



**HAL**  
open science

**Etude de l'écologie du gastéropode *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), élément témoinnant des interactions contribuant à la bonne santé du système socio-écologique des mangroves de Mayotte**

Rémi Brosse

► **To cite this version:**

Rémi Brosse. Etude de l'écologie du gastéropode *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), élément témoinnant des interactions contribuant à la bonne santé du système socio-écologique des mangroves de Mayotte. Ecosystèmes. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2023. Français. NNT : 2023BRES0072 . tel-04611764

**HAL Id: tel-04611764**

**<https://theses.hal.science/tel-04611764>**

Submitted on 14 Jun 2024

**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 DE DOCTORAT DE

## L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

ECOLE DOCTORALE N° 598  
*Sciences de la Mer et du Littoral*  
Spécialité : *Ecologie marine*

Par

**Rémi BROSSE**

**Étude de l'écologie du gastéropode *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), élément témoinnant des interactions contribuant à la bonne santé du système socio-écologique des mangroves de Mayotte**

Thèse présentée et soutenue à Plouzané, le 12 décembre 2023

Unité de recherche : Laboratoire des sciences de l'environnement marin

### Rapporteurs avant soutenance :

Dominique DAVOULT  
Nico KOEDAM

Professeur – Sorbonne Université – Station Biologique de Roscoff  
Professor – Vrije Universiteit Brussel

### Composition du Jury :

Président : Frédéric YSNEL

Professeur – Université de Rennes 1 – BOREA

Examineurs : Dominique DAVOULT  
Nico KOEDAM  
Emma MICHAUD  
Frédéric YSNEL

Professeur – Sorbonne Université – Station Biologique de Roscoff  
Professor – Vrije Universiteit Brussel  
Chargée de recherche CNRS – LEMAR  
Professeur – Université de Rennes 1 – BOREA

Dir. de thèse : Gauthier SCHAAL  
Codir. de thèse : Claire GOLLETY

Maître de conférences HDR – UBO – LEMAR  
Maître de conférences – Centre Universitaire de Mayotte – MARBEC



## Remerciements

Aujourd'hui, j'écris ces lignes de remerciements, dernières touches à ce manuscrit, dernières rédactions de ce travail de thèse commencé il y a de cela plus de trois années voire même quasiment cinq années si l'on considère que la réflexion qui a engendrée ce doctorat a réellement débuté lors de mon stage de Master 2 en janvier 2019. J'écris ces mots en dernier mais ne vous y détrompez pas, sans vous ce travail n'aurait jamais vu le jour. Alors comme l'adage le dit si bien : « le meilleur pour la fin ».

Je souhaite tout d'abord remercier chaleureusement l'ensemble du jury ayant accepté d'évaluer cette thèse : Pr Dominique Davoult, Pr Nico Koedam, Dr Emma Michaud, Pr Frédéric Ysnel. Je souhaitais également remercier l'ensemble du comité de thèse qui m'a épaulé pendant ces trois années, merci à Frédéric Olivier, Vincent Ouisse et Elliott Sucré.

Ces trois années tant enrichissantes que divertissantes sur le plan scientifique n'auraient jamais pu avoir lieu sans l'encadrement, la détermination et la passion pour la recherche de mes deux directeurs de thèse avec qui j'ai pu évoluer et explorer tant de pistes stimulantes. Merci Claire Golléty et Gauthier Schaal. Vous m'avez accompagné et soutenu dans cette folle aventure et j'en suis très reconnaissant ! Trois ans c'est long mais c'est aussi très court, ce n'est pas un long fleuve tranquille et nous en sommes arrivés là, à l'écriture de ces derniers mots de ce manuscrit dont je suis fier en grande partie grâce à vous. Cela n'a pas été simple de trouver un rythme et une conduite de travail à distance entre Brest et Mayotte et pourtant vous avez toujours été là lorsque j'en ai eu le besoin. Encore merci pour tout cela et j'espère que cette fin de thèse ne sera pas synonyme de fin et ouvrira pourquoi pas d'autres collaborations et projets dans l'avenir.

