) Isotopic Determination of Food Sources of *Crassostrea gigas* Along a Trophic Gradient in the Estuarine Bay of Marennes-Oléron. *Estuar Coast Shelf Sci* 42:347–360
- Scheffer M, Carpenter S, Foley J a, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–6

- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352
- Short FT, McRoy CP (1984) Nitrogen uptake by leaves and root of the seagrass *Zostera marina* L. *Bot Mar* xxvii:547–555
- Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23:17
- Tanner JE (2006) Landscape ecology of interactions between seagrass and mobile epifauna: The matrix matters. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:404–412
- Tedetti M, Cuet P, Guigue C, Goutx M (2011) Characterization of dissolved organic matter in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean) using multi-dimensional fluorescence spectroscopy. *Sci Total Environ* 409:2198–210
- Terrados J, Williams SL (1997) Leaf versus root nitrogen uptake by the surfgrass *Phyllospadix torreyi*. *Mar Ecol Prog Ser* 149:267–277
- Tewfik A, Rasmussen JB, McCann KS (2005) Anthropogenic enrichment alters a marine benthic food web. *Ecology* 86:2726–2736
- Thomas CJ, Cahoon LB (1993) Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 95:19–24
- Touchette BW, Burkholder JM (2000) Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *J Exp Mar Bio Ecol* 250:133–167
- Udy JW, Dennison WC (1997) Growth and physiological responses of three seagrass species to elevated sediment nutrients in Moreton Bay, Australia. *J Exp Mar Bio Ecol* 217:253–277
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 185:257–271
- Umezawa Y, Miyajima T, Yamamuro M, Kayanne H, Koike I (2002) Fine-scale mapping of land-derived nitrogen in coral reefs by $\delta^{15}\text{N}$ in macroalgae. *Limnol Oceanogr* 47:1405–1416
- Vitousek PM, Aber JD, Howarth RW, Likens GE, Matson PA, Schindler DW, Schlesinger WH, Tilman DG (1997) Human alteration of the global nitrogen cycle: sources and consequences. *Ecol Appl* 7:737–750
- Vizzini S, Mazzola A (2003) Seasonal variations in the stable carbon and nitrogen isotope ratios (C-13/C-12 and N-15/N-14) of primary producers and consumers in a western Mediterranean coastal lagoon. *Mar Biol* 142:1009–1018
- Vizzini S, Mazzola A (2006) Sources and transfer of organic matter in food webs of a Mediterranean coastal environment: Evidence for spatial variability. *Estuar Coast Shelf Sci* 66:459–467
- Vizzini S, Sarà G, Mateo MA, Mazzola A (2003) $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ variability in *Posidonia oceanica* associated with seasonality and plant fraction. *Aquat Bot* 76:195–202
- Williams SL (1988) Disturbance and recovery of a deep-water Caribbean seagrass bed. *Mar Ecol Prog Ser* 41:63–71
- Wissel B, Fry B (2005) Tracing Mississippi River influences in estuarine food webs of coastal Louisiana. *Oecologia* 144:659–672
- Yamamuro M, Kayanne H, Yamano H (2003) $\delta^{15}\text{N}$ of seagrass leaves for monitoring anthropogenic nutrient increases in coral reef ecosystems. *Mar Pollut Bull* 46:452–458
- Ziegler S, Benner R (1999) Dissolved organic carbon cycling in a subtropical seagrass-dominated lagoon. *Mar Ecol Prog Ser* 180:149–160

Zieman JC, Macko SA, Mills AL (1984) Role of seagrass and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bull Mar Sc* 35:380–392

PARTIE IV

Rôles trophiques des herbiers marins de La Réunion



Sommaire

CHAPITRE 7: Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions.....**145**

1. Introduction	147
2. Materials and Methods	149
2.1 Study sites.....	149
2.2 Sampling and sample processing.....	150
2.2.1 Sample collection	150
2.2.2 Isotope analysis	151
2.3 Data analysis.....	152
3. Results	153
3.1 Structure of seagrass beds	153
3.2 Structure of associated communities	154
3.2.1 Echinoderms	154
3.2.2 Fishes.....	155
3.3 Trophic network analysis	156
3.3.1 General pattern	156
3.3.2 SIA of food sources and consumers	157
3.3.2.1 Holothuria leucospilota	157
3.3.2.2 Fishes.....	158
4. Discussion.....	160
4.1 Echinoderm community	160
4.2 Fish community	163
5. Conclusion.....	166

CHAPITRE 8: Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions.....**173**

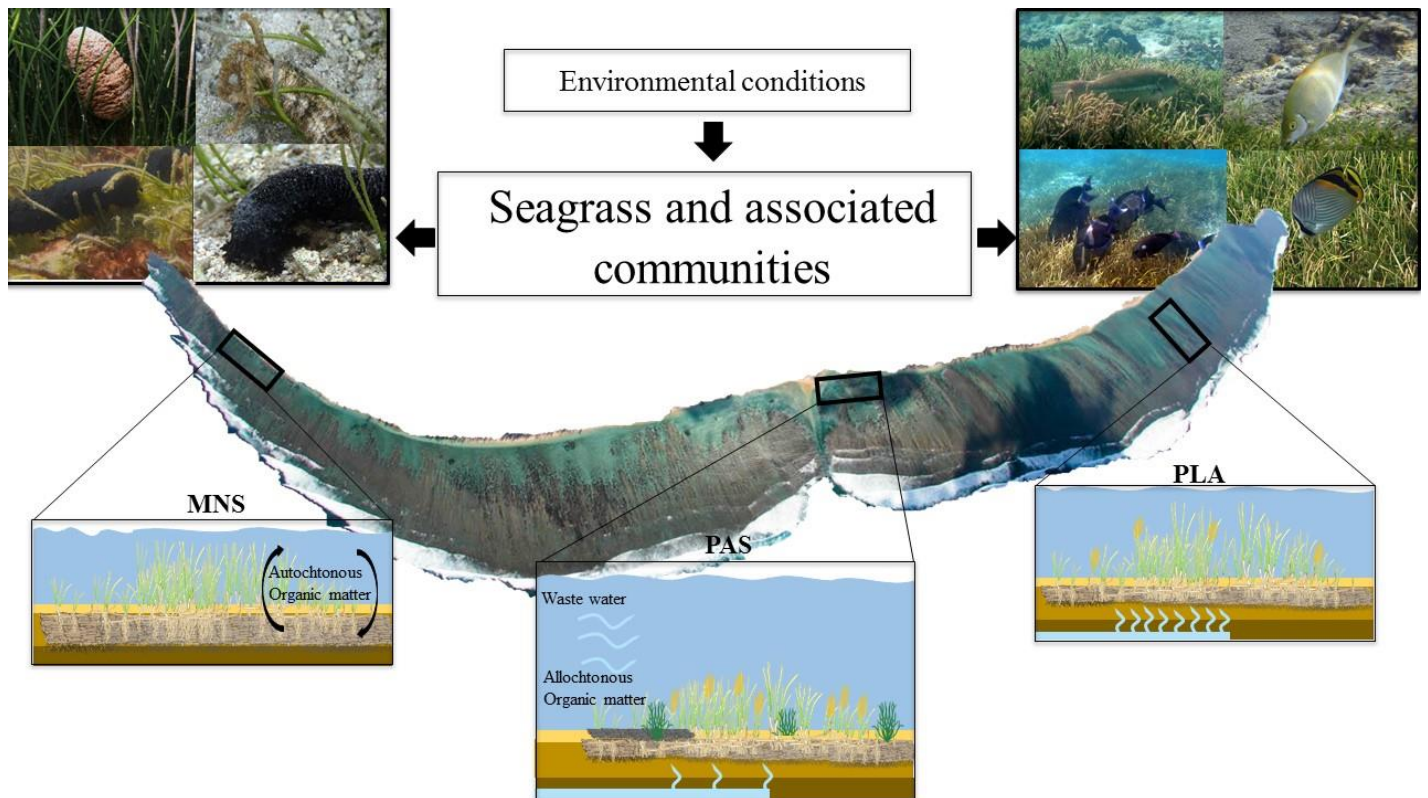
CHAPITRE 7

Trophic and structural roles of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) on fish and echinoderm communities under different environmental conditions

Alexis CUVILLIER¹, Henrich Bruggemann¹, Joanna Kolasinski¹, Pascale Cuet¹, Tévamie Rungassamy², Patrick Frouin¹

¹ Université de la Réunion, UMR 9220 Entropie, LABEX « Corail », 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, France

² GIP- Réserve Naturel Marine de La Réunion, 39 rue du Lagon, Dayot 1, 97434 La Saline Les Bains Ile de La Réunion



Abstract

This study compares the structure of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) and associated communities (echinoderms and herbivorous fish) at three sites, in various environmental conditions (oligotrophic and eutrophic) at Ermitage / La saline fringing reef, Reunion Island. Meadows structure strongly reflected the environmental conditions in each site. The eutrophicated and protected site had lower seagrass biomass and density with higher epiphytic biomass compared to the sea site more exposed to the ocean waves. The faunal community structure (echinoderms and herbivorous fishes) differed markedly between sites assigned to the complexity (canopy structure and fragmentation) of seagrass meadows.

- (1) Echinoderm community assemblage was structured by three species: *Holothuria leucospilota*, *Synapta maculata* and *Stichopus chloronotus*. *H.leucospilota* revealed higher density in the most exposed site (average of 2 ind.m⁻²). *S. maculata* benefited from organic particle trapped by epiphytes at the nutrient-enriched site. Stable isotope analysis has focused on *H.leucospilota* and displayed strong relationship with sedimentary organic matter from seagrass beds, in the most exposed site. Furthermore, a same isotopic pattern between *S. isoetifolium* and this sea-cucumber reflects driving environmental conditions.
- (2) Seagrass beds had a leading role on community structure of herbivorous fish. Seagrass ecosystem displayed a crucial role as feeding and nursery zone for fish “residents” (*Leptoscarus vaigiensis* and *Siganus sutor*) and “vagrants” reef fish (Acanthuridae, Chaetodontidae). Field and camera observations have revealed different feeding behaviours in seagrass ecosystem, as confirmed by stable isotope analysis of *L. vaigiensis*, which feeds on seagrass leaves including epiphytes and macro algae, while *S.sutor* and Acanthuridae feed on epiphytes and macroalgae only.

This study reveals an essential role of seagrass beds for these two communities. Differences in structure, suggest how environmental conditions may structure seagrass communities at the scale of a small fringing reef impacted by anthropogenic inputs and oceanic swells.

KEY WORDS: *Seagrasses; trophic; structure; communities; isotope; Indian Ocean*

1. Introduction

During the latter half of the 20th century, human activities in the coastal environments have increased dramatically worldwide and have been altering coastal ecosystems (Valiela et al. 1992, Nixon 1995, Howarth et al. 1996). Eutrophication caused by sewage discharge, land-clearing and agricultural fertilizers (Kolasinski et al. 2011) induces ecological changes, impacting the community structure of benthic plants and animals (Heip 1995, Grall & Chauvaud 2002, Tewfik et al. 2005) and may even lead to catastrophic phase shifts (Bachelet 2000, Scheffer et al. 2001, Cardoso 2004). However, ecological responses may depend on the local environmental regime through physical-biological coupling (Livingston 1984). Describing and understanding ecosystem structure and function under different environmental settings and nutrient loading is therefore essential for our predictive ability of how ecosystem health and services can be sustained (Thormar et al. 2016).

Seagrass beds are viewed as key ecosystems of shallow coastal environments (Short & Wyllie-Echeverria 1996). Seagrasses, the engineering species, achieve high primary production and form complex habitats that provide food and shelter to a diverse and abundant associated fauna (fish and invertebrates; Heck & Thoman 1981, Leber 1985, Bell & Westoby 1986, Heck et al. 1997, Duffy 2006). They also provide various ecosystem services, including carbon sequestration, nutrient binding and stabilization of coastal sediments (Moksnes et al. 2008, Gutiérrez et al. 2011). Due to their location near land, seagrass beds are however at a critical juncture (Tanner 2006, Bostrom et al. 2006). Seagrass ecosystems are sensitive to water quality changes, particularly to nutrient enrichment (Holmer et al. 2003). Eutrophication is a major cause of seagrass decline worldwide due to shading caused by turbidity, epiphyte algae or planktonic algal blooms (Cambridge & McComb 1984, Short & Wyllie-Echeverria 1996, Green & Short 2003, Burkholder et al. 2007). Furthermore, these bottom-up processes may act in concert with top-down forces, such as the overfishing of large predatory fish (Heck et al. 2000, Baden et al. 2012) or physical settings (waves, currents; Fonseca & Bell 1998) in altering ecosystem primary productivity and the structure of benthic communities (Unsworth et al. 2015). However, there is limited information on the subsequent response of the consumer food webs to such changes (Deegan et al. 2002) and the importance of these processes remains debatable. Recognizing the strength and direction of different trophic links in seagrass meadows may provide insight into the function and resilience of coastal ecosystems in general (Thormar et al. 2016). Thus, understanding how marine habitats function as trophic networks is a growing priority in coastal ecology (Berkström et al. 2013). However, understanding the trophic link within seagrass ecosystem can be complicated by the presence of additional primary producers such as living phytoplankton, epiphytic and epilithic algae, macroalgae (Fry, 1988; Kitting et al., 1984; Klumpp et al., 1992).

Studies of organic matter fluxes are based on physical and biogeochemical approaches (Atkinson & Bilger 1992, Clavier et al. 2008). The exchange of organic matter (OM) among coastal habitats occurs via animal movements and the waterborne transfer of dissolved (DOM) or particulate organic matter (POM) (Hyndes et al. 2013, Davis et al. 2015).

Since the late 1970s, analysis of carbon and nitrogen stable isotopes has been used to investigate the trophic ecology of aquatic ecosystems (Vizzini & Mazzola 2006). Organic matter fluxes between ecosystem components (water, sediment, plants, and animals at various trophic levels) can be unraveled using stable isotope analysis (Peterson & Fry 1987, Farquhar et al. 1989) and they have allowed to assess trophic structure and resource partitioning, ontogenetic shifts in consumer diets as well as assessing and monitoring ecosystem quality (Fry et al. 1977, Thomas & Cahoon 1993, McClelland et al. 1997, Umezawa et al. 2002). Stable isotope analysis provides ecological information across a range of spatial scales, i.e from cell to ecosystems and give a time-integrated measure of assimilated nitrogen and carbon (diet histories) rather than an instant value (Dawson et al. 2002). It is however important to link these approaches to communities analysis as the abundance and feeding behaviour of species and populations or trophic groups (e.g. grazers and filter-feeders) which can have a profound effect on nutrient fluxes and budgets (Frouin 2000, Kolasinski et al. 2016).

In Reunion Island, seagrass beds are monospecific (*Syringodium isoetifolium*) and scattered in the shallow back reef and inner reef flat zones of the MPA (*Réserve Nationale Marine de La Réunion*), which is impacted by land-derived sedimentation and nutrient inputs. In spite of their limited area (approximately 3 ha out of 230 ha of the Ermitage / La Saline reef) their contribution to coral reef functioning could be significant (e.g. biodiversity, nutrient uptake, trapping and stabilizing sediments) and justify targeted management by the MPA authorities. The purpose of this study was to understand the community structure in seagrass beds and the trophic linkages between primary producers and two communities of associated consumers (echinoderms and herbivorous fishes).

2. Materials and Methods

2.1 Study sites

Reunion Island is located in the southwestern Indian Ocean (21°07'S, 55°32'E), in 700 km East of Madagascar. Coral formations are limited to discontinuous fringing reefs along the western coast (Fig. 7.1). Short but intense orographic events occur during the summer rainy season (November to April) and can deliver terrestrial or anthropogenic material to the reefs on time scales of hours to days (Scopélitis et al. 2009).

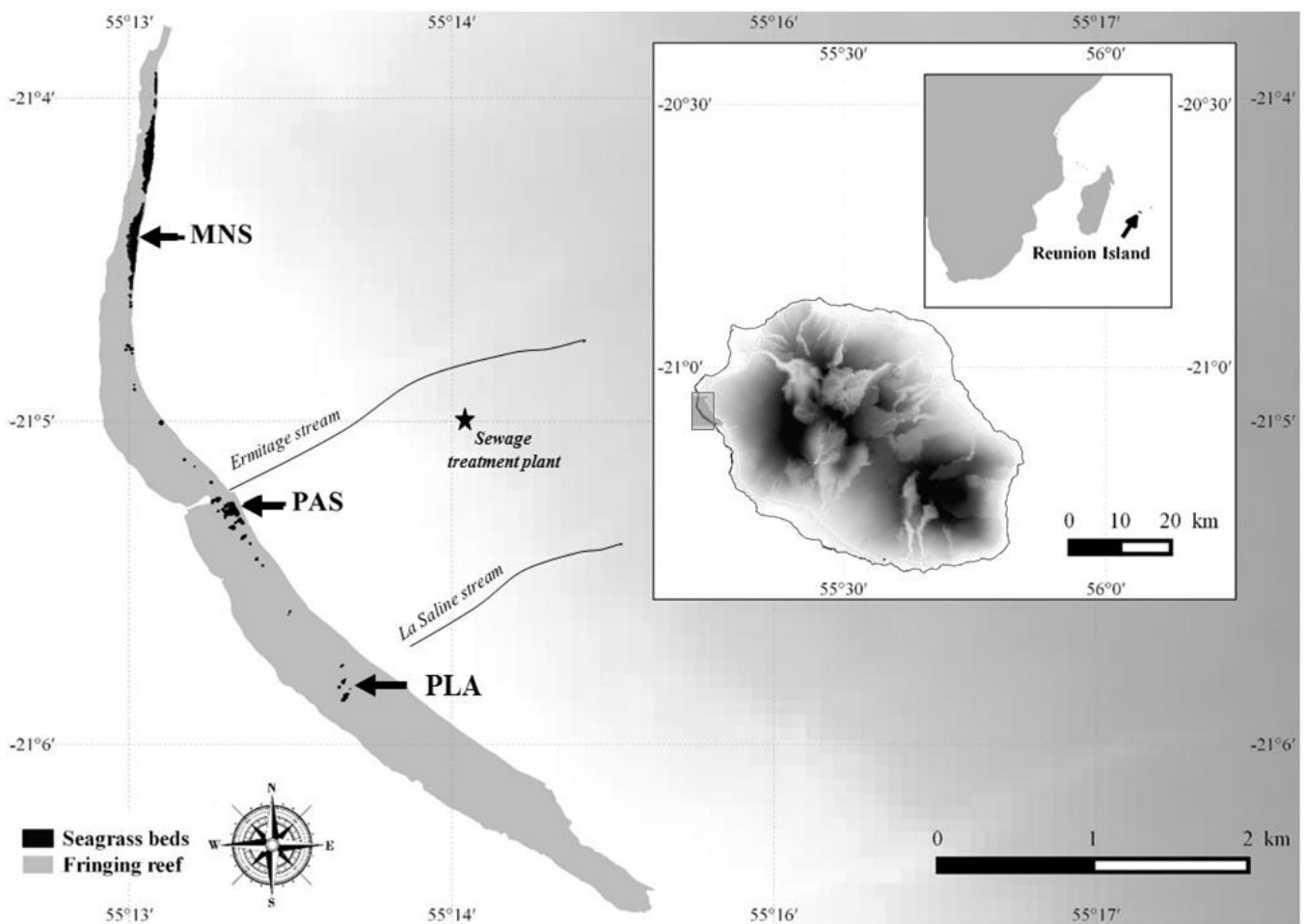


Figure 7.1. Location of Reunion Island and Ermitage / La Saline reef, study site (MNS = North side; PAS = Ermitage pass; PLA = Planch'Alizés)

This study focused on monospecific seagrass bed (*Syringodium isoetifolium*) communities located on the Ermitage / La Saline fringing reef, which forms the most extensive coral reef complex (8 km) of the island (Naim 1993; Fig. 7.1). The reef is connected to the ocean and split in two part by the pass of the Ermitage stream. Isotopic sampling was carried out at 3 sites from North to South: North side (MNS), Ermitage pass (PAS), and Planch'Alizé (PLA). All sites encompass two geomorphological zones: the back reef (BR) mainly consisting of detrital sediments and the inner reef flat (IF) with abundant corals

dominated by the *Acropora muricata* for PAS and PLA and by *Porites* spp. for MNS. At PAS and PLA the reef flat is widest and deepest (between 400 to 480 m width and 1.0 to 1.5 m depth) while MNS is located at the narrowest and shallowest part of the reef (180 m width and 0.5 m depth). Terrestrial runoff and groundwater seeps arrive at the PAS site with the Ermitage stream, while urban effluents from a sewage treatment plant commonly overflow into this water course. Furthermore, agriculture practices (sugarcane and market gardening production) has developed closed to the Ermitage stream at altitude between 400 and 800 m (Tedetti et al. 2011). PLA site is considered as eutrophicated by Cuet since 1989 due to nutrient-enriched groundwater. As far as we know, MNS site was not included in any studies and there is no ecological data available.

2.2 Sampling and sample processing

2.2.1 Sample collection

Seagrasses. Shoot density and biomass of *S. isoetifolium* were assessed by collecting above- and below-ground part (AB and BB respectively) using a cylinder (0.01 m²) in July 2013 and March 2014. At each site, three replicates, each composed of 5 cores, were collected haphazardly along three transect lines (20 m) placed in the seagrass beds (N = 9 at each site and sampling campaign). After removing epiphytes, the total number of shoots and dry weight (DW g) of each replicate were determined. Shoot diameter, length of leaves, and length of the vertical rhizome were determined from 10 sub-samples of each replicate (N = 90 by sites per campaign). After removing epiphytes and plants, dry mass (48 h at 60 °C) of each sub-sample were determined using precision balance (10⁻⁵ g). Epiphyte biomass was corrected for leaf surface area; diameter and length of *S. isoetifolium* leaves were measured and leaf surface area was determined by considering them as a cylinder. For isotope analysis, seagrasses were collected by hand, rinsed with deionized water and epiphytes removed and collected using a razor blade. Above-ground (leaves and sheaths) and below ground parts (rhizomes and roots) were separated, for a total of 275 samples.

Other primary producers. Macroalgae and cyanobacteria were sampled by hand when present at the station. Samples were rinsed with deionized water and epiphytes removed using a razor blade. A total of 210 samples composed by 12 species were analyzed.

Consumers. Echinoderm community (Echinoidea and Holothuroidea) was assessed by visual surveys of 15 transects (10 m x 2 m) positioned haphazardly within the seagrass beds at each site in January 2013 (summer), July 2013 (winter) and January 2014 (summer). Visual surveys of herbivorous fish community were conducted in February 2014 (summer) and July 2014 (winter) along 10 transects (20 x 4 m) haphazardly plotted in seagrass beds at each site. Fishes were identified to species level, counted and their size estimated by the same observer (AC). Visual transect surveys were randomly assessed at each site (10 transects by site per season). As fish community composition varies on daily (Unsworth, Wylie, et al. 2007), tidal (Unsworth, Bell, et al. 2007), and seasonal basis (Garwood et al. 2013), all transect were done from 10:00 am to 16:00 pm during high tide. Cameras (GoPro 3) were placed on

seagrass beds to complete visual observations and obtain qualitative data about feeding behavior without bias by human presence. For isotope analysis, five *Holothuria leucospilota* (HLE) were collected at each site and season (N = 45). A total of 40 fishes was sampled at PAS site, composed of *Leptoscarus vaigiensis* (N = 17), *Acanthurus nigrofuscus* (N = 6), *Ctenochateus striatus* (N = 3), *Naso unicornis* (N = 1) and *Siganus sutor* (N = 14). For each sample, total length and standard length and wet mass were determined. Due to small sample size, *N. unicornis*, *A. nigrofuscus* and *C. striatus* were grouped as ‘Acanthuridae’. Samples (HLE and fishes) were dissected to obtain muscle tissue samples for isotope analysis.

Organic matter. SOM and POM data were taken from Cuvillier et al. (2016b - submitted; - see chapter 5)

All isotope samples were stored at -20 °C and lyophilized during 48 hours. Seagrass, holothurian, macroalgal, and fish samples were ground to a fine and homogeneous powder using an automated grinder (Retsch Hann, Germany). SOM samples were ground by hand using a mortar and a pestle. All isotope samples were treated with 1 N HCl, rinsed three times with deionized water, dried (48 h at 50 °C) and ground before being weighed into tin capsules.

2.2.2 Isotope analysis

Data collection. Carbon and nitrogen content, and isotopic composition of samples were determined by an Elemental Analyzer (EA Carlo-Erba NA2500 Series II) coupled to a continuous flow Isotopic Ratio Mass Spectrometer (IRMS ThermoFinnigan Delta+XL) at the University of South Florida College of Marine Science, Paleoclimatology, Paleoceanography and Biogeochemistry Laboratory, in St. Petersburg, Florida. Carbon dioxide and nitrogen gases were separated on a gas chromatography (GC) column at 68 °C, and analyzed for isotopic abundance. The lower limit of quantification was 12 µg of C or N. Calibrating standards were NIST 8573 and NIST 8574 l-glutamic acid Standard Reference Materials. The ¹³C/¹²C and ¹⁵N/¹⁴N isotope compositions are expressed in conventional delta notation in per mil (‰) relative to the value of δ¹³C reported in Vienna Pee Dee Belemnite standard (VPDB) and δ¹⁵N in atmospheric air, according to the formula:

$$\delta X = [(R_{\text{sample}} - R_{\text{standard}}) / R_{\text{standard}}] \times 1000 \quad (1)$$

where X is ¹³C or ¹⁵N, and R is ¹³C/¹²C, ¹⁵N/¹⁴N of sample and standard.

We used laboratory standards suitable for the types of samples and their C and N contents, including spinach leaves (NIST 1570a) for primary producers and POM, bovine liver (NIST 1577b) for fish and Organics in Marine Sediment (NIST 1941b) for SOM. Reproducibility was better than 0.1 % and 0.3 % of absolute difference for ¹³C and ¹⁵N, respectively.

2.3 Data analysis

Statistical analyses were conducted using R (REF) and PRIMER-E v7 (Clarke & Gorley 2015) software. Spatial and seasonal variability on seagrass biometry and isotope data was investigated using analysis of variance. Assumptions of homogeneity and normality were assessed with Shapiro and Levene's tests respectively. When assumptions were not met, Kruskal-Wallis (1-way) was used. The Newman-Keuls post hoc test was used to identify homogeneous groups. Averages are presented with their standard error (SE). Fishes and echinoderms assemblages were investigated with n-MDS ordination (presence-absence transformation, Bray-Curtis similarity index), using ANOSIM and SIMPER routines available in PRIMER. For fish assemblage analysis, 10 transects by season and by site were used. To facilitate the analysis of echinoderm assemblages, of the 30 transects by site and season, 10 were pooled randomly into one to obtain three transects for each site and season. Diversity analysis was performed using the linear Hill's (1973) N_2 .