Comme je viens de l'annoncer, cette thèse a été réalisée entre deux institutions distantes à vol d'oiseau de plus de 8 000 km. Une distance qui pourrait désabuser mes chers *Terebralia palustris* qui peuvent bouger d'une dizaine de mètres par jour mais cela n'a jamais été un problème pour moi grâce tout d'abord à la sympathie et l'ambiance qui j'y trouvais à chaque fois. Mes remerciements vont ainsi aux directeurs.trices du Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin (LEMAR) et de l'Institut Universitaire Européen de la Mer (IUEM) qui m'ont permis de réaliser ma thèse dans des bonnes conditions d'accueil à chaque fois que la Bretagne me gagnait (et oui la Bretagne, ça vous gagne !) : respectivement Luis Tito de Morais puis Géraldine Sarthou pour le LEMAR et Fred Jean pour l'IUEM. Merci également aux deux directeurs successifs du CUFR de Mayotte qui m'ont permis d'évoluer au sein de

l'établissement, d'y trouver ma place et de continuer à m'y sentir chez moi pour cette nouvelle année universitaire en tant qu'attaché temporaire d'enseignement et de recherche : merci Aurélien Siri et Abal-Kassim Cheik Ahamed.

Il m'était ici inconcevable de ne pas remercier mes financeurs qui m'ont fait confiance pour ce projet : l'Université de Bretagne Occidentale, le CUFR mais aussi l'Office Français de la Biodiversité à travers son antenne du Parc Naturel Marin de Mayotte. Je remercie ici Naomi Scholten et Oriane Lepeigneul pour leur accompagnement lors de ces trois années et plus particulièrement Oriane pour ces journées en mangrove et notre découverte de la cuisine locale.

Au cours de cette thèse, j'ai pu développer des compétences dans des disciplines que je n'avais jamais abordées par le passé : la géographie humaine et les sciences humaines et sociales (SHS). Une partie de ma thèse a en effet consisté à étudier les savoirs écologiques locaux et la mémoire écologique sociale des habitants de Mayotte. Pour ce volet de ma thèse, j'ai été accompagné par Esméralda Longépée qui m'a apporté tout son savoir en SHS et une vision sur mon travail d'un œil expert d'une discipline dont je ne connaissais pas les clés et les codes. Je suis certain que ce volet sociétal à amener une touche singulière et intéressante à ma thèse. Merci pour ton aide précieuse dans ma compréhension de tous les concepts et cadres théoriques dans le domaine. Dans ce volet SHS, j'ai pu encadrer une stagiaire de Master 2 avec Esméralda : Lucie Dupont. Lucie, ma seule et unique stagiaire de Master pendant cette thèse, tu as ce privilège ! Le travail a été énorme, avec des questionnaires à monter, des entretiens à ficeler et le terrain à réaliser dans des conditions pouvant être parfois complexes. Franchement, je te suis reconnaissant du joli travail que tu as réussi à mener. J'ai été admiratif de la teneur et de la qualité des propos tenus par les usagers interviewés et c'est en partie grâce à toi, bravo ! J'en profite ici pour remercier tous les gens qui ont bien voulu donner un peu de leur temps pour répondre à nos questions et à nos deux traducteurs/transcripteurs Faïka Ahamed Moussa et Moïse Halifa sans qui le dialogue aurait été plus compliqué avec certains usagers ne parlant que très peu français.

Côté terrain en écologie, qu'aurais-je fait sans Yann Mercky ? Il fût un temps où je comptais les heures en mangrove passées ensemble et les kilomètres parcourus. J'ai arrêté depuis mais tout ce temps passé en mangrove à tes côtés fût un régal et ça, ça ne se compte pas ! Je sais que tu préfères le lagon, ses coraux et ses poissons, malheureusement en mangrove c'était plutôt la vase, les arbres, les toiles d'araignée et le soleil qui tape. Mais c'était l'aventure. J'espère réellement pouvoir continuer à y aller avec toi dans le futur. Dans le pire des cas, on est toujours voisin de bureau, désolé, tu vas devoir me supporter encore un peu !

Côté analyses en système d'informations de la géographie (SIG) et en cartographie, je tenais tout particulièrement à remercier François-Xavier Lamure Tardieu dit FX. Je partais de zéro en SIG, grâce à ton aide précieuse j'ai pu réaliser de nombreuses analyses poussées en SIG que je n'arrivais pas à faire. Ta présence dans le bureau nous a tous égayé et moi le premier : ne changes rien !

Côté laboratoire, Zaïnabou Ali M'colo alias Madame Bou. Je te remercie pour le soutien mental et l'aide que tu m'as apportée dans la préparation des boulettes de sédiments pour mes analyses de chlorophylle et granulométrique. C'est toujours un plaisir de te voir au Zainaboratoire. Merci beaucoup à Fabien Borderie pour son implication et son aide précieuse pour les protocoles liés à la chlorophylle. Fab', ce fût un plaisir de te côtoyer au travail pendant ton année d'ATER, malgré ton attirance pour les endroits dégueulasses des mangroves. Pendant ces trois années de thèse j'ai pu accompagner ponctuellement des stagiaires de licence qui m'ont brièvement aidé dans mes manip de laboratoire : je remercie surtout Roukaya Said, Marie-Lou Cavailles et Chifay Attoumani, toutes trois étudiantes en licence de sciences de la vie au CUFR et ayant participé aux pesées de sédiments pour les analyses de chlorophylle.

Je souhaitais ici aussi remercier tous ceux qui de près ou de loin ont facilité mon quotidien au CUFR dans les démarches administratives qu'ils s'agissent du côté finances avec Delphine, Hadija et Rachid, du côté ressources humaines avec Stella, Chamsia et Khadija ou encore du côté logistique avec Ridjal, Mouzouri ou Ali : un grand merci !

Au cours de tous ce temps passé au CUFR, j'ai également eu l'opportunité de côtoyer et de participer à des terrains d'autres projets de recherche que les miens. Ces temps déconnectés de mon travail de thèse m'ont permis d'en apprendre plus sur les recherches de chacun, dans des disciplines et thématiques variées. Merci Matthieu Jeanson, ton drone et tes terrains de géomorphologue à la Indiana Jones m'ont permis de m'évader. Bien que pour toi la mangrove est, je cite, « un gros tas de boue avec des arbres », ça a été un plaisir d'échanger avec toi sur la mangrove, tes travaux et le monde de la recherche. Merci Anliati Ahmed Abdallah, ton aide fût précieuse pour les enquêtes de terrain et les LEK. Nos petites virées ensemble au Rocher, en Afrique du Sud et en Colombie pour le travail ont été des moments marquants de ma thèse, je te remercie pour ça.

Au quotidien, toutes ces personnes ont œuvré pour que je me sente bien dans mon travail et je tiens à les remercier encore une fois. Je ne pourrais pas continuer ses remerciements sans dire un petit mot sur ceux qui sont intervenus directement dans le quotidien de ma thèse de manière

plus officieuse. En plus d'avoir été des collègues en or, vous avez été des amis fabuleux et je me sens très reconnaissant d'avoir pu partager ces moments avec vous au travail et en dehors.

Emmanuel Corse, Manu, arrivé en même temps à Mayotte, nous avons été voisins de bureau au début et sommes voisins de maison tout court. Je ne comprends toujours pas ton attrait pour les éponges et le dugong mais ta passion pour l'Olympique de Marseille équilibre un peu tout ça ! Merci beaucoup pour tous les temps passés à échanger sur ma thèse, sur ton travail, sur les analyses statistiques, sur les nouvelles méthodes pour faire des belles figures : les ggplot c'est vraiment la vie. Merci encore plus pour tout ce que tu as apporté dans mon quotidien hors travail. Le foot, l'Amicale. De beaux moments de joies et de festivités. Merci à ta famille également, Marie, Léonie et Gabriel : vous participez à fabriquer cette atmosphère familiale dans laquelle j'évolue au quotidien ici à Mayotte.