Reef food sources were clustered into homogeneous groups based on the similarity of their $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values ($N = 3$; Phillips and Gregg, 2003). For *Holothuria leucospilota* at each site, a three-sources isotope mixing model (Phillips & Gregg 2003) was then used to estimate the proportional contributions of sedimentary organic matter (1) within seagrass beds (SOM_SGR), (2) in sediments without seagrasses (SOM_REEF), and (3) seagrass leaves (SGR). For *Leptoscarus vaigiensis*, *Siganus sutor* and Acanthuridae (*Acanthurus nigrofuscus*, *Ctenochaetus striatus*, *Naso unicornis*) the three-source isotope mixing model was used with seagrass leaves, epiphytic algae and macroalgae. Trophic enrichment factors of 2.0 and 1.3‰ were used for $\delta^{15}\text{N}$ and $\delta^{13}\text{C}$ values, respectively. For $\delta^{15}\text{N}$, we used a trophic enrichment factor of 2.0‰ for reef macro-invertebrates, as a mean value between 1.6‰ estimated for coral reef echinoderms (Kolasinski et al. 2016) and 2.3‰ estimated by McCutchan Jr et al. (2003) for fishes. All analyses were done using R software with SIAR package (v.4.2; Parnell & Jackson 2015).

3. Results

3.1 Structure of seagrass beds

Above-ground biomass (AB) of *S. isoetifolium* showed spatial variability, with significantly higher values ($p < 0.01$; Fig. 7.2A) at site MNS compared to sites PAS and PLA, both in winter and in summer. AB did not significantly differ between PAS and PLA sites. While AB at both MNS and PLA site did not differ with season (Fig. 7.2A), PAS sites had higher AB in winter than in summer ($p < 0.01$).

Below ground biomass (BB) of *S. isoetifolium* also varied among sites, with lower values at PAS compared to MNS and PLA in winter ($p < 0.01$) only. For all sites combined, no seasonal effect on BB was observed (Fig. 7.2B).

Shoot density did not significantly vary among sites and between seasons (Fig 7.2C). Vertical length of rhizomes was significantly higher at MNS ($p < 0.001$) compared to sites PAS and PLA (Fig. 7.2D). Seasonal variability only occurred at PAS site with lower values in summer than in winter ($p < 0.01$). Canopy height (Fig. 7.2E) was significantly higher ($p < 0.01$) at MNS compared to PLA and PAS with no seasonal variability at any site. In winter, epiphyte biomass did not differ between sites (Fig. 7.2F), but in summer, PAS had significantly higher epiphyte biomass than MNS and PLA ($p < 0.001$) and epiphyte biomass at PLA was higher than at MNS ($p < 0.05$). Seasonal variation of epiphyte biomass was only observed only at PAS ($p < 0.001$) with higher mean value in summer.

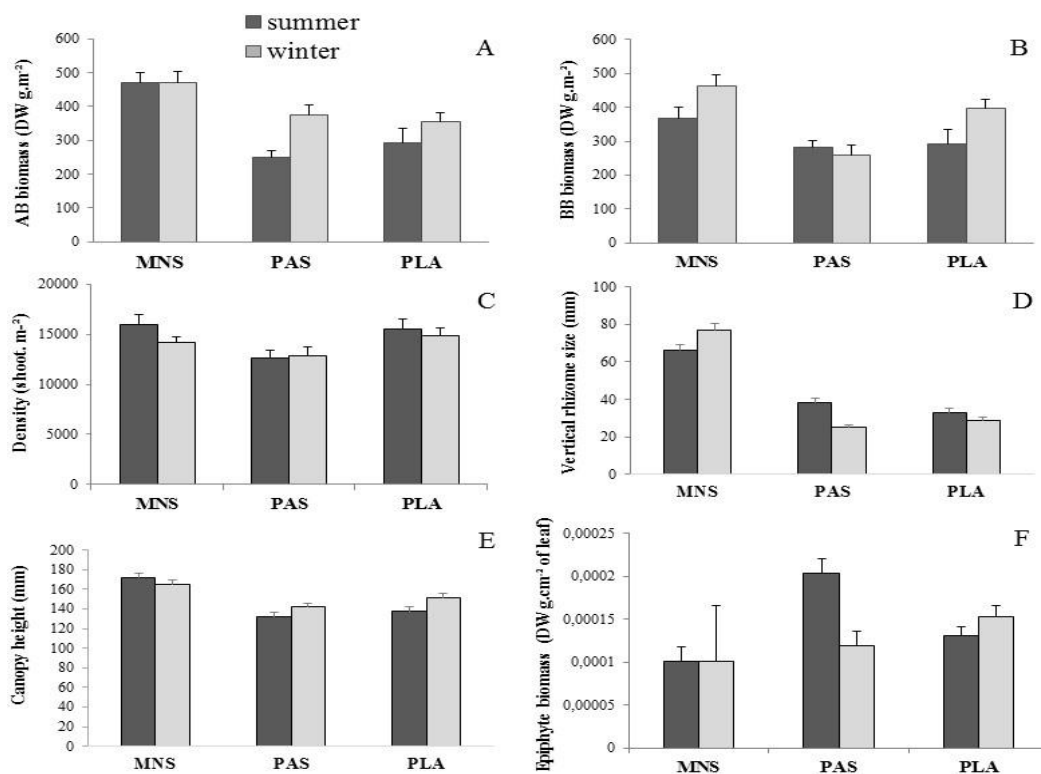


Figure 7.2. Mean biomass of above ground part (A) and below ground part (B), density (C), vertical rhizome size (D), Canopy height (E) and mean epiphyte biomass by surface of leaves (F) at the three sites (MNS, PAS and PLA) and two seasons (winter 2013 and summer 2014)

3.2 Structure of associated communities

3.2.1 Echinoderms

The echinoderm community was composed of 11 species (9 Holothuroidea and 2 Echinoidea; see Annex 2). All the species were observed at MNS site. *Holothuria fuscocinerea* and *Holothuria cinerascens* have not been found at PAS and PLA, while *Actinopyga mauritiana* was not at PLA. Holothurian species abundance varied among sites (Fig. 7.3; ANOSIM: $R = 0.9$, $p < 0.01$). SIMPER analyses confirmed the higher contribution by *H. leucospilota* (80%) at MNS site, *Stichopus chloronotus* and *Synapta maculata* at PAS site (24 and 49% respectively) and *S. maculata* (75%) at PLA site. MNS displayed difference between seasons (ANOSIM: $R = 0.9$, $p < 0.01$), with summer 2014 differing from the other seasons due to the occurrence of two species (*H. fuscocinerea* and *H. cinerascens* with 16 and 14% of contribution respectively). No seasonal effect on community structure was observed at PAS and PLA sites.

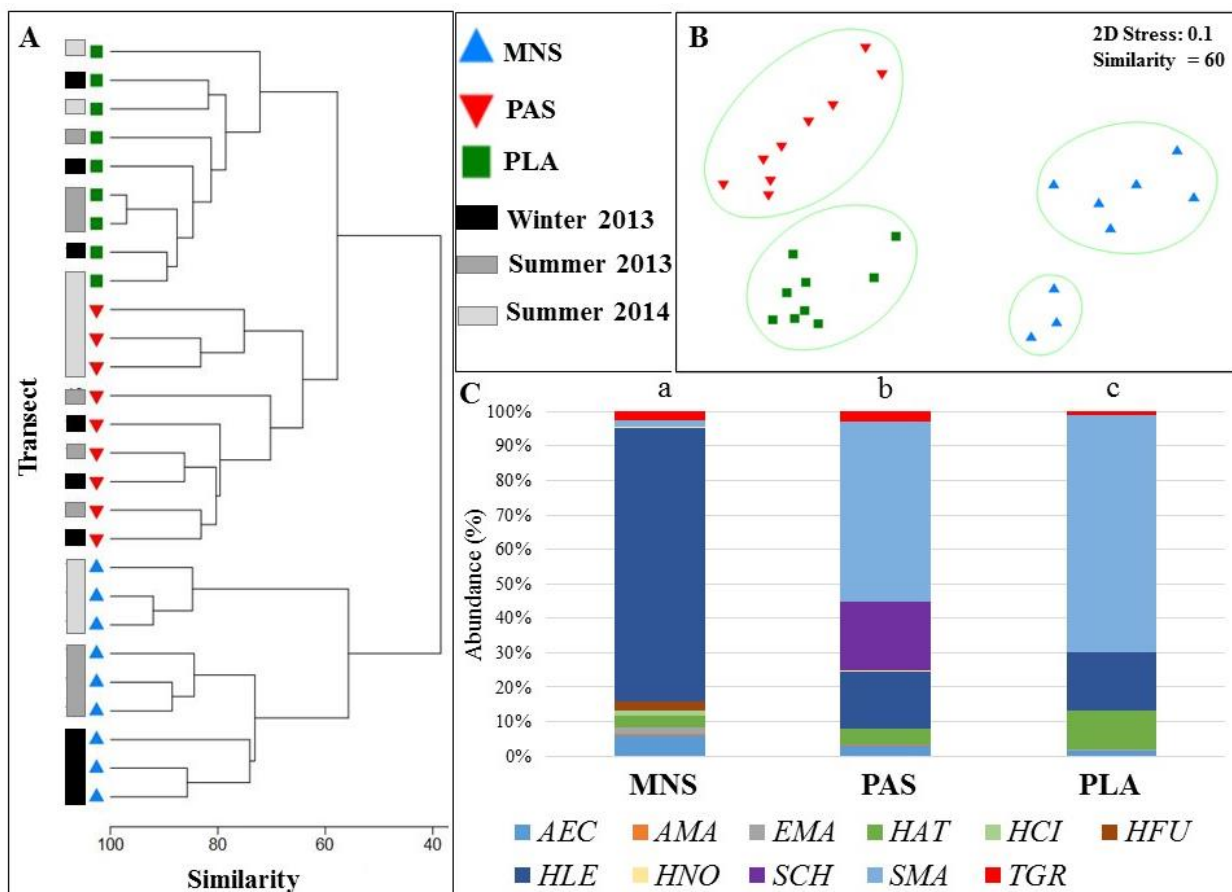


Figure 7.3. Analysis of the echinoderm community structure on the 3 sites (MNS, PAS and PLA). Result of cluster (A), non-metric multi-dimensional scaling analysis (B) with stress = 0.1 (N = 9 by site) and percentage of abundance (C) on 11 species (HAT *Holothuria atra*, HLE *Holothuria leucospilota*, AEC *Actinopyga echinites*, SMA *Synapta maculata*, SCH *Stichopus chloronotus*, HCI *Holothuria cinerascens*, HFU *Holothuria fuscocinerea*, HNO *Holothuria nobilis*, TGR *Tripneustes gratilla*, EMA *Echinometra mattei*, AMA *Actinopyga mauritiana*.). ANOSIM was performed on abundance data (statistical difference between groups a, b and c)

3.2.2 Fishes

In total, 24 fish species were observed feeding within seagrass beds (Annex 3). Results showed higher diversity at PLA site than PAS and MNS (N_2 -Hill = 8.6, 6.9 and 6.6 respectively). Field observations and videos enabled the differentiation of two consumer groups. The first group was composed of *L. vaigiensis* and *S. sutor*, species strongly associated to seagrass beds and considered as residents. The second group was composed of common reef fishes (7 Acanthuridae, 3 Scarinae, 5 Chaetodontidae, 1 Pomacentridae and 1 Mugillidae) that occasionally visit seagrass beds; they are designated as vagrants. Results presented in Figure 7.4 displayed differences between sites in winter (ANOSIM: $R = 0.9$; $p < 0.01$). These differences were driven at MNS site by *S. sutor* and *Acanthurus triostegus* (50 and 22% of contribution respectively), at PAS site by *S. sutor* and *L. vaigiensis* (55 and 21% of contribution respectively) and by *S. sutor*, *C. striatus* and *A. nigrofuscus* at PLA site (33, 21 and 20% of contribution). No difference was noticed between sites in summer. At all sites, seasonal effect was observed, driven by juvenile fishes (Acanthuridae, Siganidae and Scarinae).

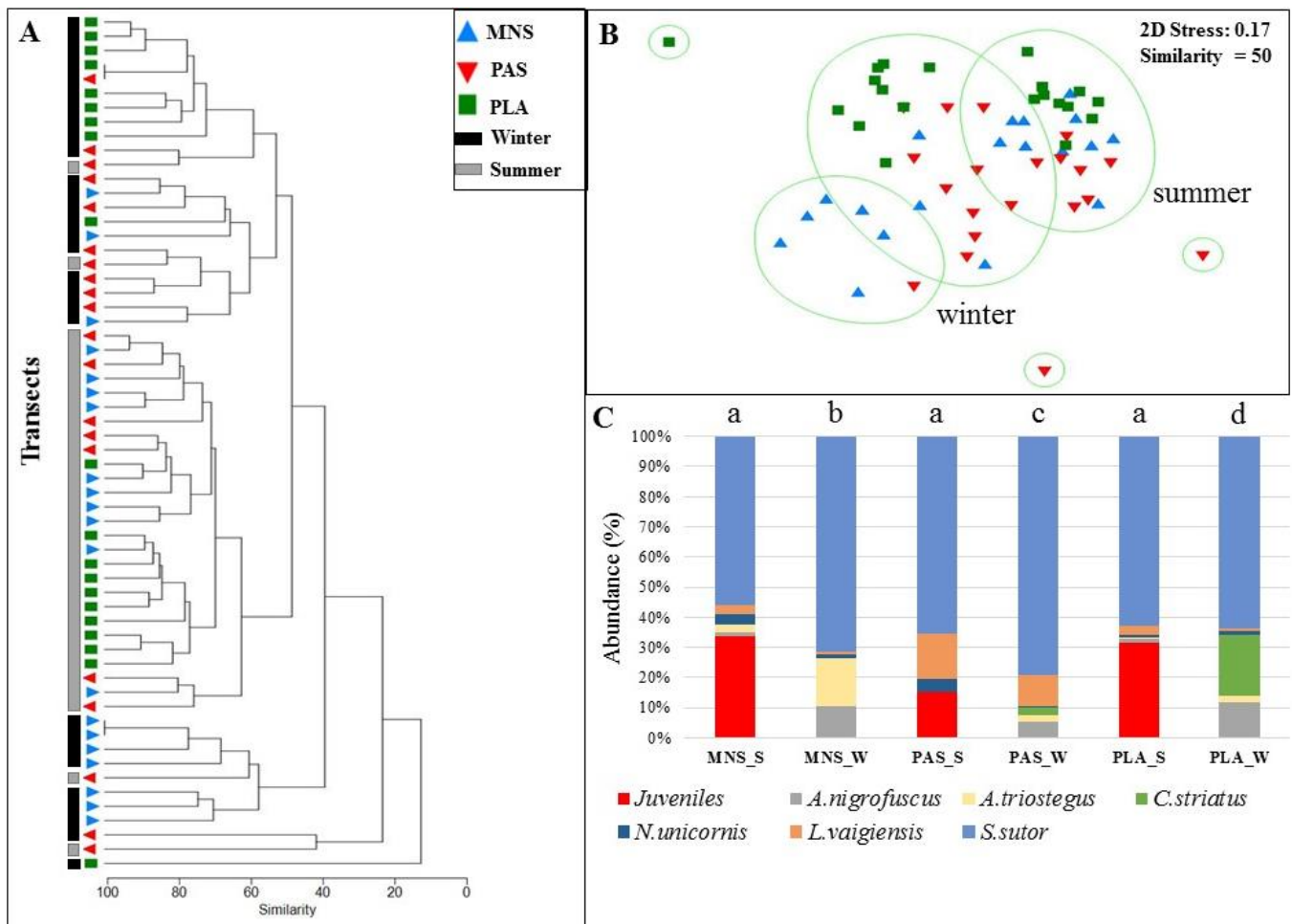


Figure 7.4. Analysis of the fish community structure at the study sites MNS, PAS and PLA. Result of cluster analysis (A), non-metric multi-dimensional scaling with overlay of clusters defined by 50 % similarity (B), and percentage of abundance (C). ANOSIM was performed on abundance data (statistical difference between groups a, b, c and d)

3.3 Trophic network analysis

3.3.1 General pattern

Considering the seagrass ecosystem at whole within the reef, isotopic results were illustrated in the Figure 7.5. $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values ranged from -24 to 2 ‰ and from 0 to 8 ‰ respectively, for all samples (Fig. 7.5). Primary producers (seagrass, algae and cyanobacteria) revealed wide range of isotopic signatures. Highest $\delta^{13}\text{C}$ values were displayed by seagrasses and lowest by Heterokontophyta. Highest value of $\delta^{15}\text{N}$ was represented by algae feeders and lowest by cyanobacteria. Reef POM (-21.1 ‰ and 5.9‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively) and SOM (-15.1 ‰ and 4.1 ‰ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ respectively) are represented by the average of the 3 sampled sites.

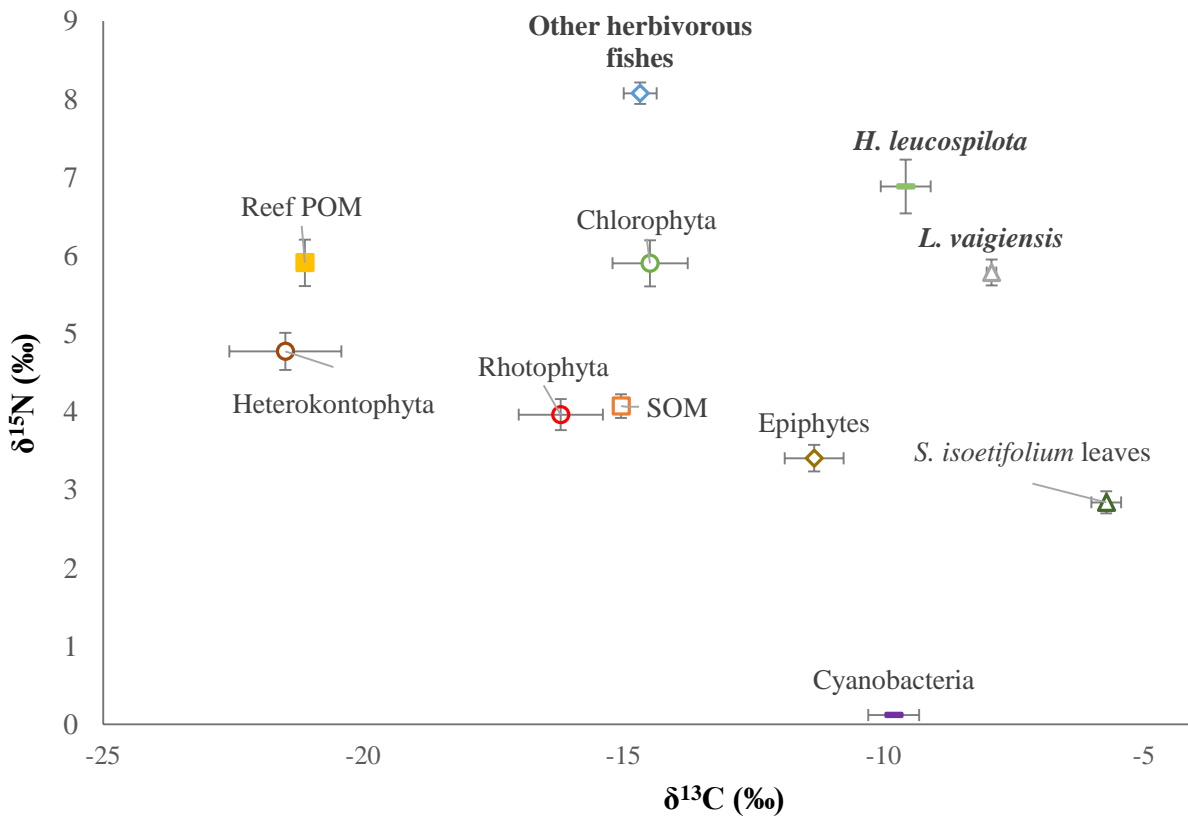


Figure 7.5. Mean $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ values (\pm SE) of the different primary producers and consumers in seagrass ecosystem

3.3.2 SIA of food sources and consumers

3.3.2.1 *Holothuria leucospilota*

POM, SOM, cyanobacteria, seagrass and *H. leucospilota* isotopic values revealed similar spatial patterns (Fig. 7.6) with samples from site PLA revealed lowest $\delta^{13}\text{C}$ values ($p < 0.001$ for *H. leucospilota* and SOM; $p < 0.01$ for POM, seagrass and cyanobacteria). For $\delta^{15}\text{N}$, *H. leucospilota* and seagrass leaves displayed the same pattern with lowest values at PLA site. At MNS, *H. leucospilota* samples were ^{15}N -enriched compared to samples from the other two sites ($p < 0.001$).

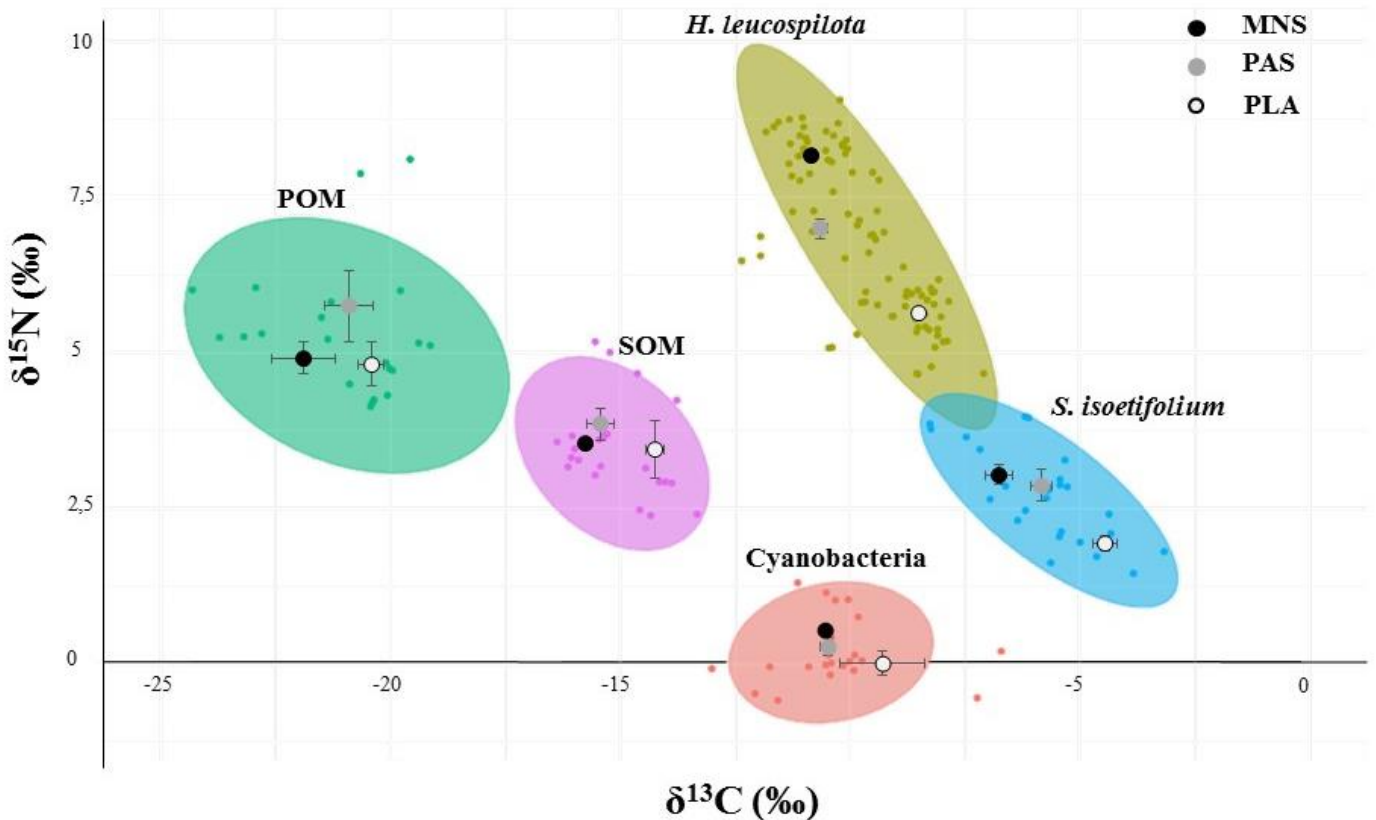


Figure 7.6. Spatial variability of seagrass beds ecosystem components SOM, POM, *S. isoetifolium* leaves, cyanobacteria and *H. leucospilota*. All data (plot and confidence level of convex hull = 95 %) and average (\pm SE) by site are represented

Mean percentage contribution of different food sources to *H. leucospilota* displayed differences between sites. Inferred consumption of seagrass leaves was very low at all sites. At MNS, a strong contribution of SOM originated from seagrass beds (80%) was evidenced. This contribution was also important at PLA (60%) but low at PAS (5%). At PAS, non seagrass bed SOM seemed to be the most important food source of *H. leucospilota*.

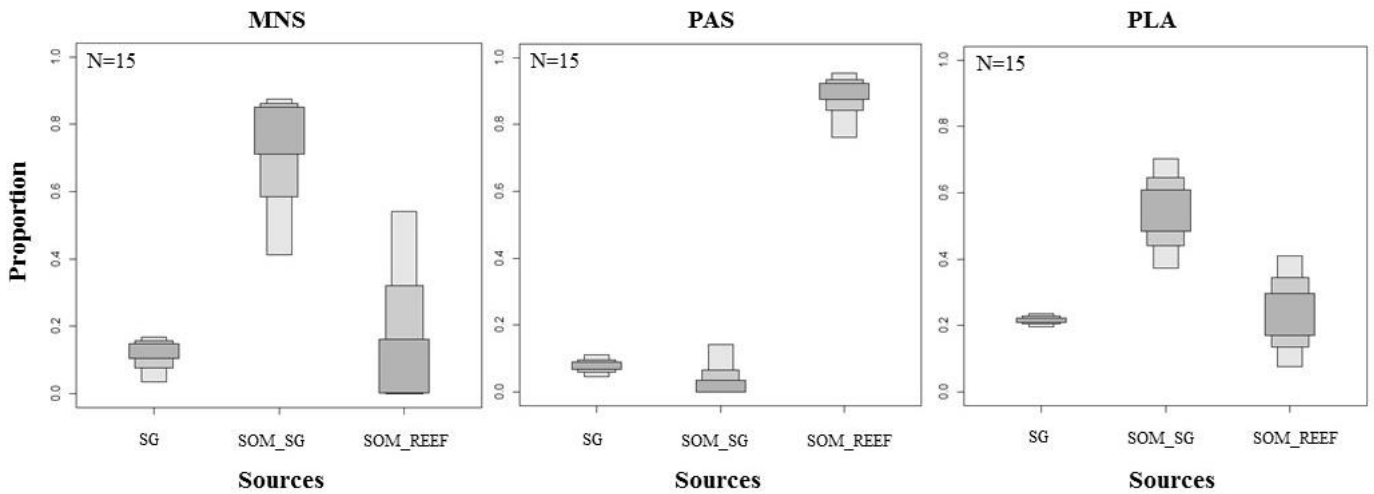


Figure 7.7. Plot of the three-sources mixing model applied at each site on *Holothuria leucospilota*

3.3.3.2 Fishes

Fishes and possible sources of consumption revealed wide range isotopic signals (Fig. 7.8). *L. vaigiensis* were more ^{13}C -enriched and ^{15}N -depleted than Acanthuridae (*Acanthurus nigrofuscus*, *C. striatus*, *N. unicornis*) and *S. sutor* ($p < 0.001$ for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$). No difference for $\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$ between *S. sutor* and Acanthuridae were observed.

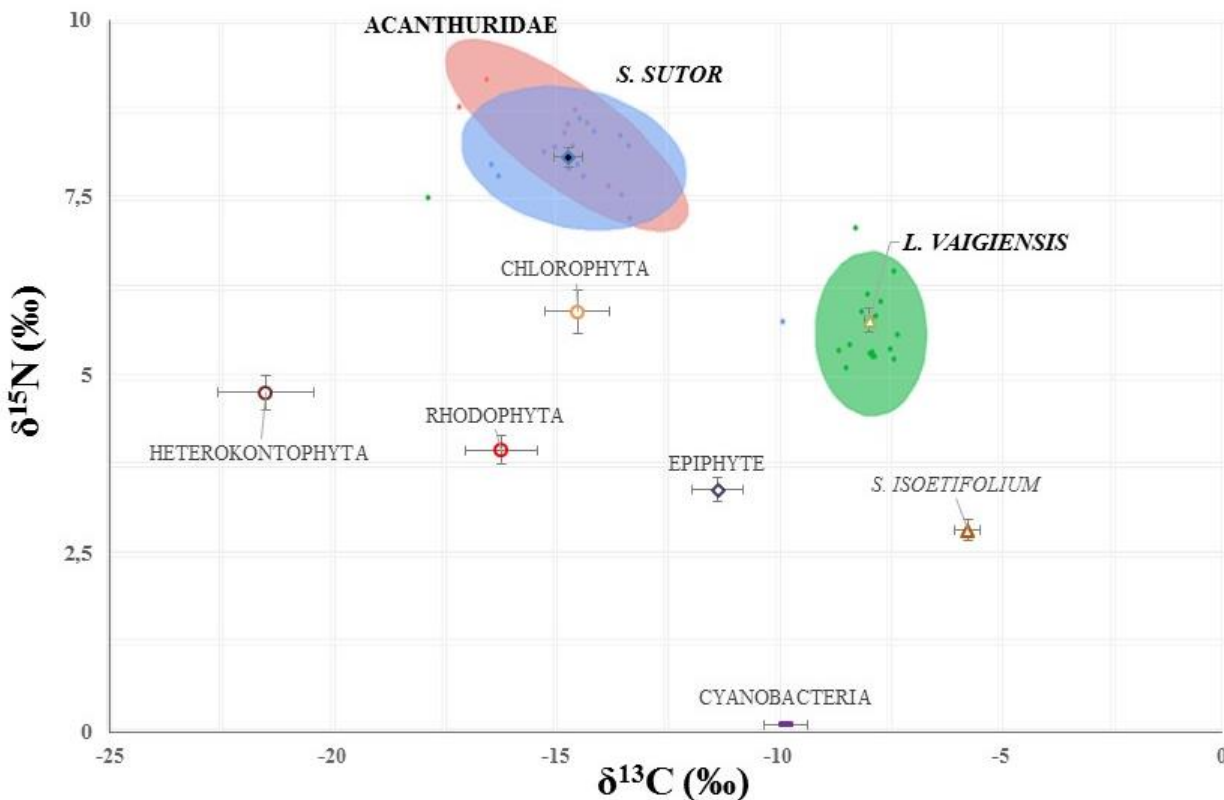


Figure 7.8. Stable isotope values ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) of fishes associated to *Syringodium isoetifolium* meadows: *Leptoscarus vaigiensis*, *Siganus sutor*, Acanthuridae (*Acanthurus nigrofuscus*, *Ctenochaetus striatus* 2, *Naso unicornis*) and other potential food sources: Heterokontophyta, Rhodophyta, Chlorophyta and epiphytes at PAS site. Convex hull confidence level = 95 %

Isotope mixing model revealed different proportional contributions of food sources (seagrass leaves, epiphytic community and macro algae) to *L.vaigiensis*, acanthuridae, *Siganus sutor* (Fig. 7.9). Acanthuridae and *S.sutor* showed the same pattern of contribution with a highest proportion of macroalgae (60% for both) than epiphyte (33% and 35% respectively) and seagrass leaves (7% and 5% respectively). A converse pattern was displayed for *L.vaigiensis* with higher seagrass leaf contribution (57%), followed by epiphyte (26%) and macroalgae (17%).

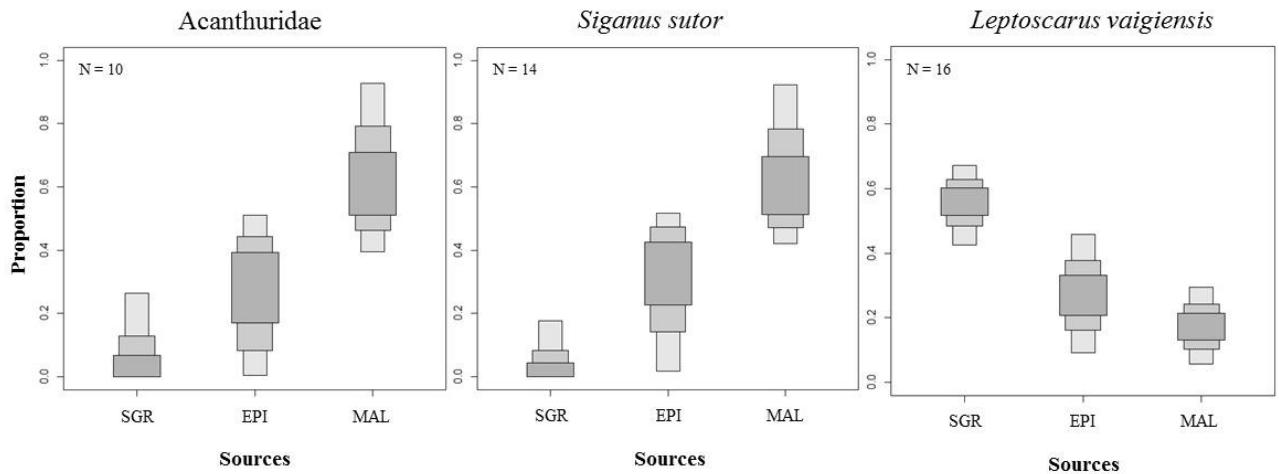


Figure 7.9. Plot of the three source mixing model at each site on Acanthuridae, *S.sutor* and *L.vaigiensis* (SGR = seagrasses leaves; EPI = epiphytes; MAL = macroalgae)

A focus on *L. vaigiensis* highlighted a strong relationship between size (standard length) and bodymass ($y = 25.8x + 269$; $R^2=0.96$; $p < 0.001$; Fig. 7.10).

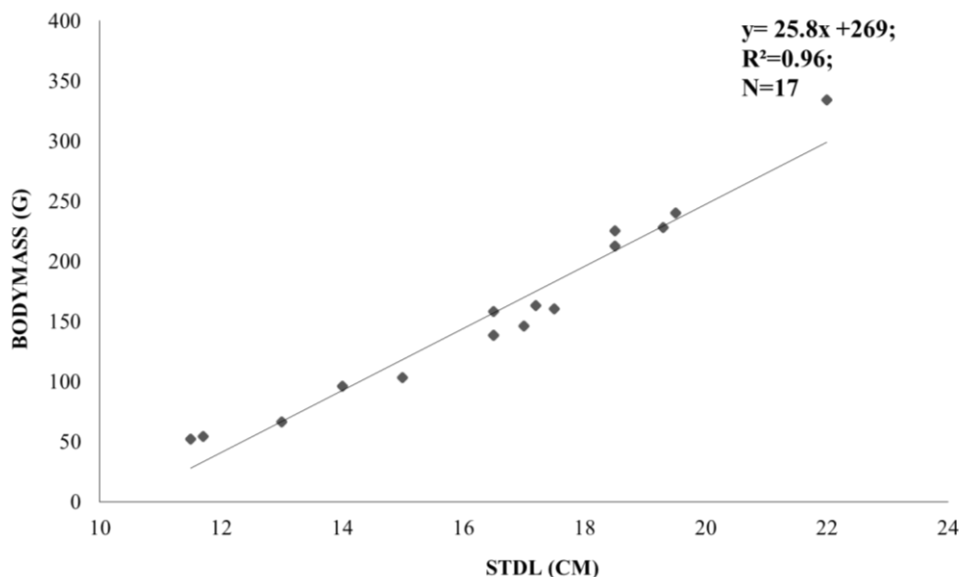


Figure 7.10. Relationship between standard length (STDL) and bodymass for *Leptoscarus vaigiensis*

4. Discussion

The community structure of echinoderms and fish associated with the seagrass beds was described and their isotopic signatures analysed to detect their trophic relationships with primary producers within the seagrass beds. The spatial and temporal variations in isotope signatures of the deposit-feeder species (*H. leucospilota*) enabled demonstrating the effects of nutrient loading on the seagrass bed food web.

Main results discussed in this study will be: (1) the presence of spatial variability in community assemblages associated to seagrasses; (2) the same spatial pattern for seagrasses and *H. leucospilota*; (3) The variability of food sources for *H. leucospilota*, and (4) the role of seagrass beds as feeding and nursery ground for herbivorous fishes

4.1 Echinoderm community

The echinoderm community displayed spatial variability. The major species were *H. leucospilota*, *S. maculata* and to lesser extent, *S. chloronotus*. Hutchinson (1959) posed the more specific question of what regulates species diversity. One of the most successful response suggested that diversity depends on variation in the intensity of competition, predation, and/or disturbance (Connell 1978, Prabhu et al. 2015). Other authors described the importance of environmental (water motion), habitat (e.g. seagrass or algal cover, complexity of rock surface) and anthropogenic (e.g. nutrient loads) factors structuring local species assemblages (Bloch & Klingbeil 2016). Thus, the species distribution reflects maximal differences in habitat requirements or environmental tolerance among species. In our study, higher densities of *S. maculata* observed at PAS and PLA sites ($< 0.05 \text{ ind.m}^{-2}$), and suggest that the morphology of *S. maculata* (long and very flexible) may be ill-adapted to the hydrodynamic conditions that prevail at the exposed MNS site. Some authors described hydrodynamic conditions as a major role on sea cucumber spatial distribution (Sloan & von Bodungen 1980) or sea urchins (Himmelman 1984, Prabhu et al. 2015). *S. maculata* was also observed feeding on *S. isoetifolium* leaves at PAS and PLA sites (Fig. 7.11), where seagrass epiphyte loads were higher (Fig. 7.2F). Thus, they might benefit from the organic matter trapped by epiphytic community: particles can bind onto seagrass leaves by adhesion to exopolymeric substances excreted by epiphytes (Hendriks et al. 2008). It is well known that eutrophication in seagrass ecosystems enhances epiphytes growth (Burkholder et al. 2007). Thus, the differences in exposure to nutrient loading among sites likely contributed to the observed differences in the echinoderm community assemblage.



Figure 7.11. *Synapta maculata* feeding from seagrass leaves

H. leucospilota reached the highest density (2 ind.m⁻²) at the exposed site (MNS), where they were found either within the seagrass beds or close to the outer edge of seagrass patches (Fig. 7.12). Aggregation behaviour of *H. leucospilota* has already been documented (Taddei 2006) and may favour high densities in seagrass beds where they probably benefit from sedimentary organic matter (Fig. 7.12). Retention of particles by seagrass canopies is usually attributed to the attenuation of water flow by the seagrasses, promoting sedimentation and reducing resuspension (Peterson et al. 2004, Koch et al. 2006, Hendriks et al. 2008). At MNS site, this effect could be enhanced by the high above-ground biomass and canopy height. As seagrass biomass and canopy height increase the effective benthic surface and provide a larger surface for sediment deposition, these factors probably enhance the trapping of sestonic particles on the seagrass leaves. Furthermore, the highest vertical lengths of rhizome observed at MNS site suggest high sediment mobility rates due to water flow, which tend to bury plants and promote vertical growth. Thus, environmental conditions drive the structural complexity of seagrass and associated echinoderm community. Nutrient conditions (oligotrophic versus eutrophic site) and water motion (protected versus exposed site) seem to promote species richness and specific behaviours for echinoderms living within seagrass beds, at Reunion Island.

Results could suggest an interspecific competition for food resources between *S. maculata* and *H. leucospilota*., as they seem to feed on the same organic sources. However, vertical distribution of the sources (substrate or epiphyte) and organic matter excess (Cuvillier et al. non-published data; chapter 5 and 6) within seagrass beds do not favour such hypothesis.

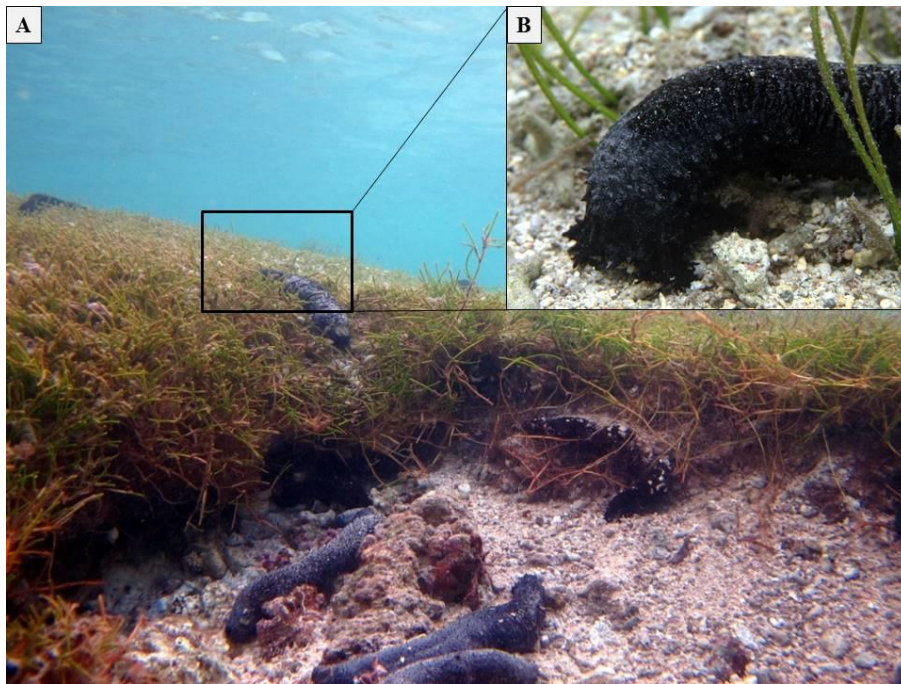


Figure 7.12. Aggregation and feeding behavior of *Holothuria leucospilota* within seagrass beds (MNS site)

Stable isotope analyses were used to identify *H. leucospilota*'s food sources and trophic linkages with the seagrass ecosystem (Hoshika et al. 2006, Kharlamenko et al. 2011). The contribution of different food sources (sediment organic matter within and without seagrass beds, and seagrass leaves) favors the hypothesis of trophic coupling between seagrass beds and *H. leucospilota* but with no consumption of seagrass leaves at MNS site. An earlier study at this site indicated that *H. leucospilota* feeds on biofilm at the surface of sediment and cannot directly ingest dead seagrass parts (Taddei 2006). The fibrous components make fresh seagrass material resistant to physical maceration as well as digestion, and the leaves also contain a variety of chemicals that may deter herbivory (Zapata & Mcmillan 1979).

Due to strong hydrodynamics conditions at MNS site, an important (but undetermined) proportion of *S. isoetifolium* leaves is shredded and could be directly trapped by the seagrass canopy. Microorganisms with the enzymatic capacity to degrade refractory organic matter may have a major role of detritus formation, converting a portion of the substrate to microbial protoplasm while mineralizing another large fraction (Zieman et al. 1984). However at PAS site, results displayed an important role of SOM not derived from seagrasses. Reduced flow velocity and depositions of fine particles around seagrass beds as well as nutrients loads may indeed facilitate the development of benthic microalgae (diatoms) and cyanobacteria (Paterson & Black 1999, Herman et al. 2001, Widdows et al. 2008) at PAS site. The microbiota may incorporate inorganic nitrogen from the surrounding medium into their cells in addition to the substrate nitrogen, thereby enriching the detrital complex with proteins and other soluble nitrogen (Zieman et al. 1984). The analysis of the deposited matter and microbiota within and around seagrass beds is however lacking and further analyses are required.

Interestingly, isotopic signatures revealed a same spatial pattern between seagrass and *H. leucospilota*. An enrichment gradient in $\delta^{15}\text{N}$ values was observed between PLA, MNS and PAS sites, suggesting different sources of nitrogen. The ^{15}N -enrichment at PAS site can be associated to terrestrial effluents (generated from human or animal wastes) and the high ^{13}C -depletion to terrestrial inputs (C_3 plants and soils), while other processes (denitrification, recycling) lead ^{15}N -enriched condition at MNS site (Cuvillier et al., non-published data; chapter 6).

The ^{15}N -depleted signatures at PLA site suggest contamination by nitrogenous fertilizer produced from atmospheric nitrogen (Kolasinski et al. 2016). The same isotopic pattern found in *H. leucospilota* demonstrates eutrophication effects at higher trophic levels. Similar results have been found at the coast of New Jersey, where sewage sludge had been dumped for over 6 years: the $\delta^{15}\text{N}$ isotopic signatures from surface deposit-feeding urchins (*Echinus affinus*) and sea cucumbers (*Benthodytes sanguinolenta*) were lighter than those from an upstream reference site (Van Dover et al. 1992). Therefore, it is evident that sewage inputs do become incorporated into marine food webs. However, *H. leucospilota* individuals from the sewage-impacted site (PAS) have shown same isotopic signatures from those collected at the exposed site (MNS). These results suggest that $\delta^{15}\text{N}$ quantification in deposit-feeders could be a good tool to assess nutrient loads, but also attest to the crucial step in understanding processes that affect lower trophic levels (Cuvillier et al., non-published data; chapter 5).

4.2 Fish community

Within the tropical seascape, commonly configured as a seagrass–coral reef continuum, the abundance and distribution of fish are affected by different factors at different scales (Pittman et al. 2004, Dorenbosch et al. 2007, Gullström et al. 2011). While a higher complexity of the seagrass seascape pattern described at MNS site (Cuvillier et al. 2016; chapter 4) the diversity on herbivorous fishes was lower. However, it is well documented that fragmentation or patch sizes are known to affect the fish community structure with higher diversity in fragmented seagrass meadows (Turner et al. 1999, Macreadie et al. 2009). Moreover, at finer scales, the structural complexity of seagrass canopy has been suggested to be of influential importance (Bell & Westoby 1986, Connolly 1994, Gullström et al. 2011) in determining habitat selection (shelter, food source) by fish at each of their life stage (Ambo-Rappe et al. 2013). These findings were also observed in other habitats where authors described that complexity promoted higher species richness (Gratwicke & Speight, 2005), diversity (Webster, Rowden & Attrill, 1998) and abundance (Fredriksen et al. 2010). What may seem paradoxical in the results, could be explained particular components of the seagrass beds. At PAS and PLA sites a wider range of primary producer was observed, with higher epiphyte and macroalgae loads. Those may be due to the various environmental conditions (water motion at MNS, chapter 3; eutrophication at PAS and PLA site). It is known that herbivorous population may increase their abundance under nutrient enriched conditions due to the better availability of the food supply (e.g. Jaschinski & Sommer 2011). Thus, eutrophication

enhance algae loads (Burkholder et al. 2007), diversity of sources (primary producer) within seagrass beds and consequently diversity of consumers. Furthermore, It is well know that connectivity between tropical shallow water habitats influences many fish and crustacean assemblages (Nagelkerken 2000, Unsworth et al. 2008). However, most studies on tropical marine habitat connectivity have focused on coral reefs (Nagelkerken et al. 2001, Nakamura & Sano 2004), with the impact of habitat connectivity on seagrass fish assemblages still poorly understood. Results suggest that proximity to coral reef and higher diversity in primary producer (sources) induced by eutrophication influences significantly the spatial pattern of herbivorous fishes.

Interestingly, at summer, no difference on community was detected between sites. This result was a consequence of a major recruitment of juvenile fishes (Scarinae, Siganidae and Acanthuridae but also *L. vaigiensis*) during the austral summer 2014 within seagrass beds. Although their function as nurseries is debatable (Beck et al. 2001, Heck et al. 2003), seagrass systems have long been known to provide juvenile fish with food and shelter (e.g. Lugendo et al. 2006, Unsworth et al. 2007), and they typically harbour greater densities and biomasses of fish than adjacent unvegetated benthic habitats (Pollard 1984). The role of shelter is an important factor controlling fish distribution in shallow water seagrass beds (Bell & Westoby 1986) , as the reduced predation risk for juveniles or others small fishes and may encourage fish species to move into seagrass habitats to feed (Unsworth, Wylie, et al. 2007).

Field observations have allowed to identify two trophic groups of herbivorous within seagrass beds. First group was composed by “resident” species (all sizes of *L. vaigiensis* and *S. sutor* juveniles) which are strictly associated to the seagrass ecosystem. These two species were observed feeding and sleeping hidden among seagrass leaves (Fig 7.13). The second group named “vagrants” were found within seagrasses as well as coral reef (Tessier et al. 2008). However isotopic analysis has revealed an overlapping of convex hull for Acanthuridae and *S. sutor* and suggested a same trophic niche within seagrass ecosystem (Fig. 7.8). The relative contribution of the different food sources (seagrass leaves, macroalgae and epiphyte) has supported these observations. Results on *S. sutor* and Acanthuridae suggested higher contribution of macro-algae then epiphytes and seagrasses. These findings are consistent with the diet of *S. sutor* described by (Lugendo et al. 2006): these authors have observed stable isotope signatures and gut contents indicating various types of macroalgae as a potential food source for *S. sutor*. Thus, *S.sutor* seems to spend a stage-life within seagrasses (juveniles) and use epiphyte and macroalgae as major food sources. Stable isotope signatures confirm the feeding behaviour observed for Acanthuridae. These species benefit from the other primary producer growing within seagrass beds.

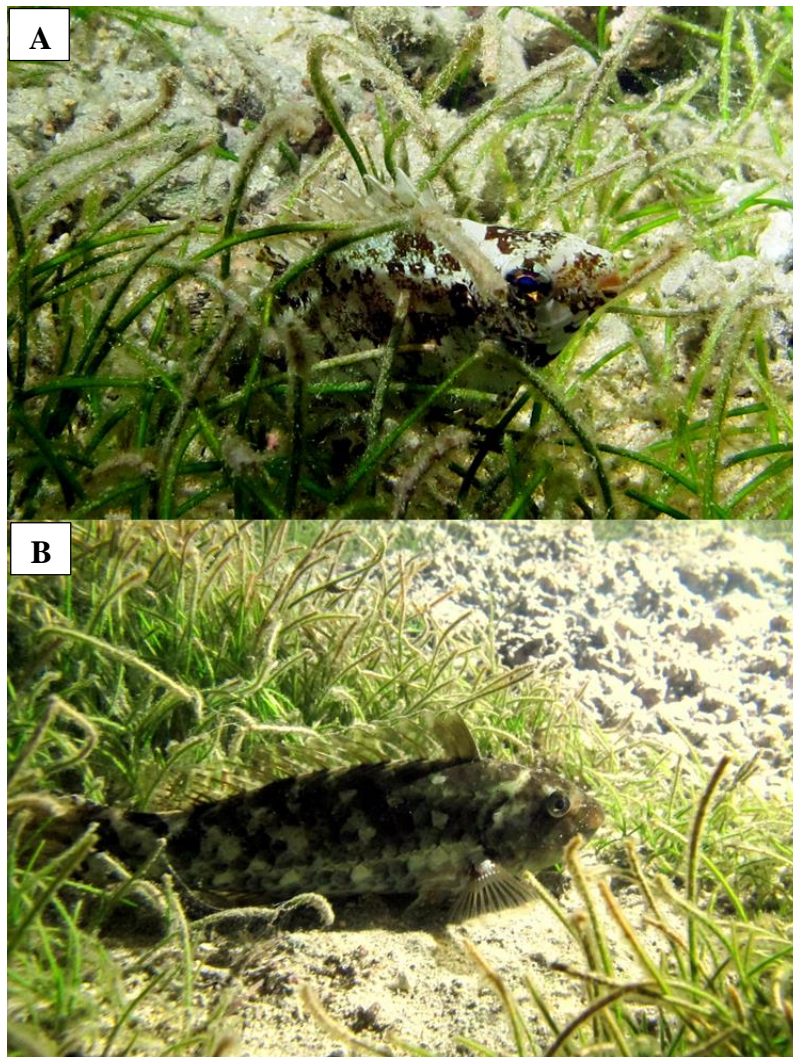


Figure 7.13. Illustrations of *S. sutor* (post-adult; A) and *L. vaigiensis* (B) within seagrass (PAS site) at night

L. vaigiensis revealed a converse pattern. Despite, a feeding behavior specialised on seagrass leaves, *L. vaigiensis* is bigger than the other species with larger mouth which possibly cannot select precisely their food (seagrass leaves with epiphyte). We concluded that *L. vaigiensis* feeds on seagrass leaves and benefits from the nutritional source of epiphytes. *L. vaigiensis* has been found to associate with drifting algae in parts of its life cycle (Ohta & Tachihara 2004), but it is mostly found in seagrass meadows and sometimes on hard substrates with a heavy cover of macroalgae (Gullström et al. 2011). In our study, no ontogenetic shift was observed. However, our data only ranged from 110 to 210 mm length and no juvenile was analyzed. Ohta & Tachihara (2004) have described food habits shifting from planktonic copepods in post flexion larvae and juveniles (ranging from 10.0 to 14.9 mm: standard length) to seaweed in the juveniles (ranging from 15.0 to 24.9 mm). The strong relationship between size (standard length) and body mass would be used for future surveys on this species (Fig. 7.10) . Such ontogenetic study seem unlikely regarding the small size of the population (< 1500 fishes), which could not bare excessive. However, further focus on the “marbled parrotfish” (*L. vaigiensis*) ecology, behavior and population state is needed at Reunion Island.