Laura Mégevand, en plus d'être un exemple de réussite (oui oui), t'avoir au quotidien dans mon entourage tant scientifique qu'amical fut un réel moteur dans ma réussite. Mes bulots te saluent (cf. tes remerciements !). Merci pour toutes les discussions pro' qui ont débloqué pas mal de points en relation avec tes petits crabes. Merci aussi pour ton temps accordé sur mes terrains, t'as été une deuxième Yann fabuleuse, merci frère !

Elliott Sucré, tout d'abord merci pour ta présence dans mon comité de suivi et tes conseils avisés. Merci également pour ta présence au quotidien, ton humour, ton dévouement footballistique et merci pour tous les délicieux poissons que tu nous as fait goûter tout au long de ces trois années !

Charles Le Bozec, collègue de bureau par intermittence, amoureux des poissons et de l'apnée à temps plein. Ton humour particulier aura animé ce bureau et il me tarde de t'y revoir. Ta passion pour la psychanalyse restera un atout de luxe qui a joué dans cette thèse : merci docteur Carlito.

Thomas Claverie, une vie d'enseignant chercheur 30h/24, merci d'avoir été là pour me faire rire par ton tact très pointu. Un merci tout particulier pour ton expertise pour mes mesures de *Terebralia palustris*.

Marc Dubois, économiste de métier, footballeur de passion et surtout un ami important dans cette aventure que j'ai menée. Alors, je vous vois venir, vous vous demandiez si je parlerais de Mbouzizou (mon équipe de foot pour ceux qui ne le savent pas) dans ces remerciements, et bien évidemment je ne pouvais pas ne pas en parler. Mbouzizou c'est surtout grâce à toi Marco, c'est pourquoi j'ai décidé d'en parler ici. Cette équipe de foot c'est surtout une histoire, une odyssée

héroïque vers la victoire, non pas celle du tournoi du Ramadan 2023 remportée avec brios mais celle d'avoir créé de si beaux liens d'amitiés : merci pour tout ça !

Sans oublier tous les autres qui de près ou de loin ont participé à rendre ce parcours possible à Mayotte, merci Aline, Dimitri, Sophie, Sarah, Moussa, Marie T., Marie G., Batoul, Marta, Axel, Ayad, Matayo, Bruno, Miki, Louise, Cynthia, Micka, Onz', Carole, Amélie ... Et un grand merci aux formidables étudiants mahorais qui ont été d'une gentillesse implacable lors des cours que j'ai pu donner pendant ces trois années ! Merci Claire de m'avoir donné l'opportunité d'enseigner auprès de la filière Sciences de la Vie du CUFR en tant que vacataire pour commencer et dorénavant en tant qu'ATER.

Mon parcours à Brest fût plus court et très ponctuel, ce n'est pas pour autant que je vous oublie, vous mes amis bretons qui ont participé à donner un sens à cette aventure. Je n'aurais jamais pu me lancer dans ce travail de thèse sans toute la confiance et la passion envers l'écologie que m'a apporté mon stage de Master 1 au LEMAR. Je comptais ainsi ici remercier tout particulièrement Erwan Ar Gall à qui je dédie ce travail, lui qui nous a malheureusement quitté dernièrement. Il a su transmettre sa passion pour les algues et les questions écologiques qui lui trottaient dans la tête en cours de licence à la fac de Brest puis lors de mon stage de Master 1, passion qui m'a donné l'envie de poursuivre dans ce domaine de l'écologie marine. Thomas Burel, thésard à l'époque de mon stage, encadrant de ce stage et dorénavant ami, je te remercie aussi pour tous les moments de rigolades et de franches camaraderies que l'on a pu avoir pendant et après ce stage, tu as été pour moi un modèle à suivre, merci. Michel Le Duff a également participé à cet atmosphère positive qui m'a donné envie de me lancer dans cette thèse et les petites discussions lors de mes passages à Brest ont été également des moments chouettes dans ma thèse. Guillaume Bridier, un camarade toujours avec la banane malgré son départ pour le grand froid canadien : vous voir réussir, vous les anciens thésards du sous-sol du LEMAR avec Thomas et Fanny L., m'a apporté une grande source de motivations.