5. Conclusion

This study compared the structure of a monospecific seagrass ecosystem (*Syringodium isoetifolium*) and associated communities (Echinodermata and herbivorous fish) in three sites, differing from their environmental conditions. Seagrass have a major role in maintaining echinoderm and fish diversity at the Ermitage / La Saline fringing reef. Many species appeared seagrass-dependent. Grazers and deposit-feeders have also an essential function on organic matter fluxes within seagrass ecosystem. Our finding highlight a crucial role of seagrass beds as nursery (shelter) and feeding zone for herbivores fishes at Reunion Island. In a context where grazing action could play a major role to limit effect of eutrophication (algae – coral competition), seagrass could enhance herbivorous fish abundance at the Ermitage / La Saline fringing reef. However, the regularity and magnitude of any migrations between seagrass beds and associated coral reefs are unknown and need to be investigate.

LITERATURE CITED

- Ambo-Rappe R, Nessa MN, Latuconsina H, Lajus DL (2013) Relationship between the tropical seagrass bed characteristics and the structure of the associated fish community. *Open J Ecol* 3:331–342
- Atkinson MJ, Bilger RW (1992) Effects of water velocity on phosphate uptake in coral reef-flat communities. *Limnol Ocean* 37:273–279
- Bachelet G (2000) Seasonal changes in macrophyte and macrozoobenthos assemblages in three coastal lagoons under varying degrees of eutrophication. *ICES J Mar Sci* 57:1495–1506
- Baden S, Emanuelsson A, Pihl L, Svensson CJ, Aberg P (2012) Shift in seagrass food web structure over decades is linked to overfishing. *Mar Ecol Prog Ser* 451:61–73
- Beck MW, Heck Jr KL, Able KW, Childers DL, Eggleston DB, Gillanders BM, Halpern B, Hays CG, Hoshino K, Minello TJ, Orth RJ, Sheridan PF, Weinstein MP (2001) The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. *Bioscience* 51:633–641
- Bell DJ, Westoby M (1986) Variation in seagrass height and density over a wide spatial scale: Effects on common fish and decapods. *J Exp Mar Bio Ecol* 104:275–295
- Berkström C, Lindborg R, Thyresson M, Gullström M (2013) Assessing connectivity in a tropical embayment: Fish migrations and seascape ecology. *Biol Conserv* 166:43–53
- Bloch CP, Klingbeil BT (2016) Anthropogenic factors and habitat complexity influence biodiversity but wave exposure drives species turnover of a subtropical rocky inter-tidal metacommunity. *Mar Ecol* 37:64–76
- Bostrom C, Jackson E, Simenstad C (2006) Seagrass landscapes and their effects on associated fauna: A review. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:383–403
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72
- Cambridge ML, McComb AJ (1984) The loss of seagrasses in Cockburn Sound, Western Australia. I. The time course and magnitude of seagrass decline in relation to industrial development. *Aquat Bot* 20:229–243
- Cardoso P (2004) Dynamic changes in seagrass assemblages under eutrophication and implications for recovery. *J Exp Mar Bio Ecol* 302:233–248
- Clarke K, Gorley R (2015) *PRIMER v7: User Manual/Tutorial*. PRIMER-E. :296
- Clavier J, Chauvaud L, Cuet P, Esbelin C, Frouin P, Taddei D, Thouzeau G (2008) Diel variation of benthic respiration in a coral reef sediment (Reunion Island, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 76:369–377
- Connell JH (1978) Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. *Science* (80-) 199:1302–1310
- Connolly R (1994) A comparison of fish assemblages from seagrass and unvegetated areas of a southern Australian estuary. *Mar Freshw Res* 45:1033
- Cuet P (1989) Influence des résurgences d'eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l'écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). Thèse. Aix-Marseille 3
- Cuvillier A, Villeneuve N, Cordier E, Kolasinski J, Maurel L, Farnier N, Frouin P (2016) Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci*:In press
- Davis JP, Pitt KA, Connolly RM, Fry B (2015) Community structure and dietary pathways for invertebrates on intertidal coral reef flats. *Food Webs* 3:7–16

- Dawson T, Mambelli S, Plamboeck A, Templer P, Tu K (2002) Stable Isotopes in Plant Ecology. *Annu Rev Ecol Syst* 33:507–559
- Deegan LA, Wright A, Ayvazian SG, Finn JT (2002) Nitrogen loading alters seagrass ecosystem structure and support of higher trophic levels - Deegan - 2002 - *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* - Wiley Online Library. 212:193–212
- Dorenbosch M, Verberk WCEP, Nagelkerken I, Velde G Van Der (2007) Influence of habitat configuration on connectivity between fish assemblages of Caribbean seagrass beds, mangroves and coral reefs. *Mar Ecol Prog Ser* 334:103–116
- Dover CL Van, Grassle JF, Fry BH, Garritt R, Starczak VR (1992) Stable isotope evidence for entry of sewage-derived organic material into a deep-sea food web. *Nature*:153–156
- Duffy JE (2006) Biodiversity and the functioning of seagrass ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 311:233–250
- Farquhar GD, Ehleringer JR, Hubick KT (1989) Carbon isotope discrimination and photosynthesis. *Annu Rev Plant Physiol* 40:503–537
- Fonseca M, Bell SS (1998) Influence of physical settings on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 171:109–121
- Fredriksen S, Backer A De, Bostrom C, Christie H (2010) Infauna from *Zostera marina* L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. *Mar Biol Res* 6:189–200
- Frouin P (2000) Effects of anthropogenic disturbances of tropical soft-bottom benthic communities. *Mar Ecol Prog Ser* 194:39–53
- Fry B, Scalan RS, Parker PL (1977) Stable carbon isotope evidence for two sources of organic matter in coastal sediments: seagrasses and plankton. *Geochim Cosmochim Acta* 41:1875–1877
- Garwood RS, Mulligan TJ, Bjorkstedt EP (2013) Ichthyological assemblage and variation in a Northern California *Zostera marina* eelgrass bed. *Northwest Nat* 94:35–50
- Grall J, Chauvaud L (2002) Marine eutrophication and benthos: The need for new approaches and concepts. *Glob Chang Biol* 8:813–830
- Gratwicke B, Speight MR (2005) The relationship between fish species richness, abundance and habitat complexity in a range of shallow tropical marine habitats. *J Fish Biol* 66:650–667
- Green EP, Short FT (2003) *World atlas of seagrasses*. Univ of California press
- Gullström M, Berkström C, Öhman MC, Bodin M, Dahlberg M (2011) Scale-dependent patterns of variability of a grazing parrotfish (*Leptoscarus vaigiensis*) in a tropical seagrass-dominated seascape. *Mar Biol* 158:1483–1495
- Gutiérrez JL, Jones CG, Byers JE, Arkema KK, Berkenbusch K, Commito JA, Duarte CM, Hacker SD, Lambrinos JG, Hendriks IE, Hogarth PJ, Palomo MG, Wild C (2011) Physical Ecosystem Engineers and the Functioning of Estuaries and Coasts. *Treatise Estuar Coast Sci* 7:53–81
- Heck KL, Hays G, Orth RJ (2003) Critical evaluation of nursery hypothesis for seagrasses. *Mar Ecol Prog Ser* 253:123–136
- Heck KL, Nadeau DA, Thomas R (1997) The nursery role of seagrass beds. *Gulf Mex Sci* 15:50–54
- Heck KL, Pennock JR, Valentine JF, Coen LD, Sklenar S a. (2000) Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: An experimental assessment. *Limnol Oceanogr* 45:1041–1057
- Heck KL, Thoman TA (1981) Experiments on predator-prey interactions in vegetated aquatic habitats. *J Exp Mar Bio Ecol* 53:125–134
- Heip C (1995) Eutrophication and zoobenthos dynamics. *Ophelia* 41:113–136

- Hendriks IE, Sintes T, Bouma TJ, Duarte CM (2008) Experimental assessment and modeling evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle trapping. *Mar Ecol Prog Ser* 356:163–173
- Herman PMJ, Middelburg JJ, Heip CHR (2001) Benthic community structure and sediment processes on an intertidal flat: Results from the ECOFLAT project. *Cont Shelf Res* 21:2055–2071
- Hill MO (1973) Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology* 54:427–432
- Himmelman JH (1984) Urchin feeding and macro-algal distribution in new found land eastern Canada. *Nat Can* 111:337–348
- Holmer M, Pérez M, Duarte CM (2003) Benthic primary producers - A neglected environmental problem in Mediterranean maricultures? *Mar Pollut Bull* 46:1372–1376
- Hoshika A, Sarker MJ, Ishida S, Mishima Y, Takai N (2006) Food web analysis of an eelgrass (*Zostera marina* L.) meadow and neighbouring sites in Mitsukuchi Bay (Seto Inland Sea, Japan) using carbon and nitrogen stable isotope ratios. *Aquat Bot* 85:191–197
- Howarth R, Schneider R, Swaney D (1996) Metabolism and Organic Carbon Fluxes in the Tidal Freshwater Hudson River. *Estuaries* 19:848–865
- Hyndes GA, Nagelkerken I, Mcleod RJ, Connolly RM, Lavery PS, Vanderklift MA (2013) Mechanisms and ecological role of carbon transfer within coastal seascapes. *Biol Rev* 89:232–254
- Jaschinski S, Sommer U (2011) How do nutrient conditions and species identity influence the impact of mesograzers in eelgrass-epiphyte systems? *Mar Biol* 158:193–203
- Kharlamenko VI, Kiyashko SI, Rodkina S a., Svetashev VI (2011) The composition of fatty acids and stable isotopes in the detritophage *Acila insignis* (Gould, 1861) (Bivalvia: Nucleidae): Searching for markers of a microbial food web. *Russ J Mar Biol* 37:201–208
- Koch EW, Sanford LP, Chen SN, Shafer DJ, Smith JM (2006) Waves in seagrass systems: review and technical recommendations. (No. ERDC-TR-06-15). MARYLAND UNIV CAMBRIDGE CENTER FOR ENVIRONMENTAL SCIENCE.
- Kolasinski J, Nahon S, Rogers K, Chauvin A, Bigot L, Frouin P (2016) Stable isotopes reveal spatial variability in the trophic structure of a macro-benthic invertebrate community in a tropical coral reef. *Rapid Commun Mass Spectrom* 30:433–446
- Kolasinski J, Rogers K, Cuet P, Barry B, Frouin P (2011) Sources of particulate organic matter at the ecosystem scale: A stable isotope and trace element study in a tropical coral reef. *Mar Ecol Prog Ser* 443:77–93
- Leber KM (1985) The influence of predatory decapods, refuge, and microhabitat selection on seagrass communities. *Ecology* 66:1951–1964
- Livingston RJ (1984) The Relationship of Physical Factors and Biological Response in Coastal Seagrass Meadows. *Estuaries* 7:377–390
- Lugendo BR, Nagelkerken I, Velde G Van Der, Mgaya YD (2006) The importance of mangroves, mud and sand flats, and seagrass beds as feeding areas for juvenile fishes in Chwaka Bay, Zanzibar: Gut content and stable isotope analyses. *J Fish Biol* 69:1639–1661
- Macreadie PI, Hindell JS, Jenkins GP, Connolly RM, Keough MJ (2009) Fish responses to experimental fragmentation of seagrass habitat. *Conserv Biol* 23:644–52
- McClelland JW, Valiela I, Michener RH (1997) Nitrogen-stable isotope signatures in estuarine food webs: A record of increasing urbanization in coastal watersheds. *Limnol Oceanogr* 42:930–937
- McCutchan Jr JH, Lewis Jr WM, Kendall C, McGrath CC (2003) Variation in trophic shift for stable isotope ratios of carbon, nitrogen, and sulfur. *Oikos* 102:378–390
- Moksnes PO, Gullstrom M, Tryman K, Baden S (2008) Trophic cascades in a temperate seagrass

community. *Oikos* 117:763–777

- Nagelkerken I (2000) Importance of Mangroves, Seagrass Beds and the Shallow Coral Reef as a Nursery for Important Coral Reef Fishes, Using a Visual Census Technique. *Estuar Coast Shelf Sci* 51:31–44
- Nagelkerken I, Kleijnen S, Klop T, Brand RACJ Van Den, Cocheret De La Morinière E, Velde G Van Der (2001) Dependence of Caribbean reef fishes on mangroves and seagrass beds as nursery habitats: A comparison of fish faunas between bays with and without mangroves/seagrass beds. *Mar Ecol Prog Ser* 214:225–235
- Naim O (1993) Seasonal response of a fringing reef community to eutrophication (Reunion Island, Western Indian Ocean. *Mar Ecol* 99:137–151
- Nakamura Y, Sano M (2004) Overlaps in habitat use of fishes between a seagrass bed and adjacent coral and sand areas at Amitori Bay, Iriomote Island, Japan: Importance of the seagrass bed as juvenile habitat. *Fish Sci* 70:788–803
- Nixon SW (1995) Coastal marine eutrophication a definition, social causes, and future concerns. *Ophelia* 41:199–219
- Ohta I, Tachihara K (2004) Larval development and food habits of the marbled parrotfish, *Leptoscarus vaigiensis*, associated with drifting algae. *Ichthyol Res* 51:63–69
- Parnell A, Jackson A (2015) Package “siar”: Stable Isotope Analysis in R. :34
- Paterson DM, Black KS (1999) Water flow, sediment dynamics and benthic biology. *Adv Ecol Res* 29:155–193
- Peterson JB, Fry B (1987) Stable Isotopes in ecosystem studies. 18:293–320
- Peterson CH, Luetlich RA, Micheli F, Skilleter GA (2004) Attenuation of water flow inside seagrass canopies of differing structure. *Mar Ecol Prog Ser* 268:81–92
- Phillips DL, Gregg JW (2003) Source partitioning using stable isotopes: Coping with too many sources. *Oecologia* 136:261–269
- Pittman SJ, McAlpine CA, Pittman KM (2004) Linking fish and prawns to their environment: A hierarchical landscape approach. *Mar Ecol Prog Ser* 283:233–254
- Pollard D a (1984) A review of ecological studies on seagrass fish communities, with particular reference to recent studies in Australia. *Aquat Bot* 18:3–42
- Prabhu HV, Lakshmipathi M., Biniyam T, Filmon H (2015) Spatial and Temporal Distribution of Sea Urchins in the Coastal Waters of Massawa , Eritrea. *J Acad Ind Res* 3:472–478
- Scheffer M, Carpenter S, Foley J a, Folke C, Walker B (2001) Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413:591–6
- Scopélitis J, Andréfouët S, Phinn S, Chabanet P, Naim O, Tourrand C, Done T (2009) Changes of coral communities over 35 years: Integrating in situ and remote-sensing data on Saint-Leu Reef (la Réunion, Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci* 84:342–352
- Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23:17
- Sloan NA, Bodungen B von (1980) Distribution and Feeding of the Sea Cucumber *Isostichopus badiionotus* in Relation to Shelter and Sediment Criteria of the Bermuda Platform. *Mar Ecol Prog Ser* 2:257–264
- Taddei D (2006) Transfert de matière et d'énergie dans les sédiments d'un complexe récifal anthropisé (île de La Réunion, Océan Indien). Thèse. Université de La Réunion
- Tanner JE (2006) Landscape ecology of interactions between seagrass and mobile epifauna: The matrix

- matters. *Estuar Coast Shelf Sci* 68:404–412
- Tedetti M, Cuet P, Guigue C, Goutx M (2011) Characterization of dissolved organic matter in a coral reef ecosystem subjected to anthropogenic pressures (La Réunion Island, Indian Ocean) using multi-dimensional fluorescence spectroscopy. *Sci Total Environ* 409:2198–210
- Tessier E, Bigot L, Chabanet P, Conand C, Cauvin B, Cadet C, Quod J, Nicet J (2008) Les récifs coralliens de la Réunion en 2007 : état des lieux et réseau de suivi. *Rev Ecol* 63:73–90
- Tewfik A, Rasmussen JB, McCann KS (2005) Anthropogenic enrichment alters a marine benthic food web. *Ecology* 86:2726–2736
- Thomas CJ, Cahoon LB (1993) Stable isotope analyses differentiate between different trophic pathways supporting rocky-reef fishes. *Mar Ecol Prog Ser* 95:19–24
- Thormar J, Hasler-sheetal H, Baden S, Boström C, Clausen K, Krause-jensen D, Olesen B (2016) Eelgrass (*Zostera marina*) Food Web Structure in Different Environmental Settings. *PLoS One* 11:1–27
- Turner SJ, Hewitt JE, Wilkinson MR, Morrissey DJ, Thrush SF, Cummings VJ, Funnell G (1999) Seagrass Patches and Landscapes: The Influence of Wind-Wave Dynamics and Hierarchical Arrangements of Spatial Structure on Macrofaunal Seagrass Communities. *Estuaries* 22:1016
- Umezawa YU, Miyajima TM, Kayanne HK, Koike IK (2002) Significance of groundwater nitrogen discharge into coral reefs at Ishigaki Island, southwest of Japan. *Coral Reefs* 21:346–356
- Unsworth RKF, Bell JJ, Smith DJ (2007) Tidal fish connectivity of reef and sea grass habitats in the Indo-Pacific. *J Mar Biol Assoc UK* 87:1287–1296
- Unsworth RKF, Collier CJ, Waycott M, Mckenzie LJ, Cullen-Unsworth LC (2015) A framework for the resilience of seagrass ecosystems. *Mar Pollut Bull*
- Unsworth RKF, León PS De, Garrard SL, Jompa J, Smith DJ, Bell JJ (2008) High connectivity of Indo-Pacific seagrass fish assemblages with mangrove and coral reef habitats. *Mar Ecol Prog Ser* 353:213–224
- Unsworth RKF, Taylor J, Powell A, Bell J, Smith D (2007) The contribution of scarid herbivory to seagrass ecosystem dynamics in the Indo-Pacific. *Estuar Coast Shelf Sci* 74:53–62
- Unsworth RKF, Wylie E, Smith DJ, Bell JJ (2007) Diel trophic structuring of seagrass bed fish assemblages in the Wakatobi Marine National Park, Indonesia. *Estuar Coast Shelf Sci* 72:81–88
- Valiela I, Foreman K, LaMontagne M, Hersh D, Costa J, Peckol P, DeMeo-Andreson B, D'Avanzo C, Babione M, Sham C-H, Brawley J, Lajtha K (1992) Couplings of Watersheds and Coastal Waters: Sources and Consequences of Nutrient Enrichment in Waquoit Bay, Massachusetts. *Estuaries* 15:443
- Vizzini S, Mazzola A (2006) The effects of anthropogenic organic matter inputs on stable carbon and nitrogen isotopes in organisms from different trophic levels in a southern Mediterranean coastal area. *Sci Total Environ* 368:723–731
- Webster PJ, Rowden a. a., Attrill MJ (1998) Effect of shoot density on the infaunal macro-invertebrate community within a *Zostera marina* seagrass Bed. *Estuar Coast Shelf Sci* 47:351–357
- Widdows J, Pope ND, Brinsley MD, Asmus H, Asmus RM (2008) Effects of seagrass beds (*Zostera noltii* and *Z. marina*) on near-bed hydrodynamics and sediment resuspension. *Mar Ecol Prog Ser* 358:125–136
- Zapata O, Mcmillan C (1979) Phenolic acids in seagrasses. *Aquat Bot* 7:307–2017
- Zieman JC, Macko SA, Mills AL (1984) Role of seagrass and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition. *Bull Mar Sc* 35:380–392

CHAPITRE 8

Seagrass beds as feeding territory for farming *Stegastes* spp. (Pomacentridae)

Authors: Alexis Cuvillier¹ & Ludovic Hoarau² & Patrick Frouin¹ & Henrich Bruggemann¹ & Yves Letourneur³

¹ Université de La Réunion, UMR 9220 Entropie, LABEX « Corail », 15 Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis Cedex 9, France

² IFREMER, Délégation Océan Indien, Rue Jean BERTHO, BP60, 97822, Le Port Cedex, France

³ Université de la Nouvelle-Calédonie, Laboratoire LIVE and LABEX « Corail », 145 avenue James Cook, BP R4, 98851 Nouméa cedex, New Caledonia



Article accepted for publication in Marine Biodiversity (2015), 46(3), 539-540

DOI :10.1007/s12526-015-0405-x

Territorial *Stegastes* damselfishes play key trophic roles in benthic coral reef communities (Klumpp and Polunin 1989). They typically inhabit live and dead coral substrates, but also macroalgae that are used as substratum for cultivation of palatable epiphytes (Ceccarelli et al. 2005). Despite their widespread distribution, high abundance and critical role in structuring benthic communities (Ceccarelli et al. 2001), *Stegastes* damselfishes inhabiting tropical seagrass beds have not been reported.



Figure 8.1. Territorial damselfishes in *Syringodium isoetifolium* seagrass beds at Reunion Island reefs. **a** *Stegastes limbatus* **b** *S. nigricans* **c** Detail of *S. isoetifolium* leaf inside and **d** outside *Stegastes* territory. **e** *S. punctatus* and **f** *S. limbatus* feeding on seagrass leaves

Seagrass habitats are commonly present within or close to coral reefs. *Stegastes* spp. are the dominant territorial herbivores on shallow inner reef flats of Reunion Island (South-West Indian Ocean), where they cultivate thick filamentous turf algae (e.g. *Polysiphonia*) on dead branching and massive corals (Letourneur 2000). During monthly surveys in 2014 and 2015 on Reunion Island's fringing reefs, territories of three species of *Stegastes* (*S. limbatus*, *S. nigricans* and *S. punctatus*) were observed in monospecific seagrass beds of *Syringodium isoetifolium* (Fig. 8.1). *Stegastes* spp. territories always included hard substrata (e.g. branching corals) used as shelter (Fig. 8.1a, b) and they were vigorously defended against conspecific intruders (see supplementary material). Seagrass leaves within their territories showed distinct epiphytic growth (compare Fig. 8.1c, d). Furthermore, the damselfishes were observed farming and feeding on long turf algae on seagrass leaves (Fig. 8.1e, f).

Seagrasses may provide a new surface for epiphytic communities farmed by damselfishes, thus extending their habitat and food resources. These observations suggest that *Stegastes* spp. behaviour through territoriality and grazing may strongly influence seagrass bed trophodynamics as already documented on coral reefs (Ceccarelli et al. 2001), which could have unknown and important implications for functional processes between coral reefs and adjacent seagrass beds.

Acknowledgments

We thank David Roos, Tevemie Rungassamy and Stephanie Sorby for their constructive comments and field assistance.

LITERATURE CITED

- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2001). Territorial damselfishes as determinants of the structure of benthic communities on coral reefs. *Oceanog Mar Biol Ann Rev* 39:355–389
- Ceccarelli DM, Jones GP, McCook LJ (2005) Effects of territorial damselfish on an algal-dominated coastal coral reef. *Coral Reefs* 24:606–620
- Klumpp DW, Polunin NVC (1989) Partitioning among grazers of food resources within damselfish territories on a coral reef. *J Exp Mar Biol Ecol* 125:145–169
- Letourneur Y (2000) Spatial and temporal variability in territoriality of a tropical benthic damselfish on a coral reef (Reunion Island). *Environ Biol Fish* 57:377–391

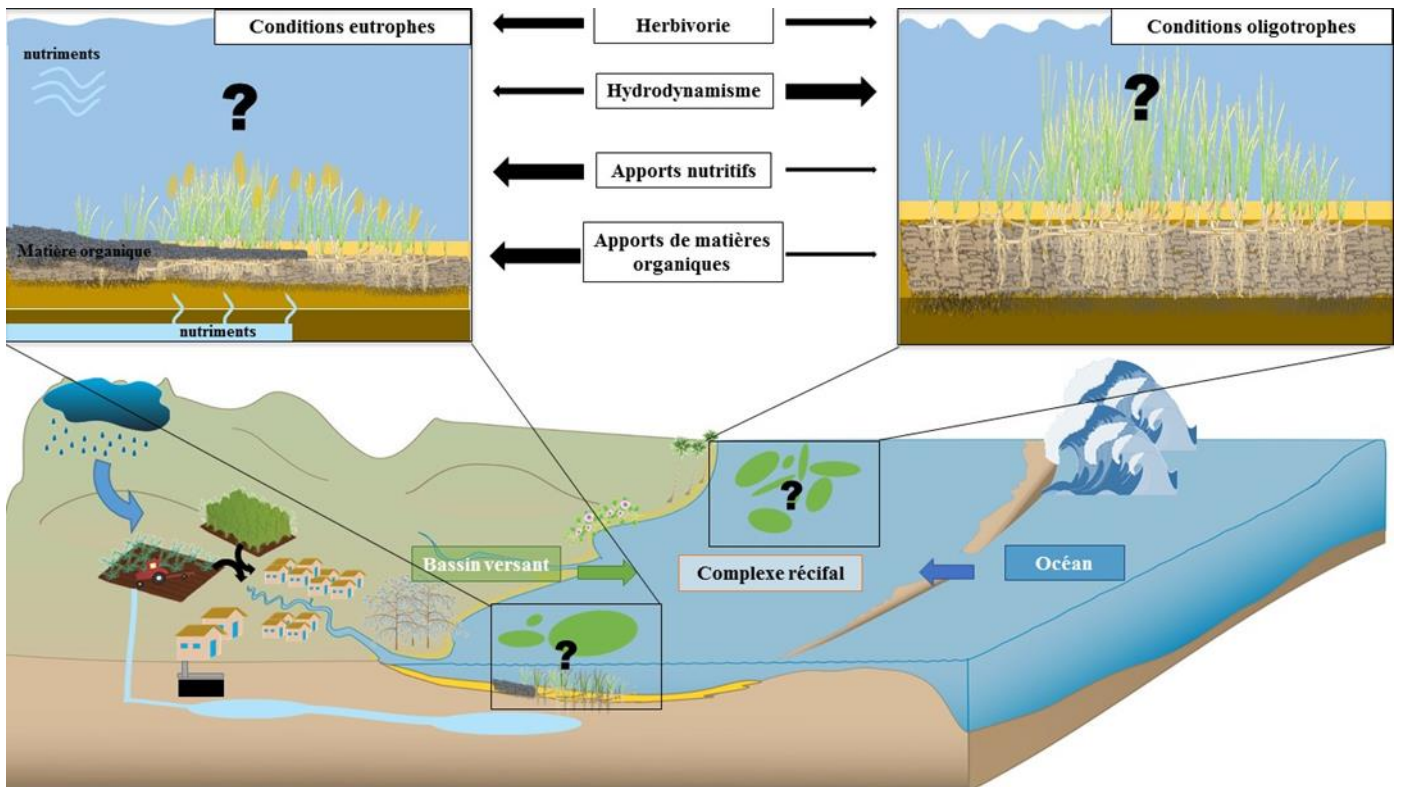


DISCUSSION GENERALE

Sommaire

DISCUSSION GENERALE	179
1. Un système stable ou perturbé ? Causes et conséquences	181
1.1 Un écosystème stable?.....	181
1.2 Un écosystème perturbé	182
2. Un écosystème primordial pour le récif réunionnais	187
2.1 Un rôle important dans les processus sédimentaires	188
2.2 Un rôle dans la chimie des eaux récifales	190
2.2.1 Face à l'eutrophisation	190
2.2.2 Oxygénation du milieu	191
2.2.3 Favorisation de la calcification.....	191
2.2.4 Propriétés antibactériennes.....	192
2.3 Rôle biologique	193
2.3.1 Les herbiers comme source alimentaire	193
2.3.2 Les épiphytes comme source alimentaire majeure	195
2.3.3 La matière organique fixée par les épiphytes comme source d'alimentation.....	196
2.3.4 Les herbiers comme zone de nourricerie et de prédation	196
3. Conclusion	198

Discussion générale



La synthèse des résultats obtenus pour comprendre le fonctionnement des herbiers et communautés associées peut être traduite sous forme graphique (Fig. D.1), intégrant les liens conceptuels avec les écosystèmes voisins (bassin versant, récif et océan) ainsi que les processus physiques tels l'hydrodynamisme, les mécanismes biologiques (assimilation, production, réponse des communautés, ...). De nombreuses avancées ont été obtenues. La forte variabilité spatiale à l'échelle saisonnière et décennale est régie par les variations des conditions abiotiques et biotiques, dont l'hydrodynamisme et les pressions anthropiques. Le métabolisme des communautés a révélé un contraste spatial, avec des sources d'azote majoritairement issues d'apports anthropiques à PAS et de processus de recyclage interne et de dénitrification d'azote d'origine océanique et de matière autochtone à MNS. Les expériences d'enrichissement témoignent d'une forte capacité d'absorption d'éléments nutritifs par l'écosystème herbier, qui reste cependant exportateur de nutriments quand ils sont en excès. Par ailleurs, le rôle des herbiers sur la structuration des communautés de poissons, sur leur alimentation ainsi que celle d'échinodermes, est majeur. De nombreuses questions restent cependant encore non élucidées scientifiquement et d'autres sont soulevées par ces travaux de thèse.