Je n'oublierai pas également mes camarades de promotion de doctorants, qui au final m'ont très peu vu à Brest mais qui ont toujours été là quand j'en ai eu le besoin à Brest ou ailleurs. Une mention spéciale à mon frerot de la bio', nous avons gravi les étapes ensemble depuis la licence et c'est une fierté d'arriver là ensemble à passer nos soutenances quasi le même jour : force à toi et merci pour tous les moments avant, pendant et sûrement après la thèse, Mick' Péron ! Merci également à Margot Deléglise qui a joué un rôle important dans la réussite de ma thèse, merci pour toutes ces discussions et le soutien apporté, ça a été mine de rien rassurant de t'avoir dans mon entourage malgré la distance. Merci également à Amandine, Clara et Cyrille qui

m'ont apporté beaucoup avant de me lancer dans cette thèse et qui continueront de le faire je n'en doute pas après ! Merci à Pierre et Luana, toujours un plaisir de vous voir, que ça soit à Brest ou à Mayotte sur un îlot seul au monde ! Merci Wendy, une super collègue de stage pendant mon M1, passionnée des algues avec qui j'ai partagé mon bureau de façon éphémère pendant cette thèse toujours dans le sourire. Merci à Colin, qui a occupé mon ancien bureau à merveilles, gardes cette passion et curiosité pour la recherche c'était cool ! Merci à Valentin S., Mariana, Fanny K., Sarah, Jenn, Chirine, Adriana, Antoine, Anthony, et j'en oublie sûrement à l'heure d'écrire ces derniers mots, ne m'en voulez pas...

On arrive ici à la fin de ces remerciements, aux derniers mots que je rédige avec une certaine nostalgie. Ces derniers mots iront à ceux qui ont fait de moi la personne que je suis aujourd'hui. Pudiquement, je ne vais pas m'étendre sur tout le bien que vous avez procuré au cours de ma vie, de ma thèse, mais voilà je tenais à écrire quand même ces mots. Je tiens à vous remercier chaleureusement, vous, ma famille qui avait accepté non sans mal de me voir partir à plus de 8 000 km. Déjà que Brest c'était le bout du monde vue de ma petite Touraine natale, alors Mayotte c'était dans une autre galaxie. Merci pour votre soutien indéfectible tout au long de ces trois années, en visio' ou au téléphone et de façon très ponctuelle en chair et en os pour les vacances de Noël notamment. Merci à ma mère pour ses nombreuses cartes postales me rappelant mes racines mais également celles où des *Terebralia palustris* ou encore des crabes étaient dessinés avec brios. Merci à mon père pour sa capacité à s'assurer que je suis toujours les résultats du foot même à l'autre bout du monde. Merci à mes sœurs, Julie et Maud, d'avoir toujours été là pour me soutenir depuis que je suis tout petit, merci à Julie de m'avoir forcé à faire ce DUT Génie Bio qui est à la base de tout ce que je viens de construire. Merci également d'être venus nous voir à Mayotte, d'avoir passé ce joli moment suspendu avec vous. Merci à Lyla et Inès, mes petites nièces pour leurs jolis dessins de mangroves que vous pourrez admirer dans ce manuscrit. Enfin, mes remerciements les plus poussés vont à Mélanie, qui a subi avec passion et patience tous mes moments de doutes et de désarroi mais aussi de joies et de bonheurs pendant cette aventure de thèse. Merci pour la relecture et les conseils sur la mise en page du manuscrit qui parfois me semble obscure. Sans toi, je n'en serais pas là.