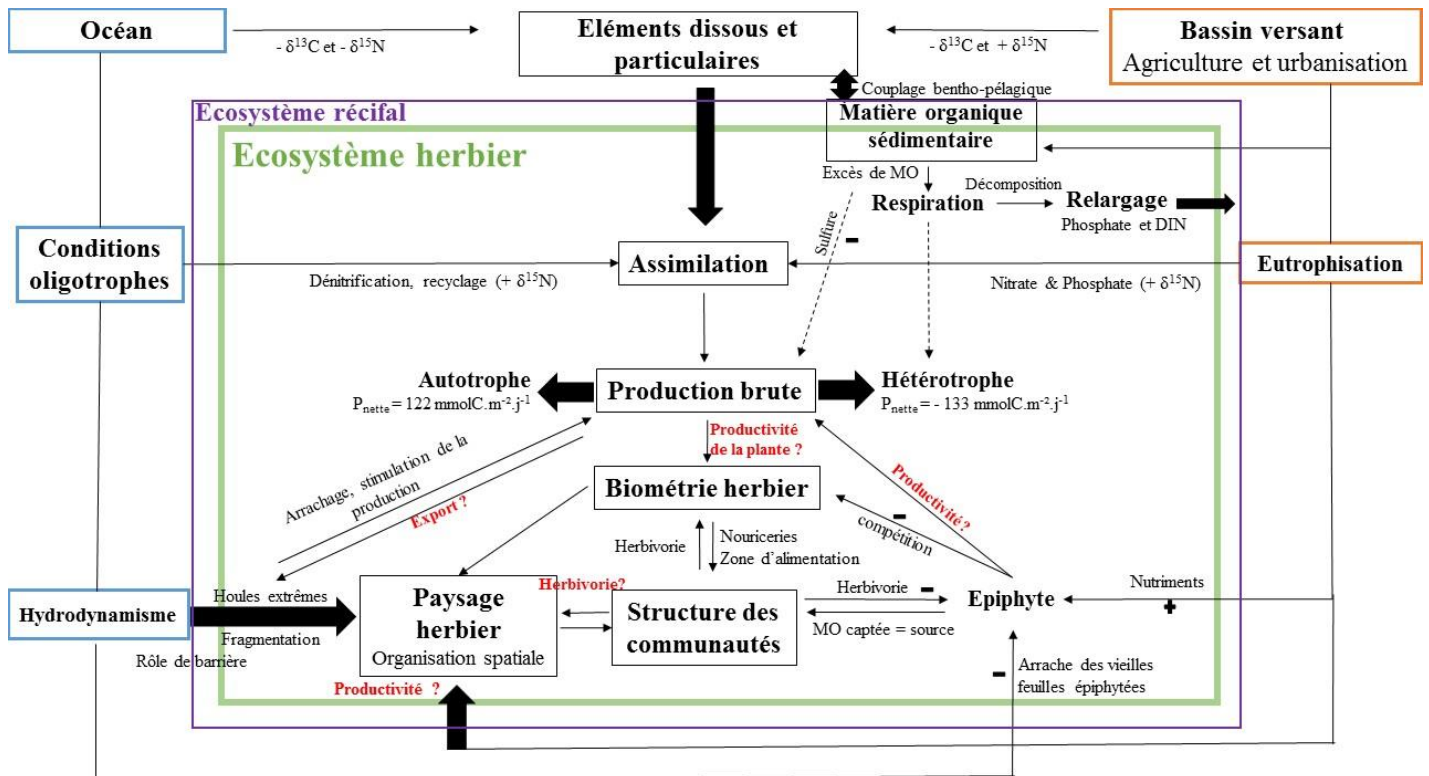


Figure D.1. Schéma de synthèse du fonctionnement de l'écosystème herbier marin à La Réunion (MO = matière organique ; DIN = azote inorganique dissous)

1. Un système stable ou perturbé ? Causes et conséquences

L'analyse d'images aériennes historiques a permis de constater la présence d'herbiers marins sur le récif de l'Ermitage / La Saline dès 1950. Avant cette date, aucune donnée spatiale n'a été recensée. Seuls des témoignages ont permis d'obtenir des informations sur une éventuelle présence des prairies marines sur le récif de La Saline au début du vingtième siècle. L'étude prend alors pour point zéro l'année 1950. Depuis cette date, la surface, la distribution et la configuration de ces herbiers n'a cessé d'évoluer (chapitre 4). Alors que la superficie totale en herbier était globalement la plus importante sur le récif de l'Ermitage/La Saline dans les années 50 – 60, elle est aujourd'hui supérieure dans sa partie nord (l'Ermitage) et centrale, au niveau de la passe de l'Ermitage. L'évolution perpétuelle du paysage herbier et sa persistance au sein du complexe récifal témoigne de sa forte capacité de résilience face à diverses pressions environnementales (abiotiques, biotiques et anthropiques). Ces pressions varient d'un site à l'autre et augmentent avec le temps, résultant en des disparités spatiales et créant des zones d'herbiers qui peuvent être divisées en écosystèmes « stables » et « instables ».

1.1 Un écosystème stable?

Forts de leurs 3 hectares (2013), les herbiers marins de La Réunion témoignent d'une mosaïque paysagère importante. Du nord au sud se situent de nombreuses zones d'herbiers, plus ou moins fragmentées, présentant des historiques différents. Paradoxalement, les herbiers évoluant dans des conditions oligotrophes et soumis à la houle de façon quasi permanente, semblent stables dans le temps (nord Ermitage – site MNS), lorsque l'on considère la couverture à l'échelle du site. En effet, malgré un paysage en perpétuel mouvement (déplacement, remodelage, fragmentation des patches d'herbier), la superficie totale des herbiers sur ce site évolue peu (chapitre 3). Cette zone pourrait être considérée dynamiquement stable. Néanmoins, les notions de perturbation, de déséquilibre et de stabilité sont à prendre avec précaution (cf introduction générale). Ici, la houle érode les patches d'herbier (destruction de biomasse). Au sens de Grime (1977), la houle pourrait donc être considérée comme une perturbation. Outre cet aspect spatial, les herbiers dévoilent les valeurs de biomasses (parties épigée et hypogée), de densité et de biométrie les plus importantes (480 et 430 g.m⁻², 15350, tiges.m⁻², canopée de 18 cm, indice foliaire de 30) sur le site MNS. De plus, les herbiers semblent subvenir à leurs propres besoins en nutriments (chapitre 4 et 5) en augmentant la surface d'absorption (forte biomasse racinaire) pour capter l'azote issu de processus de dénitrification ou de recyclage interne (matière organique autochtone). Ainsi, dans ces eaux mouvementées et oligotrophes, l'espèce *S. isoetifolium* décrite comme se développant en milieu calme avec un substrat meuble et carbonaté (De Los Santos et al. 2012), semble pouvoir s'adapter à ces conditions exposées. Il est souvent accepté que les plantes possèdent une forte plasticité (phénotypique et physiologique) face aux conditions environnementales (Sultan 2000) et modifient leurs environnements de façon physique et biologique (Miles 1985) à leur propre avantage

(Wilson & Agnew 1992) pour s'établir de façon pérenne. Dans la littérature anglo-saxonne, le terme employé est « positive-feedback » ou « switch » (Odum 1971). L'adaptabilité et la persistance de cette espèce face à un fort hydrodynamisme ont déjà été observées (McKenzie et al. 2014) et semblent être liées à sa tolérance des substrats instables ainsi qu'à sa croissance horizontale rapide (Patriquin 1975). Par conséquent, les herbiers ont développé des mécanismes de résistance face à ce stress (productivité, biomasses, densité florale). L'hypothèse de temps-stabilité suggère qu'un environnement dit stable favorise la biodiversité (Sanders 1968). La diversité ichthyologique importante (mesurée lors de parcours aléatoires – non présentés dans ce travail) sur le site MNS (indice de Hill : 10,53 à MNS ; 6,3 à PAS et 3,4 à PLA) reflète donc la stabilité de l'écosystème herbier dans cette zone du récif de l'Ermitage (Tilman & Downing 1994). Le site MNS répond donc aux caractéristiques (forte biomasse et densité des herbiers, diversité de la faune, faible biomasse en épiphytes et macro algues) qui décrivent un herbier mature en bonne santé et stable (Valentine & Duffy 2006), et permet d'exclure l'hypothèse d'un stade pionnier. Il pourrait donc être admis, que les herbiers de ce site se maintiennent dans le temps. Une veille est toutefois suggérée, au vu de la possible diminution de la surface corallienne et de son rôle de barrière qui pourrait augmenter la sévérité de l'hydrodynamisme et pourrait dépasser les capacités de résilience de *S. isoetifolium*.

1.2 Un écosystème perturbé

Le site de la passe de l'Ermitage offre un terrain de choix pour étudier et démêler un ensemble de facteurs interagissant entre eux et pouvant affecter les herbiers marins. La superficie des herbiers présents sur ce site montre la plus forte variation dans notre étude (chapitre 4) pouvant être la conséquence d'une synergie de facteurs perturbant le fonctionnement de cet écosystème. En effet, les herbiers de la passe de l'Ermitage subissent une large gamme de pressions d'intensité variable, et semblent sensibles à l'augmentation de la sévérité de l'une ou plusieurs d'entre elles.

Au vu de l'ensemble des résultats issus du chapitre 5 et 6 (forte respiration, relargage de phosphate et d'azote inorganique dissous, forte valeur de $\delta^{15}\text{N}$), le site PAS pourrait être qualifié comme eutrophisé. Les apports d'éléments nutritifs sont généralement qualifiés comme des perturbations anthropiques responsables de la disparition de nombreux herbiers dans le monde (Short & Wyllie-Echeverria 1996, Duarte 2002). Ces apports sont responsables de la mise en place d'une cascade d'effets interagissant entre eux de manière auto-accélérée (Burkholder et al. 2007). Plusieurs auteurs décrivent ainsi une augmentation de la biomasse algale en cas d'eutrophisation intense au dépens de la biomasse en herbiers (Short et al. 1995, Touchette & Burkholder 2000, Hauxwell & Valiela 2004). Des phénomènes de compétition pour l'espace, la lumière, mais également de réduction des échanges gazeux et en nutriments s'installent alors (Short & Short 1984, Borum et al. 1989, Gacia et al. 1999). Effectivement, à PAS, la biomasse d'épiphytes est la plus importante (Fig. D.2), de façon plus marquée en été austral, au détriment de la biomasse foliaire des herbiers (chapitre 7). Des phénomènes de blooms algaux (e. g.

Boodlea composita) sont également constatés sur cette même période (Fig. D.3) ainsi que la présence de macroalgues en abondance (Naim et al. 2013). La saisonnalité de ces phénomènes est mise en avant et implique, peut être sous contrôle de la température des eaux récifales dans le développement algal (Goldman & Carpenter 1974, Foy et al. 1976, Roberts & Zohary 1987), mais également d'apports nutritifs aux fluctuations saisonnières.



Figure D.2. Illustration de la biomasse en épiphytes présente sur les tiges de *Syringodium isoetifolium*



Figure D.3. Illustration d'un bloom algal (*Boodlea composita*) sur *Syringodium isoetifolium* (Février 2016)

La croissance algale engendrée par les apports en azote pourrait néanmoins être limitée par la présence d'un autre facteur : l'herbivorie. Ce facteur est connu pour influencer la productivité et l'abondance de la flore aquatique (e. g. Lewis 1985, Valentine & Heck 1999). Ainsi, la présence de poissons herbivores (chapitre 6) mais également de mollusques (ex : *Cerithium rostratum* ; densité non connue) pourrait limiter la croissance algale au profit des herbiers. La régulation de la biomasse d'épiphytes par les communautés d'invertébrés et ichtyologiques est largement décrite dans la littérature (e. g. van Montfrans et al. 1984, Klumpp et al. 1992). Toutefois, l'herbivorie est également décrite comme pouvant limiter la croissance des herbiers eux-mêmes (Heck et al. 2000). L'herbivorie devient donc une pression, si le comportement alimentaire cible directement les plantes. La présence de méga-herbivores (jeunes individus de *Chelonia midas*) est fréquemment constatée sur ce site et semble agir significativement sur la biomasse foliaire (Fig. D.4). La présence de perroquets des herbiers (*Leptoscarus vaigiensis*) peut également être prise en compte. En effet, au sein des herbiers tropicaux, l'herbivorie par les poissons-perroquets est souvent considérée comme la pression dominante (Lugendo et al. 2005, Gullström et al. 2011) et peut contribuer de manière significative à la dynamique des herbiers (Valentine & Duffy 2006, Heck & Valentine 2006, Unsworth et al. 2007). Néanmoins, l'herbivorie est également décrite comme pouvant stimuler la croissance des herbiers marins (Valentine & Heck 1999, Heck & Valentine 2006). Elle favoriserait la croissance de jeunes pousses, limitant la présence d'épiphytes et de phénomènes d'auto-ombrage (entre les feuilles elles-mêmes). En absence de houle, la capacité de régénération en cas de défoliation totale (herbivorie), permet aux herbiers de se maintenir (Moran & Bjorndal 2005).



Figure D.4. Illustration de zones de broutage sur les herbiers du complexe récifal de l'Ermitage / La Saline

Malgré ces pressions, les herbiers de la passe de l'Ermitage démontrent une importante expansion, observée entre 1997 et 2013 (Fig. D.5 ; + 6400 m²). La littérature témoigne que l'espèce *S. isoetifolium* répond positivement en terme de production lors d'un enrichissement nutritif (Udy et al. 1999). À l'instar de la plasticité de *S. isoetifolium* observée face à un stress physique permanent, les herbiers de la passe de l'Ermitage ont pu également s'adapter à ce stress chimique. La diminution de la disponibilité en lumière (épiphyte et turbidité) pourrait être contrée par l'augmentation de chlorophylle dans les

feuilles (Fokeerawahedally & Bhikajee 2005). L'allocation des produits de photosynthèse vers une croissance horizontale plutôt que verticale peut être également une adaptation en raison d'un accès aux nutriments facilité (Cabaço et al. 2013). Il semble évident que l'expansion observée soit liée aux conditions nutritives ainsi qu'à la présence d'un habitat favorable caractérisé par un substrat carbonaté, un faible hydrodynamisme et une pression d'herbivorie modérée (Larkum et al. 2006).

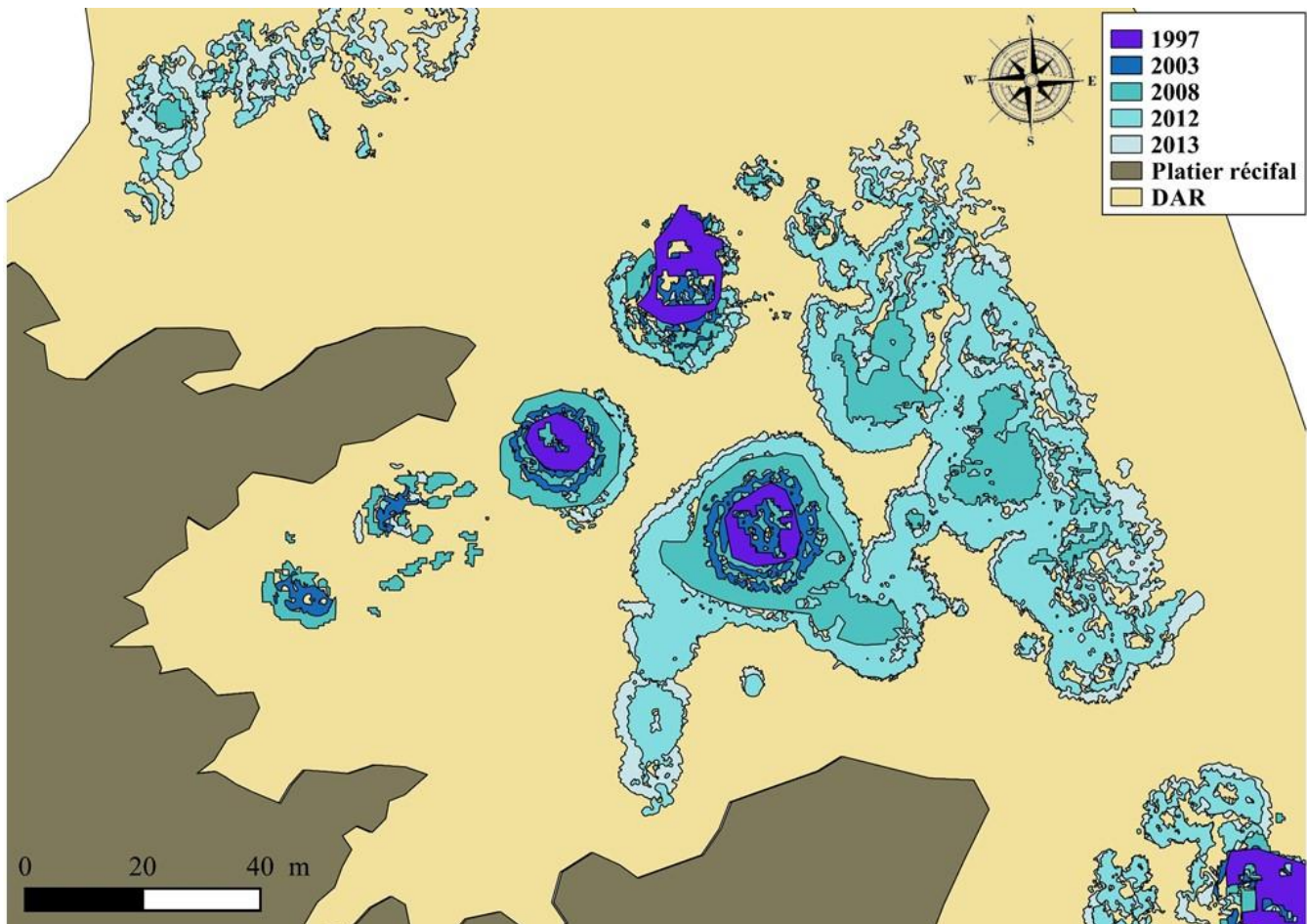


Figure D.5. Phase d'expansion des herbiers à la passe de l'Ermitage (1997-2013). DAR = dépression d'arrière récif. Le couleur mauve est le point initial, le gradient de couleur s'éclaircissant représente les dates suivantes

Ce site a montré une forte sensibilité à certaines perturbations. Durant cette étude, le cyclone Bejisa a frappé les côtes réunionnaises le 2 janvier 2014. Les fortes houles associées à la marée haute pendant le cyclone ont fortement érodé les zones de plages (Duvat et al. 2016). Les auteurs constatent la présence d'inondations marines ainsi que de nombreux dégâts sur la végétation terrestre côtière. Le récif de L'Ermitage / La Saline a été envahi par de nombreux déchets organiques issus de la flore plantée par l'Homme (filaos) qui se sont accumulés au niveau de la passe de l'Ermitage (Fig. D.6a et b). Sur le site PAS cet évènement a participé à l'importante perte de surface en herbier (-3000 m²) en seulement 6 mois (Fig. D.6b).

L'étude sur le bilan métabolique des herbiers présentée dans le chapitre 5 faisait suite à ce phénomène extrême. L'écosystème herbier à PAS y est caractérisé d'hétérotrophe et relâche plus d'azote inorganique dissous et de phosphate qu'il n'en puise. L'importante respiration ainsi que le relargage nutritif observé témoignent de la présence de matières organiques en décomposition (Fig. D.6b; Rozan et al. 2002). Ce constat est également observé dans les valeurs isotopiques de la SOM (matière organique sédimentaire) présent dans les herbiers à PAS (station centre avec $\delta^{13}\text{C} = -20\text{‰}$). L'augmentation drastique de la sévérité du stress, l'apport de matière organique allochtone, suite au cyclone a perturbé le fonctionnement des herbiers à la passe de l'Ermitage, et s'est traduit par une forte fragmentation et perte d'habitat. Le stress est alors devenu perturbation.

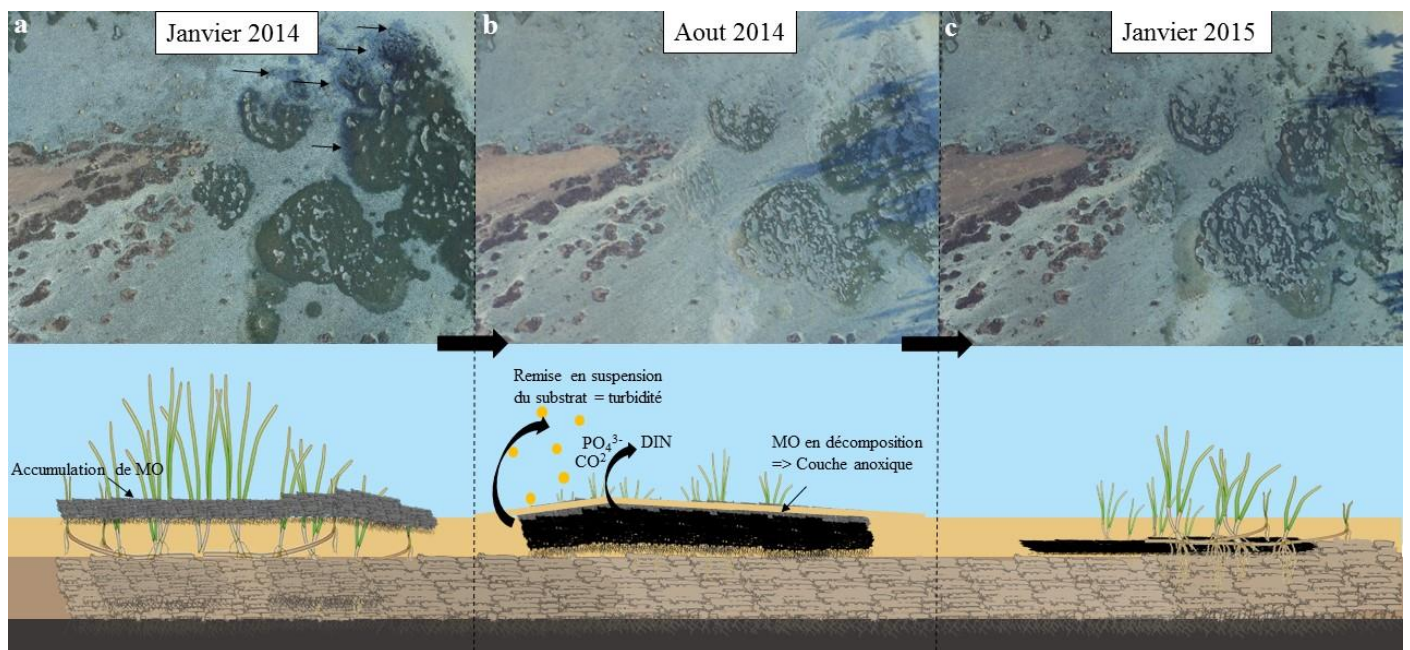


Figure D.6. Illustration des effets du cyclone Bejisa (janvier 2014) sur la surface des herbiers de la passe de l'Ermitage sur un an (a, b, c) et des processus liés à cette perte d'habitat. Les flèches noires sur la figure 6a signalent des zones d'accumulation importantes de MO (matière organique); DIN = azote inorganique dissous. *Noter la perte de surface corallienne vivante (partie brune) sur l'avancée du platier récifal

Les herbiers à la passe de l'Ermitage semblent néanmoins avoir subi une cascade d'effets rétroactifs et auto-accélérateurs suite à cette perturbation, qui ont pu être modulés par l'action d'herbivores, de détritivores, de l'hydrodynamisme ou des capacités d'assimilation de la plante (Fig. D.7).