Toute bonne thèse a sa jolie citation. Alors je ne citerais pas Victor Hugo ou Paul Eluard désolé, mais un jour on m'a fait cette jolie blague et je la trouve très appropriée à l'instant présent où je boucle ce manuscrit de thèse. Alors voilà :

« *Et oh, et oh, on rentre du bulot* »



# Table des matières

<b>Introduction générale.....</b>	<b>21</b>
1. Cadre conceptuel.....	22
1.1 Distribution des espèces : contexte historique et scientifique.....	22
1.2 Une approche intégrative à travers l'étude des systèmes socio-écologiques.....	26
1.3 De l'intérêt d'évaluer l'état de santé des écosystèmes en lien avec les systèmes socio-écologiques.....	28
2. Les mangroves, un système socio-écologique remarquable .....	31
2.1 Localisation et organisation .....	31
2.2 Structuration et assemblages.....	32
2.3 L'implication des mangroves dans l'interaction mangrove-société : des services écologiques et disservices .....	35
3. Mayotte : mangrove et société, un contexte d'intérêt pour l'étude des systèmes socio-écologiques .....	39
3.1 Mayotte, un archipel de l'Océan Indien.....	39
3.2 Mayotte, un contexte environnemental singulier.....	41
3.3 Les mangroves de Mayotte .....	42
3.4 L'influence de la mangrove sur la société à Mayotte : des services écosystémiques et des disservices, une connaissance encore limitée aujourd'hui.....	44
3.5 Mayotte, un contexte sociétal particulier : des pressions et menaces .....	47
3.6 Mayotte, une société qui prend conscience : des enjeux de gestions et de conservation .....	51
4. <i>Terebralia palustris</i> , une espèce d'intérêt témoignant des interactions dans le système socio-écologique des mangroves de Mayotte.....	53
4.1 Généralités sur l'espèce .....	53
4.2 <i>Terebralia palustris</i> , au cœur de la gestion des mangroves.....	57
5. Thématiques et objectifs de la thèse.....	64

<b>Méthodologie du choix des sites .....</b>	<b>68</b>
1. Sélection des sites pour le chapitre 1 – à l'échelle de Mayotte.....	69
2. Sélection des sites pour le chapitre 2 – à l'échelle des mangroves de présence .....	70
3. Sélection des sites pour le chapitre 3 – à l'échelle de la mangrove interne .....	70
<b>Chapitre 1 : Niche écologique réalisée de <i>Terebralia palustris</i> à l'échelle du système socio-écologique des mangroves de Mayotte .....</b>	<b>72</b>
1. Introduction .....	77
2. Methods.....	79
2.1 Study area.....	79
2.2 MSES mapping analysis variables.....	81
2.3 LEK and SM data collection.....	85
2.4 Data analysis .....	85
3. Results .....	87
3.1 Distribution on the island of Mayotte .....	87
3.2 Importance of variables.....	88
3.3 Realized niche .....	89
3.4 Discrimination of mangroves with and without <i>Terebralia palustris</i> .....	90
3.5 Some inconsistent stands .....	92
3.6 Results on past presence from the questionnaire survey.....	92
4. Discussion .....	93
4.1 The importance of the ecological components of MSES.....	94
4.2 The limited effects of societal components of MSES.....	97
4.3 Inconsistencies between predictions and field evidences .....	99
5. Conclusion.....	100
6. Appendices .....	103

**Chapitre 2 : Distribution spatio-temporelle de *Terebralia palustris* au sein des mangroves de présence de l'espèce à Mayotte..... 107**

1. Introduction .....	112
2. Methodology .....	114
2.1 Study area.....	114
2.2 <i>Terebralia palustris</i> data sampling .....	114
2.3 Mapping analysis .....	115
2.4 Data analysis .....	116
3. Results .....	117
4. Discussion .....	123
5. Conclusion.....	126

**Chapitre 3 : Niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* à l'échelle de la mangrove interne de Mayotte ..... 131**