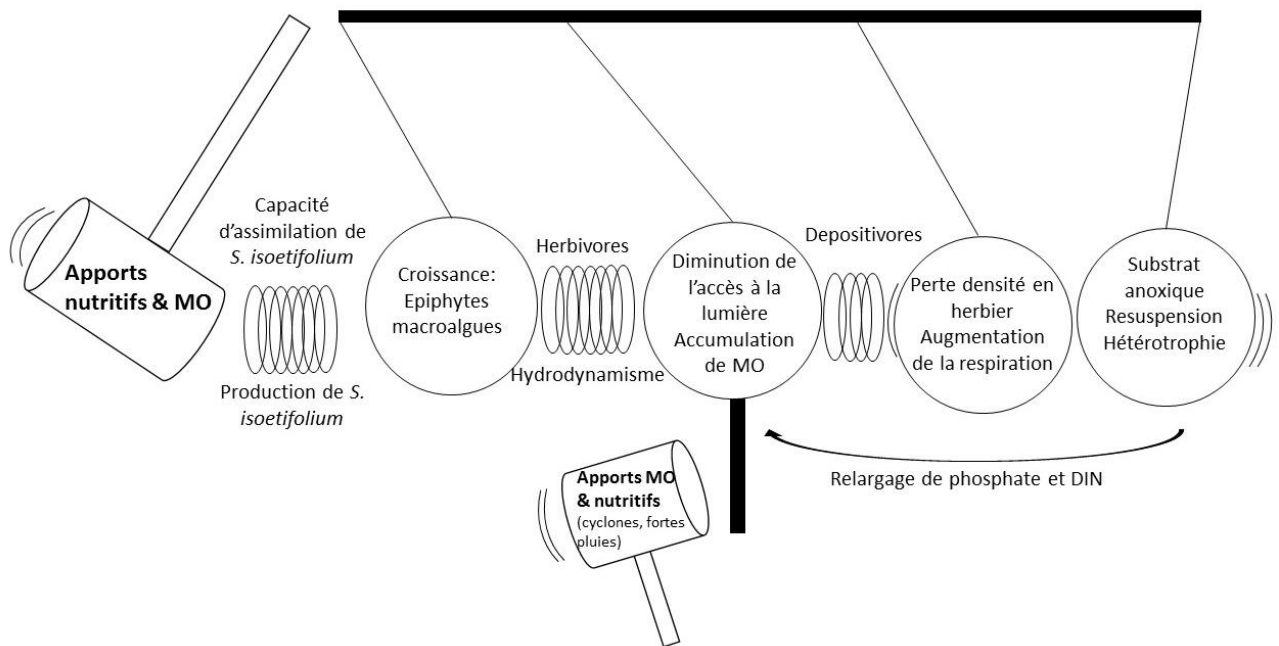


Figure D.7. Cascade d'effets rétroactifs et auto accélérant qui peut s'opérer dans les herbiers marins en zone eutrophisée (inspirée de Burkholder et al. 2007)

Ce bilan fait donc état, de l'influence d'une synergie de stress agissant sur les herbiers de la passe de l'ermitage. Il démontre la fragilité des herbiers sur ce site suite à l'augmentation de la sévérité de l'un deux. Les résultats de l'été 2015 (sans cyclone, mais fortement pluvieux) démontrent néanmoins une forte capacité de résilience des herbiers à PAS, avec une importante reprise de sa dynamique d'expansion (+ 1000 m²) sur le site (Fig D.6c). Ainsi, les herbiers de la passe de l'ermitage, malgré une dynamique d'expansion importante cette dernière décennie, présentent une fragilité.

2. Un écosystème primordial pour le récif réunionnais

Tous les écosystèmes sont ouverts dans l'échange d'énergie, de matière et d'organismes, et peuvent être fonctionnellement connectés (Lovett et al. 2005). La compréhension de ces connexions est la base de la gestion des écosystèmes (Gillis et al. 2014). Les connexions entre deux écosystèmes peuvent être de nature unidirectionnelle, comme décrit pour la gestion d'une rivière (Pringle 2001) ou d'un écosystème terrestre (Moilanen & Nieminen 2002) mais également bi-directionnelle (e. g. dispersion larvaire ; Kininmonth et al. 2011). Un écosystème peut alors faciliter l'établissement de l'autre, et agir sur sa résistance et sa résilience (Gillis et al. 2014). Ainsi, le déclin de l'un des écosystèmes peut possiblement entraîner le déclin de l'autre. Ici, il sera question de l'écosystème herbier et corallien au sein du récif de l'Ermitage / La Saline. Afin d'alimenter les politiques de gestion de l'écosystème récifal, dans cette partie nous allons nous attacher à discuter sur l'ensemble des rôles (physiques, chimiques et biologiques) des herbiers marins vis à vis du récif.

2.1 Un rôle important dans les processus sédimentaires

La complexité de la structure spatiale (nombre de patches, forme) et morphologique (densité, biomasse foliaire) des herbiers marins de La Réunion leur confère un rôle essentiel dans les processus de sédimentation et d'érosion. L'atténuation de la vitesse du courant par les canopées d'herbier est un processus bien documenté (e. g. Gambi et al. 1990, Fonseca & Bell 1998, Granata et al. 2001, Hendriks et al. 2008). L'énergie hydrique, à la rencontre de l'obstacle compact que représente une canopée dense, sera ralentie et défléchie au-dessus et autour de l'herbier. En effet, alors que les vitesses de courants sont réduites dans la canopée, elles augmentent au-dessus de l'herbier (« *skimming flow* » ; effet venturi) ainsi que sur les parties frontales et latérales (Neumeier 2007). À l'interface eau-canopée, de fortes turbulences sont constatées, s'atténuant au cœur de la zone d'herbier. Ainsi, un herbier dense et continu atténue l'effet des vagues et courants (Paul et al. 2012). Par conséquent, un patch de grande taille verra son centre protégé de l'hydrodynamisme, de la remise en suspension et du transport des sédiments. La bordure du patch restera exposée à la dynamique hydro-sédimentaire. A contrario, une zone d'herbier peu dense et fragmentée n'a que peu d'influence sur les courants. En effet, ils ne représentent pas d'obstacle conséquent à l'écoulement, et les turbulences seront accrues entre et à l'intérieur des patches (Paquier 2014). Ainsi, la configuration des herbiers sur le site MNS (forte densité, faible hauteur d'eau, multiples patches de faibles surfaces) traduit un état intermédiaire, pourrait finalement réduire l'hydrodynamisme en augmentant les zones d'interfaces (bordures des patch ; Luhar & Nepf 2013). Il se crée alors des zones accrétion sédimentaires à l'arrière de l'herbier et des zones érosives en front d'herbier (Fig. D.8). Le front de l'herbier face aux courants et vagues présente un faciès érodé (partie régressive ; Fig. D.8a) alors que les bordures opposées (partie progressive ; Fig. D.8b) présenteront une accumulation sédimentaire colonisée par de jeunes plants (Bouma et al. 2007). Par conséquent, sur ce platier peu profond et étroit où les accrétions coralliennes sont peu présentes, les herbiers ont un rôle important de protection contre l'érosion de la côte.

À la passe de l'Ermitage, ce rôle de protection contre l'érosion semble moins important. La plus forte profondeur d'eau ainsi que la plus faible densité des tiges d'herbier affectent moins l'hydrodynamisme du site et inversement (Fig. D.9). La taille importante des patches d'herbiers pourrait toutefois avoir un impact sur la vitesse du courant de vidange (frottement) et favoriser la sédimentation sur le site. Le courant de vidange des eaux récifales et la présence d'herbier à PAS favoriserait la sédimentation de matières organiques d'origines récifale ou terrestre.

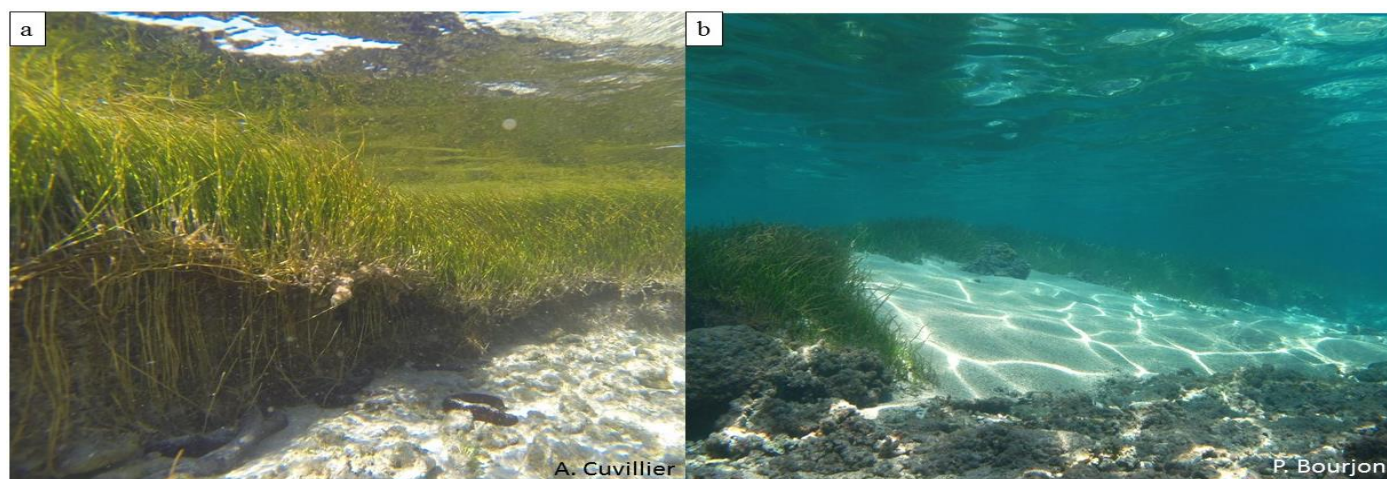


Figure D.8. Illustration de la structure des herbiers sur le site MNS. La forte densité des tiges, la hauteur de la canopée, la faible profondeur d'eau et la fragmentation constatée permettent d'établir un rôle dans l'atténuation de l'hydrodynamisme sur le site. En (a) le front (zone érosive) et en (b) zone d'accrétion sédimentaire. La longueur des rhizomes verticaux témoigne du fort taux de sédimentation (a)



Figure D.9. Illustration de la structure des herbiers sur le site PAS. La densité des tiges, la faible hauteur de la canopée, la plus grande profondeur d'eau limite leur rôle de protection contre l'érosion côtière

Sur le site de Planch'Alizé, la zone d'herbier enclavée dans le platier récifal dévoile un faciès relativement similaire au site MNS (faible profondeur, densité importante, forme complexe des patches d'herbier) pouvant présenter le même pouvoir de protection. L'étroitesse de la zone de développement des herbiers crée des interfaces corail – herbier (Fig. D.10). Ces zones de contact pourraient être qualifiées de zone de compétition entre les deux systèmes. Néanmoins, le suivi spatial des herbiers sur le site (chapitre 3), ne montre pas d'évolution de ces fronts sur une période de 10 ans, pouvant témoigner au final d'une faible compétition entre les systèmes. Les rhizomes et feuilles qui croissent au sein des patches d'*Acropora* spp. sont arrachés relativement facilement par les courants et houles (faible résistance mécanique de *S. isoetifolium* – De Los Santos et al. 2012). À moyen terme, il ne semble donc pas avoir de compétition corail-herbier.

En conclusion, les herbiers peuvent limiter et modifier l'hydrodynamisme sur certaines zones, favoriser la sédimentation, et la fixation de sédiment dans le récif, et limiter l'érosion des côtes. Dans un contexte de conservation des récifs coralliens, ces rôles importants restent toutefois à quantifier. Il serait important d'étudier en détail les processus sédimentaires impliquant les herbiers à La Réunion.



Figure D.10. Illustration des fronts herbier / corail sur le site de Planch'Alizé (PLA)

2.2 Des rôles dans la chimie des eaux récifales

2.2.1 Tampon de l'eutrophisation

L'eutrophisation des eaux récifales est décrite comme une des pressions majeures sur les récifs réunionnais par Cuet (1989). Les chapitres 4 et 5 ont mis en évidence la présence de différentes sources d'azote et de carbone au sein de l'écosystème herbier (naturelle et anthropique). Ils ont également permis de démontrer que les herbiers ont une importante capacité d'absorption des nutriments (nitrate et phosphate) dans la colonne d'eau. Dans ce contexte d'eutrophisation, leur rôle de tampon de pollution peut tenir une place prépondérante dans le récif de l'Ermitage / La Saline. Leur capacité d'absorption permettrait notamment de limiter l'impact des pulses nutritifs liés aux événements orographiques importants. Ainsi, les herbiers pourraient avoir un effet positif sur les communautés benthiques récifales par le maintien d'une bonne qualité de l'eau (Short & McRoy 1984) assuré par l'assimilation et la rétention efficace des nutriments (Thomas et al. 2007). Cependant, cette capacité d'effet tampon est limitée. L'apport de matière organique en excès entrave les échanges des eaux interstitielles qui, couplé aux apports nutritifs, peut créer des conditions hypoxiques et la production de sulfure d'hydrogène (H_2S). Ces changements diminuent la densité et la croissance des herbiers (Folmer et al. 2012). Ainsi en cas d'intensification de l'eutrophisation, l'écosystème herbier respire plus qu'il ne produit (hétérotrophie) et des relargages de phosphate et d'azote inorganiques dissous sont observés dans ces conditions (chapitre 5). Ce constat peut être un signal d'un potentiel basculement des communautés de l'écosystème herbier. Vu que nos observations restent limitées à une saison, il serait intéressant de

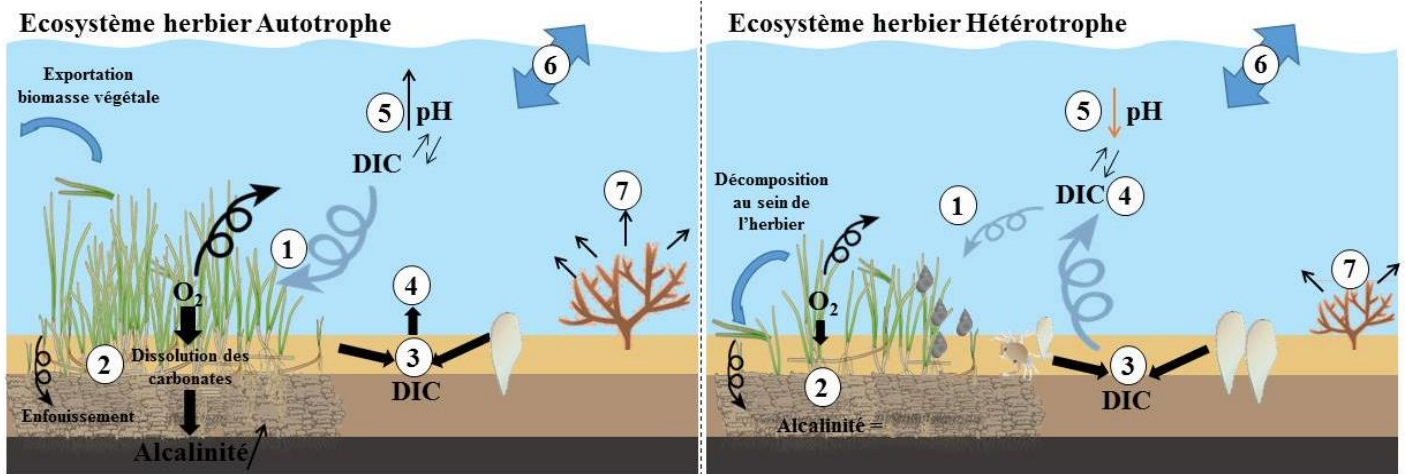
reproduire l'étude sur ce site afin de déterminer le seuil de tolérance à l'eutrophisation de cet écosystème herbier.

2.2.2 Oxygénation du milieu

Nous avons relevé une production en oxygène importante sur les zones d'herbier (chapitre 5), allant jusqu'à saturation du milieu (présence de bulles). Ce rôle d'oxygénation du milieu environnant par les herbiers est décrit par plusieurs auteurs (Larkum et al. 2006 - chapitre 14, Vassallo et al. 2013). Ces phénomènes sont facilement observables durant la période de forte irradiance (entre 11h et 15h). Les gaz produits ont été étudiés par Roberts & Moriarty (1987) sur *S. isoetifolium*, qui montrent une diffusion dans la colonne d'eau (83%) et dans les lacunes aérifères (17%). L'oxygénation de la colonne d'eau est essentielle pour bon nombre d'organismes hétérotrophes. Elle prend une place importante lors de phénomènes de marée basse et de forte température, particulièrement sujets à l'hypoxie compte tenu de la faible diffusion de l'oxygène dans l'eau (10000 fois plus lente que dans l'air), du dégazage et de la forte respiration benthique). Les herbiers marins pourraient donc avoir une place importante dans le maintien des concentrations en oxygène lors de ces phénomènes de faible mouvement de l'eau récifale. Les herbiers tiennent également un rôle important dans l'oxygénation de leur substrat, une partie de l'oxygène étant véhiculée vers le système racinaire (Smith et al. 1984) Ils permettent ainsi le développement d'une flore et d'une faune hypogées diversifiées (Kristensen 2005, van der Heide et al. 2012).

2.2.3 Favorisation de la calcification

À cette production d'oxygène est associée une assimilation du CO_2 et des ions HCO_3^- (DIC) de la colonne d'eau (Fig. D.11 ; chapitres 2 et 6). La production observée sur les herbiers pourrait donc avoir un effet sur la chimie des carbonates de l'eau récifale, et par conséquent sur les processus de calcification par les coraux scléactiniaires et les algues calcaires. Des données publiées révèlent que les herbiers marins de l'Indo-Pacifique ont 83% de chance d'avoir un bilan autotrophe avec une productivité moyenne de $155 \text{ g C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (Unsworth et al. 2012). L'analyse indique qu'une augmentation de 0,38 unités pH et de 2,9 de l'état de saturation en aragonite est observée en présence de prairies de phanérogames. Les auteurs précisent que le taux de calcification des coraux pourrait potentiellement s'accroître de 18% en présence d'herbier. Néanmoins, les valeurs de production nette en carbone obtenues à MNS et PAS (chapitre 5) varient entre 0,5 et -0,3 $\text{kg C.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$ (sites respectivement autotrophe et hétérotrophe), indiquant une variabilité spatiale d'un effet potentiel sur le pH (Fig. 11). Une telle augmentation du pH pourrait être profitable sur des sites tels que Planch'Alizés, où les colonies coralliennes et les plantes de l'herbier sont très proches. L'augmentation du pH pourrait être néanmoins limitée par les conditions hydrodynamiques affectant le temps de résidence et de mélange de l'eau récifale, particulièrement sur un site comme PAS où un courant constant de vidange est présent (Cordier 2007). Au final, par ses effets directs sur l'équilibre des carbonates et indirects sur la biologie des scléactiniaires, le rôle des herbiers marins sur l'acidification récifale et la croissance corallienne peut être significatif.



- 1- Forte productivité et assimilation de carbone inorganique dissous (DIC)
- 2- Transport de l'O₂ vers le sédiment via les rhizomes et racines
- 3- Faible respiration de faune hypogée ou décomposition
- 4- Faible diffusion du DIC vers la colonne d'eau
- 5- Augmentation du pH
- 6- Influence des conditions environnementales
- 7- Augmentation des taux de calcification

- 1- Faible productivité et assimilation de DIC (faible biomasse herbier)
- 2- Faible production d'O₂ et transport vers le sédiment. L'alcalinité n'est pas affectée
- 3- Augmentation de la respiration (faune et décomposition)
- 4- Augmentation des flux de DIC dans l'eau
- 5- Diminution du pH
- 6- Influence des conditions environnementales
- 7- Diminution des taux de calcification

Figure D.11. Processus biogéochimiques clés dans un écosystème herbier autotrophe ou hétérotrophe (modifié d'après Unsworth et al. 2012)

2.2.4 Propriétés antibactériennes

Depuis plus d'un demi-siècle, de nombreuses études ont reporté l'activité antimicrobienne de composés extraits de la flore marine (algues et herbiers) contre des organismes pathogènes (e.g. Pratt et al. 1951, Burkholder et al. 1960, Ballesteros et al. 1992). Notamment chez *S. isoetifolium* des composés chimiques aux propriétés antibactériennes ont été découvertes (Ravikumar 2011). L'auteur décrit l'efficacité de l'activité antibactérienne de composés bioactifs (carbohydrates, flavonoides, alkaloides et tannins) extrait des feuilles, rhizomes et racines contre les pathogènes de poissons (*Aeromonas hydrophila*, *Bacillus subtilis*, *Vibrio harveyi*, *Vibrio parahaemolyticus* and *Serratia sp.*). Il conclut que *S. isoetifolium* pourrait être une excellente source de composés antibactériens, et pourrait prendre part dans la gestion des maladies bactériennes affectant les communautés ichthyologiques. A La Réunion, plusieurs épisodes infectieux chez les poissons récifaux, dont un particulièrement importante en Mars 2014 ont été constatés. La bactérie *Streptococcus iniae* a été incriminée dans cet épisode de mortalité massive (T. Mulochau, communication personnelle). En comparaison aux autres Scarinae, l'espèce *Leptoscarus vaigiensis* semble avoir été moins touchée. Cette relative résistance pourrait être dérivée des substances antibactériennes dans son aliment principal, *S. isoetifolium*. Une étude approfondie sur cette piste scientifique me semble prometteuse.

2.3 Rôles biologiques

La diversité et la biomasse de la faune dans les herbiers marins de La Réunion se composent d'une variété d'organismes résidents ou temporaires qui interagissent de manière particulière avec cet écosystème.

2.3.1 Les herbiers comme source alimentaire

L'importance relative de la ressource à disposition (« bottom-up control) face à l'influence des consommateurs (« top-down control) dans le contrôle de la structure et le fonctionnement d'un écosystème est fondamentale en écologie (Valentine & Duffy 2006). Les importantes valeurs de biomasse et productivité en herbiers (chapitre 5, 7), démontrent une ressource stable ou croissante et relativement abondante. Les herbiers marins de La Réunion peuvent donc représenter une importante ressource alimentaire pour un ensemble d'espèces herbivores (mollusque, crustacé, échinoderme, poissons et tortue). Toutefois, d'après Thayer et al. (1984), peu d'espèces d'herbivores s'alimentent directement sur les tissus vivants des feuilles d'herbiers. En effet, les herbiers ont développé des propriétés physiques (teneur en fibres : lignine et cellulose ; forme de la tige) adaptées à leur milieu de vie (cf chapitre 2). Ceci se traduit notamment par une dilution des concentrations en nutriment (qualité nutritive) et une diminution de la digestibilité (Klumpp & Nichols 1983, Read & Stokes 2006), régulant les interactions herbier – herbivore (Prado & Heck 2011, Vergés et al. 2011). Cependant, *S. isoetifolium* est une espèce retrouvée dans des milieux plutôt abrités, ce lui confère des traits floraux plutôt favorables à l'herbivorie (faible teneur en fibres et ratio C:N < 17 ; De Los Santos et al. 2012). Même si les ratios C:N sont élevés à La Réunion (entre 26 à MNS et 24 à PLA), *S. isoetifolium* est une source alimentaire essentielle pour plusieurs espèces comme le perroquet des herbiers (*Leptoscarus vaigiensis*) et le poisson-lapin (*Siganus sutor* ; chapitre 6). Alors que l'herbivorie est décrite comme influençant la dynamique et la stabilité écologique des herbiers (Valentine & Duffy 2006, Heck & Valentine 2006, Unsworth et al. 2007), elle est également considérée comme modeste avec seulement 10 à 15% de la production foliaire journalière consommée (Den Hartog 1970, Thayer et al. 1984, Marco-Méndez et al. 2015). Les techniques utilisées (marques de morsure) sont néanmoins connues pour sous-estimer cette pression d'herbivore (Cebrián et al. 1996). Au vu des divergences observées dans la littérature, il serait nécessaire d'évaluer les pressions d'herbivorie exercées par les populations de *L. vaigiensis* ou *S. sutor* ainsi que leur impact sur cet écosystème. Elle pourra être analysée *a posteriori* suivant un modèle développé par Afeworki (2014) se basant sur des données de poids du poisson et de consommation journalière en carbone.

À la communauté ichtyologique s'ajoute la présence de jeunes individus de la tortue marine *Chelonia midas* (Fig. D.12a). Plusieurs études décrivent une pression d'herbivorie exercée sur *S. isoetifolium* par des méga-herbivores comme les tortues marines ou le dugong (Heinsohn et al. 1977, André et al. 2005, Ballorain et al. 2010). Cette prédation pourrait avoir une influence majeure dans la productivité et la

configuration du paysage herbier (Kirsch et al. 2002, Gullström et al. 2011, chapitre 3). Il serait donc essentiel d'évaluer les pressions d'herbivorie exercées par les tortues marines en s'inspirant des protocoles utilisés sur les herbiers de Mayotte dans le cadre de la thèse de Katia Ballorain en 2010 (cage d'exclusion – biomasse / densité). De même, la présence de *Tripneustes gratilla* étant avérée, une veille scientifique sur cette espèce serait conseillée en connaissance des phénomènes d'hyper herbivorie reportés lors de comportements agrégatifs de cette espèce (Alcoverro & Mariani 2002, 2004, Eklof et al. 2008). Une espèce de gastéropode, *Smaragdia rangiana* (Fig. D.12d) dont le genre est connu pour s'alimenter sur les herbiers (Unabia 2011), est également recensée dans les herbiers réunionnais. Une étude sur cette espèce pourrait être menée pour déterminer sa place dans la pression d'herbivorie. Des méthodes en aquarium sont suggérées (tige d'herbier / densité de mollusques), pour quantifier cette pression d'herbivorie, à la manière des travaux de thèse de Silvo (2011).

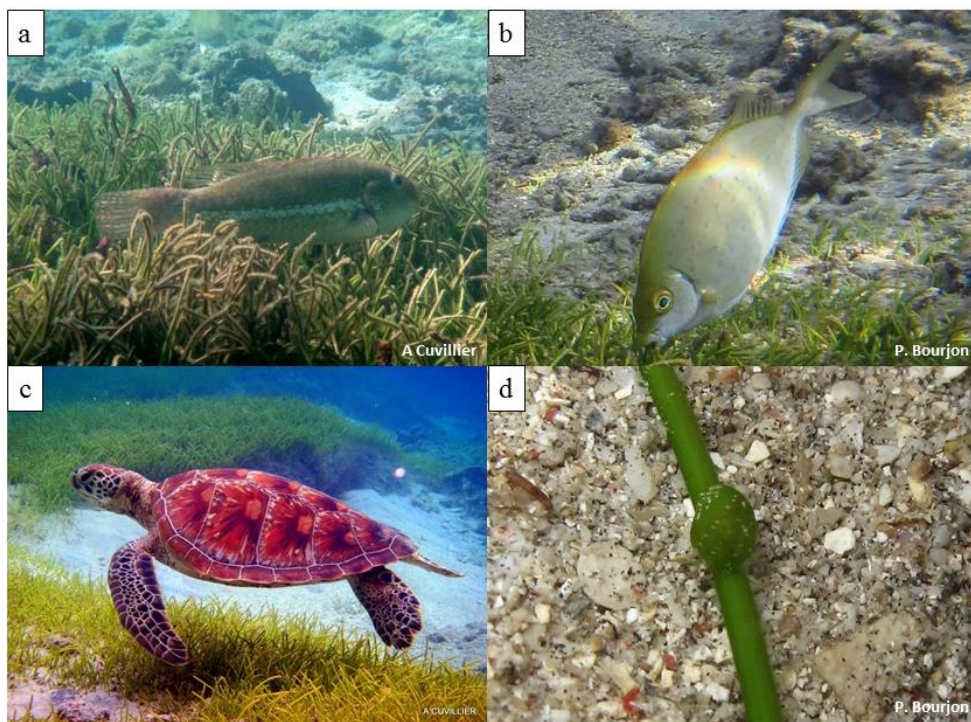


Figure D.12. Illustration d'herbivores s'alimentant sur les tiges d'herbiers : *Leptoscrarus vaigiensis* (a), *Siganus sutor* (b), *Chelonia midas* (c), *Smaragdia rangiana* (d)

Le matériel foliaire produit peut également entrer indirectement dans la chaîne alimentaire par l'intermédiaire de la décomposition bactérienne après défoliation, alimentant ainsi le recyclage interne du carbone et de l'azote observé dans notre étude (chapitre 5 et 6). Dans ces processus, certaines espèces d'holothuries comme *Holothuria leucospilota* semblent avoir un rôle. Cette espèce de nature agrégative (Taddei 2006) dévoile en effet d'importantes densités (10 ind.m⁻²) sur le site MNS et l'analyse isotopique témoigne du lien trophique qui existe, entre cette holothurie et *S. isoetifolium* (cf chapitre 7).

Mukai & Akiko (1995) soulèvent également la place importante des populations de gammares (Amphipodes) dans la mise à disposition de matériel végétal plus fin pour la décomposition. Les auteurs témoignent d'une consommation variant entre 78 et 86 % de la biomasse foliaire après défoliation

s'accompagnant d'une forte respiration. Dans les herbiers de La Réunion, la présence d'Amphipode a été constatée. La place de la macro et micro faune benthique au sein de l'écosystème herbier nécessite d'être étudiée, notamment pour expliquer les fortes respirations observées à la passe de l'Ermitage (chapitre 5).

2.3.2 Les épiphytes comme source alimentaire majeure

Les observations de terrain et mesures isotopiques révèlent que la plupart des espèces herbivores qui s'alimentent dans les herbiers ciblent une autre source de nourriture: les épiphytes. Ce sont une source alimentaire importante pour plusieurs d'espèces herbivores. Ainsi, plusieurs espèces d'Acanthuridae et de Chaetodontidae (Fig D.13d et e), normalement associées aux substrats coralliens, sont observées s'alimentant sur les tiges d'herbiers, incluant une connectivité entre ces deux écosystèmes adjacents. La présence de ces poissons herbivores au sein des herbiers, révèle un rôle important de l'écosystème herbier comme zone d'alimentation supplémentaire. Dans un contexte d'eutrophisation où la présence d'espèce herbivore est primordiale pour limiter la croissance algale, les herbiers marins pourraient jouer un rôle (alimentaire) dans le maintien de ces populations de poissons et inversement.

La communauté d'invertébrés est également omniprésente et profite également de cette ressource alimentaire. Des explosions démographiques d'espèces de gastéropodes (ex : *Cerithium rostratum* ; Fig. D.13b) sont constatées sur les herbiers passe de l'Ermitage. La biomasse en épiphytes peut alors participer également à la présence d'une épifaune herbivore diversité, en offrant un habitat complexe et une source alimentaire.



Figure D.13. Illustration des communautés herbivores ciblant les épiphytes sur les tiges d'herbier avec en exemple : *Stylocheilus striatus* juvéniles de nuit (a), *Cerithium rostratum* (b), *Cymatium labiosum* (c), *Acanthurus nigricauda* (d) et *Chaetodon vagabundus* (f)

2.3.3 La matière organique fixée par les épiphytes comme source d'alimentation

L'observation de comportement alimentaire de plusieurs espèces d'échinodermes comme *Synapta maculata*, *Stichopus chloronotus* et parfois *H.leucospilota* présents au sein des tiges d'herbier révèle un rôle différent des épiphytes (Fig. D.14). En effet, la présence d'épiphytes sur les tiges d'herbier permet de faciliter le piégeage de matières organiques (Hendriks et al. 2008) dont ces espèces vont profiter. Les herbiers marins vont donc jouer un rôle indirect pour ces espèces. L'eutrophisation pourrait être directement liée à la densité de ces espèces par la stimulation de la biomasse en épiphytes (apport nutritifs) et les apports de matières organiques.



Figure D.14. Illustration de comportement d'alimentation de *H.leucospilota* et *Synapta maculata* sur les feuilles de *Syringodium isoetifolium*

2.3.4 Les herbiers comme zone de nourricerie et de prédation

En plus de jouer un rôle dans l'alimentation de nombreuses espèces, les herbiers marins de La Réunion semblent essentiels comme zone de nourricerie. Effectivement, les comptages réalisés sur les communautés en échinodermes et poissons ont permis d'observer la présence de juvéniles au sein des patches d'herbiers. Pour les échinodermes, la présence de juvéniles d'*Actinopyga echinites* principalement au sein des herbiers du site MNS et de Planch'Alizé (chapitre 7 et P. Bourjon communication personnelle), ou encore de juvéniles de *S. chloronotus* sur la passe de l'Ermitage, est avéré. Les juvéniles, tout comme les adultes, profitent de la structure complexe des herbiers et de la concentration en matière organique pour se réfugier (hydrodynamisme, prédation) et s'alimenter. De la même manière, des juvéniles de nombreuses espèces poissons coralliens sont répertoriés (Scarinae, Acanthuridae, Siganidae, Mullidae, Labridae, Chaetodontidae, Balistidae, Gobiidae, Gerreidae, Lethrinidae, Serranidae, Murenidae), soulignant le rôle primordial de nourricerie des herbiers marins. Certaines de ces espèces peuvent être de teinte verdâtre (Fig. D.15) lors de leur stade juvénile (Scarinae, Siganidae), témoignant du rôle essentiel des herbiers dans leur cycle de vie en favorisant leur survie (refuge). D'autres espèces semblent profiter des effets de bancs offert par les juvéniles de Scarinae et Siganidae ainsi que de la complexité structurelle qu'offre la canopée des herbiers pour s'y réfugier (prédation).



Figure D.15. Illustrations de la présence de juvéniles de teinte verte (ici Scarinae) dans les herbiers de La Réunion

De par leur rôle concentrateur de biodiversité, les herbiers marins de La Réunion deviennent également une zone de chasse pour plusieurs espèces de poissons. Les biomasses en macro-faune benthique (non analysé lors de cette thèse) et en juvénile constatées, présentent un attrait alimentaire pour plusieurs espèces benthivores fouisseurs (8 espèces de Mullidae), omnivores et carnivores (44 espèces observées et comptées lors de parcours aléatoires de 10 minutes – non valorisé dans cette thèse). L'étude a entre autres permis d'observer la forte présence d'une espèce d'intérêt commerciale (*Epinephelus merra*) en haut de la chaîne trophique récifale et qui fait l'objet de suivi populationnelle par la réserve nationale marine de La Réunion. Ces suivis sont cependant uniquement réalisés sur le platier récifal. Il serait par conséquent intéressant d'intégrer les herbiers marins dans ces suivis afin de déterminer leur rôle dans le maintien de la population *E. merra*.

Au vu de l'ensemble de ces constats, les prairies de *S. isoetifolium* ont une place prépondérante au sein du récif. Elles sont un centre majeur de biodiversité où plusieurs communautés animales s'alimentent et se réfugient. Certaines espèces y sont totalement inféodées (*L. vaigiensis* qui n'est pas retrouvé ailleurs), d'autres profitent des ressources alimentaires et des abris qu'ils peuvent fournir. La présence d'espèces à fortes valeurs patrimoniales comme les tortues marines et dans une moindre mesure les hippocampes (*Hippocampus borboniensis*) font des herbiers un pôle de diversité essentiel pour l'écosystème récifal réunionnais.

3. Conclusion

Le travail de recherche réalisé a démontré les rôles écologiques divers des herbiers de La Réunion. Ils ont dévoilé une diversité importante et des processus fonctionnels complexes. L'étude sur la dynamique spatiale et temporelle a permis d'observer un patron de paysages d'herbiers ayant subi d'importantes variations et témoignant d'une forte capacité de résilience de ceux-ci face à différents stress environnementaux. L'étude des bilans métaboliques est contrastée (autotrophie et hétérotrophie), un rôle dans l'assimilation des nutriments (nitrate et phosphate) est déterminé, mais des limites (relargage de phosphate et azote inorganique dissous) face aux phénomènes d'eutrophisation importants sont relevées. L'analyse isotopique a permis d'observer les flux de matière au sein de l'écosystème herbier ainsi que l'influence des apports anthropiques. L'étude sur les communautés associées ont permis d'appréhender l'important rôle trophique de l'écosystème herbier dans le maintien de la biodiversité récifale. Et pour finir, l'étude sociale démontre la méconnaissance ainsi qu'une perception sociale limitée des herbiers réunionnais. Elle démontre également, l'importance du dialogue social (ici les pêcheurs) pour obtenir des informations sur l'histoire du paysage récifal réunionnais.

Ainsi ces travaux pluridisciplinaires ont permis d'apporter les premiers éléments scientifiques sur les herbiers marins de La Réunion. L'influence de multiples facteurs sur la dynamique et le fonctionnement des herbiers a été démontrée. L'ensemble des résultats sur les différents sites témoigne de la plasticité de l'espèce *S. isoetifolium* face à divers stress environnementaux. Deux facteurs ressortent tout particulièrement : l'eutrophisation et l'hydrodynamisme. L'influence de ces deux facteurs nécessite cependant un approfondissement. Premièrement, même si l'analyse spatiale a permis d'identifier le rôle des fortes houles australes dans la configuration du paysage herbier, elle n'est pas suffisante pour caractériser avec précision leur impact (énergie suffisante à l'arrachage, processus sédimentaire, part de la biomasse exportée). Les résultats obtenus, au-delà de leurs utilités ici, ouvrent également des perspectives de recherche intéressantes et essentielles dans l'étude de la dynamique des différentes biocénoses benthiques et de leurs interactions. À l'image des résultats obtenus dans le programme de recherche SPECTRA-BENT (Ifremer Réunion), il serait essentiel de réaliser un suivi temporel du paysage récifal de manière automatisée. Deuxièmement, les travaux sur la production et l'effet de l'eutrophisation demandent également à être développés afin de préciser certains aspects non expliqués : entre autres, la contribution distincte des herbiers, des épiphytes mais également de la faune et flore hypogées dans la production de l'écosystème herbier. Afin de compléter cette analyse, il serait essentiel d'observer les possibles variations saisonnières du bilan métabolique de l'écosystème herbier, en appliquant notre protocole en période d'hiver austral. Les rapports carbone, azote et phosphore (CNP) doivent être également analysés afin d'apporter de nouveaux éléments de l'état nutritionnel des eaux récifales. En effet, dans le cadre de l'intégration des herbiers comme bio-indicateur de la qualité des eaux récifales (Directive européenne cadre sur l'eau), l'analyse combinée des rapports CNP, des biomasses et des densités en herbier permettrait de développer un outil pertinent. Néanmoins, l'utilisation d'indice multi-métriques, quoi que fiables (García-Marín et al. 2013, Roca et al. 2016) est

très chronophage et couteuse. Il serait donc intéressant d'analyser en détail l'utilisation de ces trois métriques afin de déterminer laquelle serait la plus avantageuse pour les gestionnaires et décideurs. Pour finir, un aspect essentiel de la finalisation de ces travaux de recherche serait de relier l'ensemble des résultats afin de modéliser avec précision la dynamique spatiale des herbiers marins de La Réunion. Cet objectif semble cependant complexe au vu de la diversité de fonctionnement de l'écosystème herbier. Il serait alors approprié de travailler sur des sites clés, comme les herbiers de la passe de l'Ermitage.

Références bibliographiques

- Afeworki Y (2014) Population ecology of the rusty parrotfish *Scarus ferrugineus*, a dominant grazer on a seasonal coral reef. Thèse. University of Groningen
- 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
- Alcoverro T, Mariani S (2004) Patterns of fish and sea urchin grazing on tropical Indo-Pacific seagrass beds. *Ecography (Cop)* 3:361–365
- André J, Gyuris E, Lawler IR (2005) Comparison of the diets of sympatric dugongs and green turtles on the Orman Reefs, Torres Strait, Australia. *Wildl Res* 32:53–62
- Ballesteros E, Martin D, and Uriz MJ (1992) Biological activity of extracts from some Mediterranean macrophytes. *Bot Mar* 35:481–485
- Ballorain K (2010) Ecologie trophique de la tortue verte *Chelonia mydas* dans les herbiers marins et algueraies du sud-ouest de l’océan Indien. Thèse. Université de La Réunion
- 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
- Borum J, Murray L, Michael Kemp W (1989) Aspects of nitrogen acquisition and conservation in eelgrass plants. *Aquat Bot* 35:289–300
- Bouma TJ, Duren LA van, Temmerman S, Claverie T, Blanco-Garcia A, Ysebaert T, Herman PMJ (2007) Spatial flow and sedimentation patterns within patches of epibenthic structures: Combining field, flume and modelling experiments. *Cont Shelf Res* 27:1020–1045
- Burkholder PR, Burkholder LM, Almodóvar LR (1960) Antibiotic activity of some marine algae of Puerto Rico. *Bot Mar* 2:149–156
- Burkholder J, Tomasko D, Touchette B (2007) Seagrasses and eutrophication. *J Exp Mar Bio Ecol* 350:46–72
- Cabaço S, Apostolaki ET, García-Marín P, Gruber R, Hernández I, Martínez-Crego B, Mascaró O, Pérez M, Prathep A, Robinson C, Romero J, Schmidt AL, Short FT, Tussenbroek BI van, Santos R (2013) Effects of nutrient enrichment on seagrass population dynamics: Evidence and synthesis from the biomass-density relationships. *J Ecol* 101:1552–1562
- Cebrián J, Duarte CM, Marbà N (1996) Herbivory on the seagrass *Cymodocea nodosa* (Ucria) ascherson in contrasting Spanish Mediterranean habitats. *J Exp Mar Bio Ecol* 204:103–111
- Cordier E (2007) Dynamique hydrosédimentaire du récif frangeant de l’ Hermitage / La Saline (La Réunion) : Processus physiques et flux sédimentaires. Thèse. Université de La Réunion
- Cuet P (1989) Influence des résurgences d’eau douces sur les caractéristiques physico-chimiques et métaboliques de l’écosystème récifal à La Réunion (Océan Indien). Thèse. Aix-Marseille 3
- Cuvillier A, Villeneuve N, Cordier E, Kolasinski J, Maurel L, Farnier N, Frouin P (2016) Causes of seasonal and decadal variability in a tropical seagrass seascape (Reunion Island, South Western Indian Ocean). *Estuar Coast Shelf Sci*:In press
- Duarte CM (2002) The future of seagrass meadows. *Environ Conserv* 29:192–206
- Duvat VKE, Magnan AK, Etienne S, Salmon C, Pignon-Mussaud C (2016) Assessing the impacts of and resilience to Tropical Cyclone Bejisa, Reunion Island (Indian Ocean). *Nat Hazards* 83:601–640
- Eklof J, Delatorrecastro M, Gullstrom M, Uku J, Muthiga N, Lyimo T, Bandeira S (2008) Sea urchin

- overgrazing of seagrasses: A review of current knowledge on causes, consequences, and management. *Estuar Coast Shelf Sci* 79:569–580
- Fokeerawahedally S, Bhikajee M (2005) The effects of in situ shading on the growth of a seagrass. *Estuar Coast Shelf Sci* 64:149–155
- Folmer EO, Geest M van der, Jansen E, Olf H, Michael Anderson T, Piersma T, Gils J a. van (2012) Seagrass-Sediment Feedback: An Exploration Using a Non-recursive Structural Equation Model. *Ecosystems* 15:1380–1393
- Fonseca M, Bell SS (1998) Influence of physical settings on seagrass landscapes near Beaufort, North Carolina, USA. *Mar Ecol Prog Ser* 171:109–121
- Foy RH, Gibson CE, Smith R V (1976) The influence of daylength, light intensity and temperature on the growth rates of planktonic blue-green algae. *Br Phycol J* 11:151–163
- Gacia E, Littler MM, Littler DS (1999) An Experimental Test of the Capacity of Food Web Interactions (Fish-Epiphytes-Seagrasses) to Offset the Negative Consequences of Eutrophication on Seagrass Communities. *Estuar Coast Shelf Sci* 48:757–766
- Gambi M, Nowell A, Jumars P (1990) Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Mar Ecol Prog Ser* 61:159–169
- García-Marín P, Cabaço S, Hernández I, Vergara JJ, 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. *Mar Pollut Bull* 68:46–54
- Gillis LG, Bouma TJ, Jones CG, Katwijk MM Van, Nagelkerken I, Jeuken CJL, Herman PMJ, Ziegler a. D (2014) Potential for landscape-scale positive interactions among tropical marine ecosystems. *Mar Ecol Prog Ser* 503:289–303
- Goldman J, Carpenter E (1974) A kinetic approach to the effect of temperature on algal growth. *Limnol Oceanogr* 19:756–766
- Granata TC, Serra T, Colomer J, Casamitjana X, Duarte CM, Gacia E (2001) Flow and particle distributions in a nearshore seagrass meadow before and after a storm. *Mar Ecol Prog Ser* 218:95–106
- Grime JP (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary Theory. *Am Nat* 111:1169–1194
- Gullström M, Berkström C, Öhman MC, Bodin M, Dahlberg M (2011) Scale-dependent patterns of variability of a grazing parrotfish (*Leptoscarus vaigiensis*) in a tropical seagrass-dominated seascape. *Mar Biol* 158:1483–1495
- Hartog C Den (1970) *The Sea-Grasses of the World*. North- Holland Publishing Company, Amsterdam
- Hauxwell J, Valiela I (2004) Effects of nutrient loading on shallow seagrass-dominated coastal systems: Patterns and processes. In: Nielsen SL, Banta GT, Pedersen MF (eds) *Estuarine Nutrient Cycling: The Influence of Primary Producers*. Kluwer Academic Publishers, p 59–92
- Heck KL, Pennock JR, Valentine JF, Coen LD, Sklenar S a. (2000) Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: An experimental assessment. *Limnol Oceanogr* 45:1041–1057
- Heck KL, Valentine JF (2006) Plant–herbivore interactions in seagrass meadows. *J Exp Mar Bio Ecol* 330:420–436
- Heide T van der, Govers LL, Fouw J de, Olf H, Geest M van der, Katwijk MM van, Piersma T, Koppel J van de, Silliman BR, Smolders a. JP, Gils J a. van (2012) A Three-Stage Symbiosis Forms the Foundation of Seagrass Ecosystems. *Science* (80-) 336:1432–1434
- Heinsohn GE, Lear RJ, Bryden MM, Marsh H, Gardner BR (1977) Discovery of a Large Population of

- Dugongs off Brisbane, Australia. *Environ Conserv* 5:91–92
- Hendriks IE, Sintes T, Bouma TJ, Duarte CM (2008) Experimental assessment and modeling evaluation of the effects of the seagrass *Posidonia oceanica* on flow and particle trapping. *Mar Ecol Prog Ser* 356:163–173
- Huston M, The S, Naturalist A, Jan N (1979) The University of Chicago A General Hypothesis of Species Diversity. *Am Nat* 113:81–101
- Kininmonth S, Beger M, Bode M, Peterson E, Adams VM, Dorfman D, Brumbaugh DR, Possingham HP (2011) Dispersal connectivity and reserve selection for marine conservation. *Ecol Modell* 222:1272–1282
- Kirsch KD, Valentine JF, Heck KF (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. *Mar Ecol Prog Ser* 227:71–85
- Klumpp DW, Nichols PD (1983) Nutrition of the southern sea garfish *Hyporhamphus melanochir*: gut passage rate and daily consumption of two food types and assimilation of seagrass components *. *Mar Ecol Prog Ser* 12:207–216
- Klumpp DW, Salita-Espinosa JS, Fortes MD (1992) The role of epiphytic periphyton and macroinvertebrate grazers in the trophic flux of a tropical seagrass community. *Aquat Bot* 43:327–349
- Kristensen E (2005) Interactions between macro-and microorganisms in marine sediments (AG Union, Ed.).
- Larkum AWD, Orth RJ, Duarte CM (2006) Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation.
- Lewis SM (1985) Herbivory on coral reefs algal susceptible to herbivorous fishes. *Oecologia* 63:370–375
- Los Santos CB De, Brun FG, Onoda Y, Cambridge ML, Bouma TJ, Vergara JJ, Pérez-Lloréns JL (2012) Leaf-fracture properties correlated with nutritional traits in nine Australian seagrass species: Implications for susceptibility to herbivory. *Mar Ecol Prog Ser* 458:89–102
- Lovett G., Jones C., Turner MG, Weathers K. (2005) Ecosystem function in heterogeneous landscapes. In: *Heterogeneous Landscapes*.p 1
- Lugendo BR, Pronker A, Cornelissen I, Groene A de, Nagelkerken I, Dorenbosch M, Velde G van der, Mgayya YD (2005) Habitat utilisation by juveniles of commercially important fish species in a marine embayment in Zanzibar, Tanzania. *Aquat Living Resour* 18:149–158
- Luhar M, Nepf HM (2013) From the blade scale to the reach scale: A characterization of aquatic vegetative drag. *Adv Water Resour* 51:305–316
- Marco-Méndez C, Ferrero-Vicente LM, Prado P, Heck KL, Cebrián J, Sánchez-Lizaso JL (2015) Epiphyte presence and seagrass species identity influence rates of herbivory in Mediterranean seagrass meadows. *Estuar Coast Shelf Sci* 154:94–101
- McKenzie LJ, Yoshida RL, Unsworth RKF (2014) Disturbance influences the invasion of a seagrass into an existing meadow. *Mar Pollut Bull* 86:186–96
- Miles J (1985) The pedogenic effects of different species and vegetation types and the implications of succession. *J soil Sci* 36:571–584
- Moilanen A, Nieminen M (2002) Simple connectivity measures in spatial ecology. *Ecology* 83:1131–1145
- Montfrans J van, Wetzel RL, Orth RJ (1984) Epiphyte-grazer relationships in seagrass meadows: Consequences for seagrass growth and production. *Estuaries* 7:289–309
- Moran KL, Bjorndal K a. (2005) Simulated green turtle grazing affects structure and productivity of

- seagrass pastures. *Mar Ecol Prog Ser* 305:235–247
- Mukai H, Akiko I (1995) Grazing effects of a gammaridean Amphipoda, *Ampithoe* sp., on the seagrass, *Syringodium isoetifolium* and epiphytes in a tropical seagrass bed of Fiji. *Ecol Res*:243–257
- Naim O, Tourrand C, Ballesteros E, Bigot L, Semple S, Cauvin B, Cuet P, Montaggioni L (2013) Fringing reefs of Reunion Island and eutrophication effects. PART 2 : Long-Term Monitoring of Primary Producers. *Atoll Res Bull* 597:1–36
- Neumeier U (2007) Velocity and turbulence variations at the edge of saltmarshes. *Cont Shelf Res* 27:1046–1059
- Odum HT (1971) *Environment, power, and society*. New York Wiley-Interscience 130
- Paquier AE (2014) *Interactions de la dynamique hydro-sédimentaire avec les herbiers de phanérogames, Étang de Berre*. Thèse. Université de Aix-Marseille
- Patriquin DG (1975) “Migration” of blowouts in seagrass beds at Barbados and Carriacou, West Indies, and its ecological and geological implications. *Aquat Bot* 1:163–189
- Paul M, Bouma TJ, Amos CL (2012) Wave attenuation by submerged vegetation: Combining the effect of organism traits and tidal current. *Mar Ecol Prog Ser* 444:31–41
- Peterson BJ, Rose CD, Rutten LM, Fourqurean JW, Peterson BJ, Rose CD, Rutten LM, Fourqurean JW (2002) Disturbance and recovery following catastrophic grazing: studies of a successional chronosequence in a seagrass bed. *Oikos* 97:361–370
- Prado P, Heck KL (2011) Seagrass selection by omnivorous and herbivorous consumers: Determining factors. *Mar Ecol Prog Ser* 429:45–55
- Pratt R, Mautner H, Gardner GM, Sha Y, Dufrenoy J (1951) Report on antibiotic activity of seaweed extracts. *J Am Pharm Assoc Am Pharm Assoc (Baltim)* 40:575–579
- Pringle CM (2001) Hydrologic connectivity and the management of biological reserves: A global perspective. *Ecol Appl* 11:981–998
- Ravikumar S (2011) Bioactive potential of a Seagrass *Syringodium isoetifolium* against bacterial fish pathogens. 4:1854–1856
- Read J, Stokes A (2006) Plant biomechanics in an ecological context. *Am J Bot* 93:1546–1565
- Robarts RD, Zohary T (1987) Temperature effects on photosynthetic capacity, respiration, and growth rates of bloom-forming cyanobacteria. *New Zeal J Mar Freshw Res* 21:391–399
- Roberts DG, Moriarty DJW (1987) Lacunal gas discharge as a measure of productivity in the seagrasses *Zostera capricorni*, *Cymodocea serrulata* and *Syringodium isoetifolium*. *Aquat Bot* 28:143–160
- Roca G, Alcoverro T, Krause-Jensen D, Balsby TJS, Katwijk MM Van, Marbà N, Santos R, Arthur R, Mascaró O, Fernández-Torquemada Y, Pérez M, Duarte CM, Romero J (2016) Response of seagrass indicators to shifts in environmental stressors: A global review and management synthesis. *Ecol Indic* 63:310–323
- Rozan TF, Taillefert M, Trouwborst RE, Glazer BT, Ma S, Herszage J, Valdes LM, Price KS, Iii GWL (2002) Iron-sulfur-phosphorus cycling in the sediments of a shallow coastal bay: Implications for sediment nutrient release and benthic macroalgal blooms. *Limnol Oceanogr* 47:1346–1354
- Sanders HL (1968) Marine benthic diversity: a comparative study. *Am Nat* 102:243–282
- Short FT, Burdick DM, Kaldy JEI (1995) Mesocosm experiments quantify the effects of eutrophication on eelgrass, *Zostera marina*. *Limnol Oceanogr* 40:740–749
- Short FT, McRoy CP (1984) Nitrogen uptake by leaves and root of the seagrass *Zostera marina* L. *Bot Mar* xxvii:547–555

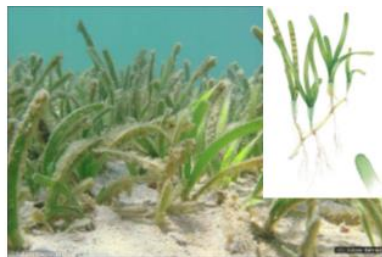
- Short FT, Short C. (1984) Seagrass Filter: Purification of Estuarine and Coastal Waters. In: The Estuary as Filter. Academic Press, Orlando FL, p 395–413
- Short FT, Wyllie-Echeverria S (1996) Natural and human-induced disturbance of seagrasses. *Environ Conserv* 23:17
- Silvo IC (2011) Grazing on the epiphytic community of *Posidonia oceanica* (L.) Delile: An assesment of its relevance as a buffering process of eutrophication. Thèse. Univeristat de les Illes Balears
- Smith RD, Dennison WC, Alberte RS (1984) Role of seagrass photosynthesis in root aerobic processes. *Plant Physiol* 74:1055–1058
- Sultan SE (2000) Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends Plant Sci* 5:537–542
- Taddei D (2006) Transfert de matière et d'énergie dans les sédiments d'un complexe récifal anthropisé (île de La Réunion, Océan Indien). Thèse. Université de La Réunion
- Thayer GW, Bjorndal KA, Ogden JC, Williams SL, Zieman FC (1984) Role of larger herbivores in seagrass community. *Estuaries* 7:351–376
- Thomas FIM, Cornelisen Christopher D., Zande JM (2000) Effects of Water Velocity and Canopy Morphology on Ammonium Uptake by Seagrass Communities. *Ecol Soc Am* 1:2704–2713
- Tilman D, Downing JA (1994) Biodiversity and stability in grasslands. *Nature* 367:363–365
- Touchette BW, Burkholder JM (2000) Review of nitrogen and phosphorus metabolism in seagrass. *J Exp Mar Bio Ecol* 250:133–167
- Udy JW, Dennison WC, Lee Long WJ, McKenzie LJ (1999) Responses of seagrass to nutrients in the Great Barrier Reef, Australia. *Mar Ecol Prog Ser* 185:257–271
- Unabia CRC (2011) The snail *Smaragdia bryanae* (Neritopsina, Neritidae) is a specialist herbivore of the seagrass *Halophila hawaiiiana* (Alismatidae, Hydrocharitaceae). *Invertebr Biol* 130:100–114
- Unsworth RKF, Bell JJ, Smith DJ (2007) Tidal fish connectivity of reef and sea grass habitats in the Indo-Pacific. *J Mar Biol Assoc UK* 87:1287–1296
- Unsworth RKF, Collier CJ, Henderson GM, McKenzie LJ (2012) Tropical seagrass meadows modify seawater carbon chemistry: implications for coral reefs impacted by ocean acidification. *Environ Res Lett* 7:24026
- Valentine JF, Duffy JE (2006) The central role of grazing in seagrass ecology. In: *Seagrasses: Biology, Ecology and Conservation*. p 463–501
- Valentine JF, Heck K (1999) Seagrass herbivory: evidence for the continued grazing of marine grasses. *Mar Ecol Prog Ser* 176:291–302
- Vassallo P, Paoli C, Rovere A, Montefalcone M, Morri C, Bianchi CN (2013) The value of the seagrass *Posidonia oceanica*: A natural capital assessment. *Mar Pollut Bull* 75:157–167
- 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
- Wilson JB, Agnew ADQ (1992) Positive-Feedback Switches in Plant-Communities. *Adv Ecol Res* 23:263–336

ANNEXES

Annexe 1 : Illustration des 13 espèces d'herbiers marins de l'ouest de l'océan Indien



Thalassodendron ciliatum



Cymodocea serrulata



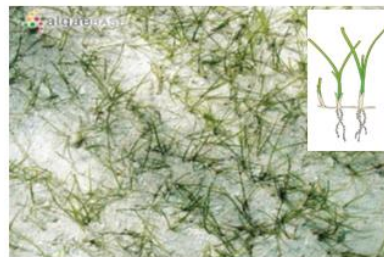
Cymodocea rotundata



Halophila ovalis



Halodule uninervis



Halodule wrightii



Thalassia hemprichii



Enhalus acoroides



Halophila stipulacea



Zostera capensis



Ruppia maritima



Halophila minor



Syringodium isoetifolium

- ❖ Crédit photo Algaebase et Cuvillier Alexis
- ❖ Schémas issue de <http://ian.umces.edu/>

Annexe 2 : Liste des 11 espèces d'échinodermes observés au sein des herbiers marins de La Réunion durant l'étude

Classe	Genre espèce
Holothuroidea	<i>Actinopyga echinites</i>
	<i>Actinopyga mauritiana</i>
	<i>Bohadschia vitiensis</i>
	<i>Stichopus horrens</i>
	<i>Stichopus chloronotus</i>
	<i>Holothuria fuscocinerea</i>
	<i>Holothuria nobilis</i>
	<i>Holothuria cinerascens</i>
	<i>Holothuria atra</i>
	<i>Holothuria leucospilota</i>
	<i>Synapta maculata</i>
Echinoidea	<i>Echinometra mattei</i>
	<i>Toxopneuste pileolus</i>
	<i>Tripneustes gratilla</i>

(Attention cette liste ne tient pas compte des espèces cryptiques et hypogées ; ex : Ophiures)

Annexe 3 : Liste des 22 espèces de poissons herbivores observés au sein des herbiers marins de La Réunion

Familles	Genres	Espèces
Acanthuridae	<i>Acanthurus</i>	<i>nigrofuscus</i>
		<i>nigricauda</i>
		<i>triestegus</i>
		<i>blochii</i>
		<i>tennenti</i>
	<i>Naso</i>	<i>unicornis</i>
	<i>Ctenochaetus</i>	<i>striatus</i>
Scaridae	<i>Leptoscarus</i>	<i>vaigiensis</i>
	<i>Calotomus</i>	<i>carolinus</i>
	<i>Chlorurus</i>	<i>sordidus</i>
	<i>Scarus</i>	<i>ghobban</i>
		<i>niger</i>
		<i>juveniles</i>
Siganidae	<i>Siganus</i>	<i>sutor</i>
Chaetodontidae	<i>Chaetodon</i>	<i>vagabundus</i>
		<i>melannotus</i>
		<i>auriga</i>
		<i>lunula</i>
	<i>Heniochus</i>	<i>monoceros</i>
Pomacentridae	<i>Chrysiptera</i>	<i>glauca</i>
	<i>Stegastes</i>	<i>nigricans</i>
		<i>limbatus</i>
		<i>punctatus</i>
Mugillidae	<i>Crenimugil</i>	<i>crenilabris</i>

Effects of Strong Negative Sea Level Anomalies on Coral Reefs, Reunion Island (South-West Indian Ocean)

Pascal Mouquet¹, Ludovic Hoarau², Alexis Cuvillier³, Michel Ropert², Touria Bajjouk⁴

¹ Université de Bretagne Occidentale, UMR CNRS 6538, Brest, France

² IFREMER, Délégation océan Indien, Rue Jean BERTHO, BP60, 97822 Le Port, La Réunion, France

³ UMR ENTROPIE 9220, UR CNRS IRD, LABEX « Corail », Université de La Réunion, Avenue René Cassin, CS 92003, 97744 Saint-Denis, France

⁴ IFREMER, DYNECO/Applications Géomatiques, BP 70, 29280 Plouzane, France

Although some locations with high tidal range display thriving coral reef communities (Rosser and Veron 2011), prolonged aerial exposure of reef corals may lead to extensive bleaching events and mortalities (Fishelson 1973, Loya 1976, Anthony and Kerswell 2007).

We report here an important coral mortality event caused by their long emersion following negative sea level anomalies (SLA) on Reunion Island reefs, South-West Indian Ocean (SWIO). Between May and August 2015, an atypical negative SLA which occurred over both long distance (>900 km wide) and time (3 months) frames, affected the Mascarene Islands (Fig. 1a). Observed and simulated SLA over the 1994-2009 period was 400 km on average with a predominant 60-day period (Pous *et al.* 2015). This anomaly resulted in unexpected and acute low tides: while the maximum tidal amplitude is approximately 1 m, the daily mean sea level (MSL) dropped by 40 cm in early June (Fig. 1b), 30 cm below the regular MSL. Extended reef flats were consequently exposed to the air up to 6 hours a day during tens of days (Fig. 1c).

Following this event, we observed partial and total coral mortality at different reef sites. Susceptibility to prolonged aerial exposure did not differ between species, affecting apparently all reef communities from Scleractinian corals *Acropora spp.* and *Porites spp.* to soft corals *Sinularia sp.*, foliaceous coralline algae *Mesophyllum sp.* and monospecific seagrass beds *Syringodium isoetifolium*. Mortality was restricted to the emerged part of organisms while deeper immersed units remained unaffected (Fig. 1d-f). Total mortalities were observed on coral colonies that stood on emerged reef strips. We suppose that reef communities' death is directly correlated to the negative SLA combined with long periods of aerial exposure, solar radiation, and desiccation (Anthony and Kerswell 2007). These extreme natural events are rarely observed and documented, but their role in structuring reef communities may be important. Resilience is time dependent in pristine environments whereas in human-perturbed environments reefs may not recover their former state (Loya 1976). In a context of fast-growing anthropogenic disturbances on shallow fringing reefs, the impacts of SLA need to be investigated as a crucial factor that shapes reef communities and biodiversity.

References

- Anthony KRN, Kerswell AP (2007) Coral mortality following extreme low tides and high solar radiation. *Mar Biol* 151:1623-1631
- Fishelson L (1973) Ecological and biological phenomena influencing coral-species composition on the reef tables at Eilat (Gulf of Aqaba, Red Sea). *Mar Biol* 19:183-169
- Loya Y (1976) Recolonization of sea corals affected by natural catastrophes and man-made perturbations. *Ecology* 57(2):278-279
- Pous S, Lazure P, André G, Dumas F, Halo I, Penven P (2014) Circulation around La Réunion and Mauritius islands in the south-western Indian Ocean: A modeling perspective, *J Geophys Res Oceans* 119:1957-1976
- Rosser, NL, Veron JEN (2011) Australian corals thriving out of water in an extreme environment. *Coral Reefs* 30:21

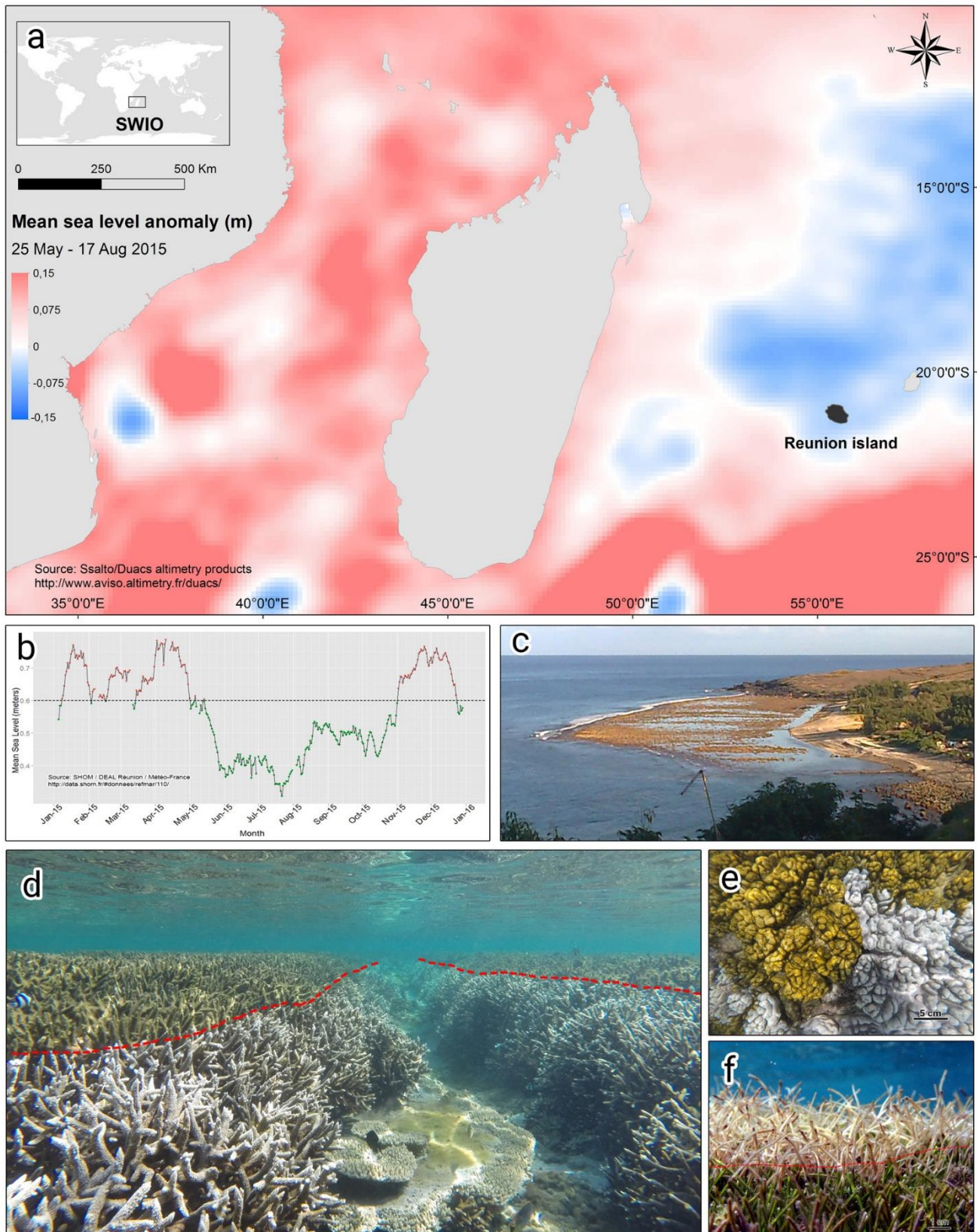


Fig.1 (a) Mean sea level (MSL) anomaly from late May to mid-August in the SWIO, (b) tide gauge MSL at Réunion Island in 2015. (c) Emerged reef during the negative anomaly. (d) Partial mortalities of corals *Acropora muricata*, (e) *Simularia* sp. and (f) seagrass beds *Syringodium isoetifolium*. The red dotted lines indicate the limit between alive and dead corals and seagrass leaves.

Annexe 5: Exemple d'enquête réalisée sur les touristes (chapitre 3)

Site/enquêteur :

Date :

Guide de l'entretien ciblé sur les touristes :

***Produits et services écologiques associés aux herbiers marins à La
Réunion***

Information démographique	
Nom et prénom :	
Sexe : <input type="checkbox"/> Femme <input type="checkbox"/> Homme	
Âge :	
Pays d'origine :	
Pays de résidence :	
No. de personnes à l'entretien:	
No. de personnes voyageant :	
Profession:	
Lieu de résidence pour les vacances :	

Raisons de la venue à La Réunion
(Si étranger) Pourquoi avoir choisi La Réunion comme destination pour votre voyage ?
Pourquoi avoir choisi la côte ouest/récif pour vos vacances ?
Allez vous passer la totalité de vos vacances sur la côte ouest/récif ?
Combien de temps allez-vous passer sur la côte ouest/récif ?
Envisagez-vous de participer à un certain type d'activités pendant votre séjour dans l'ouest ? Si oui, lesquelles ?
Êtes-vous satisfait de votre séjour à cet endroit? Si oui, pourquoi ? Sinon, pourquoi ? Y reviendriez-vous ?
Combien de fois êtes-vous entré dans le lagon de l'Ermitage/La Saline ? À quelle fréquence ? Où et comment avez-vous entendu parler de cet endroit ?

Perception des herbiers marins

Savez-vous ce qu'est un herbier marin ?

Avez-vous déjà observé des herbiers marins ?

Pensez-vous que la présence d'herbiers marins est positive pour le lagon ?

Si oui, pourquoi ?

Sinon, pourquoi ?

Est-il important de préserver les herbiers marins ?

Si oui, pourquoi ?

Sinon, pourquoi ?

Que se passerait-il si les herbiers marins disparaissaient du lagon ?

Est-ce que les herbiers marins affectent votre choix pour aller nager ou se baigner (positivement ou négativement) ?

Si positivement, pourquoi ?

Si négativement, pourquoi ?

Décrivez l'importance des herbiers pour : (1 pas important – 5 extrêmement important)

1=pas important

2=un peu important

3=important

4=très important

5=Extrêmement important

- a) comme zone de pêche :
- b) comme producteur de poisson :
- c) comme zone de nurserie pour les alevins de poisson :
- d) comme zone de reproduction (ponte des oeufs)
- e) comme zone de prospection alimentaire (où les poissons mangent)
- f) comme zone d'abri pour les poissons (refuge) :
- g) comme producteur de crustacés (crevettes, crabes) :
- h) comme producteur de mollusques (porcelaines, coquillages, ...)
- i) comme producteur d'échinodermes (étoiles de mer, concombres de mer, oursins) :
- j) comme zone de protection du littoral, rétention du sable :
- k) comme zone d'accalmie (courants, vagues) :
- l) comme zone de clarification des eaux :
- m) Les herbiers sont-ils de bons indicateurs du changement de la zone côtière :
- n) Les herbiers sont-ils affectés par le développement de la zone côtière :
- o) Les herbiers sont-ils affectés par la pression de pêche :
- p) Les herbiers sont-ils importants pour le tourisme :
- q) Les herbiers sont-ils jolis ?
- r) Les herbiers sont-ils importants dans la culture réunionnaise :

Enjeux économiques

Quelle somme d'argent avez-vous prévue pour votre séjour uniquement sur la zone Ermitage/la Saline ? Est-ce ce que vous dépensez généralement à cet endroit (si déjà venu) ?

Sensibilisation au voyage écologique

Pensez-vous que les restrictions de la réserve marine sont appropriées et logiques pour La Réunion? Sinon, pourquoi ?

Pensez-vous que l'observation de la faune marine est un facteur de perturbation ? (exemple : pour les tortues ou les poissons ?)

S'il y avait eu un coût pour rentrer dans la réserve marine, seriez-vous tout de même venu ?

Annexe 6 : Article de presse dans le journal le Quotidien (Novembre 2013)

Les herbiers à l'étude

L'occasion était trop belle pour ne pas la manquer. Plusieurs centaines de personnes, tous observateurs attentifs du milieu, d'un coup à interroger, Alexis Cuvillier ne pouvait la manquer. Le jeune homme prépare une thèse sur les herbiers marins qui colonisent peu à peu le lagon.

Pas d'inquiétude pourtant, le phénomène, s'il n'avait pas été étudié jusqu'à présent, est naturel. « Ces herbiers existent de tout temps mais avaient presque disparu dans les années 70 et 80 », raconte le thésard. Ils sont constitués de plantes herbacées, à fleur, cousines des posidonies de la Méditerranée. « La surface colonisée est équivalente à celle qu'elle était dans les années 60, mais pas aux mêmes endroits », indique Alexis Cuvillier.

On en trouve à trois endroits du lagon. Au nord du côté des

Brisants, devant la passe de l'Ermitage et devant Planche Alizé. Ces plantes poussent sur les surfaces sableuses et, normalement, ne rentrent pas en concurrence avec les coraux. Elles profitent de la pollution azotée et poussent à une vitesse de plusieurs millimètres par jour, constituant de petites dunes sous-marines.

Ces herbiers sont d'une grande importance pour l'écosystème, servant de refuge et de nourriture à nombre d'espèces de poissons, d'invertébrés et aux tortues. Ils pourraient modifier la courantologie et avoir un effet sur les systèmes coralliens mais, en revanche, ils participent à limiter l'érosion du littoral.

Parfois mal perçus par les plagistes qui y voient une pollution, les prairies sous-marines sont des zones d'observation privilégiées des tortues et de la faune sous-marine.



Les herbiers sous-marins participent à l'assainissement du milieu et sont un abris de choix pour les alevins. (Photo DR)

Résumé

A l'interface benthopélagique, les herbiers marins présentent une multitude de rôles écosystémiques essentiels, comme par exemple la protection du littoral ou être des réservoirs de biodiversité. Historiquement, les scientifiques et décideurs de La Réunion se sont focalisés sur l'écosystème récifal. Néanmoins, des prairies de phanérogames marines monospécifiques à *Syringodium isoetifolium* sont présentes de manière pérenne (3 hectares en 2013) au sein du complexe récifal de l'Ermitage / La Saline (côte ouest de La Réunion – océan Indien). L'objectif principal de cette étude était d'apporter les premières données sur l'écologie de ces herbiers marins. Pour cela une approche pluridisciplinaire a été développée. Un volet porte sur l'étude de la dynamique spatiale du paysage herbier sur 65 ans (dès 1950), ainsi qu'à une échelle saisonnière (2013-2015). Elle a permis de définir le rôle majeur des forçages hydrodynamiques et de l'eutrophisation. Un deuxième volet, sur l'analyse de la productivité de l'écosystème herbier et sa réponse métabolique face à des apports nutritifs (nitrate, phosphate), révèle une forte variabilité des bilans métaboliques (autotrophie ou hétérotrophie) en fonction des conditions environnementales, ainsi qu'un rôle de tampon sur les flux de nutriments, jusqu'à un certain seuil. En troisième lieu, des analyses isotopiques ($\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$) ont permis d'identifier les sources de matière entrant dans l'écosystème et alimentant les réseaux trophiques associés aux herbiers. Deux communautés sont particulièrement concernées : les échinodermes et poissons herbivores). L'étude a permis d'établir un lien trophique entre *Holothuria leucospilota* et les herbiers marins. Par ailleurs, le rôle essentiel des prairies sous-marines dans le maintien des populations de poisson herbivores récifaux (alimentation, nourricerie) a été mis en évidence, notamment pour des espèces dites « résidentes » (*Leptoscarus vaigiensis* et *Siganus sutor*). Des enquêtes locales ont révélé une méconnaissance de cet écosystème malgré leur potentiel économique et écologique. Ces écosystèmes aux fonctions importantes doivent donc être mieux pris en compte dans la gestion du milieu marin réunionnais.

Mots-clés: herbier marin, écologie du paysage marin, productivité, eutrophisation, communautés, réseau trophique

Abstract

Located at the benthos-pelagos interface, seagrass beds have many ecosystemic roles such as coastal protection or biodiversity. Historically, scientists and decision-makers at Reunion Island have been focusing on reef ecosystems. However, for several decades, monospecific (*Syringodium isoetifolium*) seagrass beds have been observed (3 hectares – 2013) within Ermitage / La Saline reef (West coast). The main objective of this study was to give the first data on seagrass ecology at Reunion Island. Therefore, a multi-disciplinary study was developed. First, seascape ecology of seagrasses is analyzed at decadal (since 1950) and seasonal scales (2013-2015). Physical settings (swell) and eutrophication were driving factors on the spatial dynamics of seagrass beds. Second, seagrass community metabolism and response to nutrient loads (nitrate and phosphate) show variations in metabolic budget (autotrophy to heterotrophy) and make seagrass beds a nutrient sink following the environmental conditions. Third, stable isotope analysis ($\delta^{13}\text{C}$ and $\delta^{15}\text{N}$) identified sources of particulate matter entering the ecosystem and fueling food webs. The trophic roles of seagrass beds are assessed for echinoderm and herbivorous fish communities. This study highlighted a trophic link between seagrass and *Holothuria leucospilota*, and proved some species to be heavily dependent on seagrass ecosystem (*Leptoscarus vaigiensis*, *Siganus sutor*). Finally, interviews showed a lack of knowledge about this ecosystem despite crucial economic and ecologic roles. Considering their major functions, seagrass beds have to be considered in future management of the coastal marine systems at Reunion Island.

Keywords: seagrass beds, seascape ecology, productivity, eutrophication, community, trophic webs



LETTRE D'ENGAGEMENT DE NON-PLAGIAT

Je, soussigné(e),
en ma qualité de doctorant(e) de l'Université de La Réunion, déclare être conscient(e) que le plagiat est un acte délictueux passible de sanctions disciplinaires. Aussi, dans le respect de la propriété intellectuelle et du droit d'auteur, je m'engage à systématiquement citer mes sources, quelle qu'en soit la forme (textes, images, audiovisuel, internet), dans le cadre de la rédaction de ma thèse et de toute autre production scientifique, sachant que l'établissement est susceptible de soumettre le texte de ma thèse à un logiciel anti-plagiat.

Fait à _____ le :

Signature :

Extrait du Règlement intérieur de l'Université de La Réunion
(validé par le Conseil d'Administration en date du 11 décembre 2014)

Article 9. Protection de la propriété intellectuelle – Faux et usage de faux, contrefaçon, plagiat

L'utilisation des ressources informatiques de l'Université implique le respect de ses droits de propriété intellectuelle ainsi que ceux de ses partenaires et plus généralement, de tous tiers titulaires de tels droits.

En conséquence, chaque utilisateur doit :

- utiliser les logiciels dans les conditions de licences souscrites ;
- ne pas reproduire, copier, diffuser, modifier ou utiliser des logiciels, bases de données, pages Web, textes, images, photographies ou autres créations protégées par le droit d'auteur ou un droit privatif, sans avoir obtenu préalablement l'autorisation des titulaires de ces droits.

La contrefaçon et le faux

Conformément aux dispositions du code de la propriété intellectuelle, toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle d'une œuvre de l'esprit faite sans le consentement de son auteur est illicite et constitue un délit pénal.

L'article 444-1 du code pénal dispose : « Constitue un faux toute altération frauduleuse de la vérité, de nature à causer un préjudice et accomplie par quelque moyen que ce soit, dans un écrit ou tout autre support d'expression de la pensée qui a pour objet ou qui peut avoir pour effet d'établir la preuve d'un droit ou d'un fait ayant des conséquences juridiques ».

L'article L335_3 du code de la propriété intellectuelle précise que : « Est également un délit de contrefaçon toute reproduction, représentation ou diffusion, par quelque moyen que ce soit, d'une œuvre de l'esprit en violation des droits de l'auteur, tels qu'ils sont définis et réglementés par la loi. Est également un délit de contrefaçon la violation de l'un des droits de l'auteur d'un logiciel (...) ».

Le plagiat est constitué par la copie, totale ou partielle d'un travail réalisé par autrui, lorsque la source empruntée n'est pas citée, quel que soit le moyen utilisé. Le plagiat constitue une violation du droit d'auteur (au sens des articles L 335-2 et L 335-3 du code de la propriété intellectuelle). Il peut être assimilé à un délit de contrefaçon. C'est aussi une faute disciplinaire, susceptible d'entraîner une sanction.

Les sources et les références utilisées dans le cadre des travaux (préparations, devoirs, mémoires, thèses, rapports de stage...) doivent être clairement citées. Des citations intégrales peuvent figurer dans les documents rendus, si elles sont assorties de leur référence (nom d'auteur, publication, date, éditeur...) et identifiées comme telles par des guillemets ou des italiques.

Les délits de contrefaçon, de plagiat et d'usage de faux peuvent donner lieu à une sanction disciplinaire indépendante de la mise en œuvre de poursuites pénales.