1. Introduction .....	136
2. Methodology .....	137
2.1 Study area.....	137
2.2 Study sites and sampling strategy .....	138
2.3 Environmental variables .....	140
2.4 <i>Terebralia palustris</i> population structure .....	141
2.5 Data analysis .....	142
3. Results .....	143
3.1 Multiscale temporal variability .....	143
3.2 Various favorable habitat compositions.....	143
3.3 Variation in density and average size of <i>Terebralia palustris</i> as a function of environmental variables .....	147
4. Discussion .....	148
4.1 Temporal heterogeneity .....	148

4.2	Spatial heterogeneity.....	149
5.	Conclusion.....	153
6.	Appendices .....	154
<b>Discussion générale.....</b>		<b>158</b>
1.	<i>Terebralia palustris</i> , une espèce au centre de nombreuses études mais des connaissances toujours limitées voire contradictoires sur sa distribution : apports de l'étude à Mayotte.	160
2.	Des processus émergents à des échelles spatio-temporelles différentes .....	167
2.1	De l'importance d'observer la nature à la bonne échelle.....	167
2.2	L'étude des savoirs écologiques locaux contenus dans la mémoire sociale écologique : une machine à remonter le temps .....	170
2.3	La dynamique des mangroves : un point essentiel à prendre en compte .....	171
3.	Des perspectives de recherche.....	175
3.1	Compréhension fine du rôle de l'espèce .....	175
3.2	Etude de la dynamique des populations.....	177
3.3	Génétique des populations et connectivité.....	178
4.	Des perspectives de gestion et conservation .....	178
4.1	<i>Terebralia palustris</i> : un potentiel bioindicateur de l'état de santé des mangroves ? 178	
4.2	Des premières préconisations .....	180
<b>Synthèse générale .....</b>		<b>182</b>
<b>Références bibliographiques .....</b>		<b>186</b>

# Liste des figures

## Introduction générale

---

<b>Figure 1</b> : Principe de la niche écologique réalisée (trait blanc), résultante des interactions ayant lieu entre les différents processus (trait noir) contribuant à part variables dans ce phénomène. ....	25
<b>Figure 2</b> : Organisation conceptuelle d'un système socio-écologique tirée et adaptée d'Ostrom, 2009. ....	28
<b>Figure 3</b> : Distribution des mangroves et de la richesse spécifique en palétuviers à travers le globe d'après UNEP-WCMC, 2001 et adaptée de Jeanson 2009. ....	32
<b>Figure 4</b> : Carte de Mayotte placée dans le contexte du canal du Mozambique tirée et mise à jour de Jeanson, 2009. ....	40
<b>Figure 5</b> : Zonation des espèces de palétuviers d'une mangrove typique à Mayotte adaptée d'après BURGEAP (1998). ....	44
<b>Figure 6</b> : Exploitation traditionnelle du sel à partir du limon récolté en mangrove sur le tanne de Bandrélé par des "mama shingo" (maman du sel en shimaoré). Cliché aérien pris par drone le 6 octobre 2023 par Y. Mercky. ....	45
<b>Figure 7</b> : Groupe d'enfants mahorais jouant au football par grande marée sur le tanne bordant le village d'Iloni dans la mangrove de Dembéni. Cliché pris le 9 octobre 2019 par E. Longépée. ....	47
<b>Figure 8</b> : Déchetterie sauvage au sein de la mangrove de Kawéni, Mayotte. Cliché pris le 31 mars 2021 par R. Brosse. ....	50
<b>Figure 9</b> : <i>Terebralia palustris</i> adulte, dans son environnement. Tanne de Dembéni, Mayotte. Cliché pris le 4 février 2021 par R. Brosse. ....	53
<b>Figure 10</b> : Gamme de taille de <i>Terebralia palustris</i> allant de l'adulte au juvénile. Cliché pris par M. Venaille sur des spécimens récoltés dans la mangrove de Dembéni le 26 septembre 2023. ....	54
<b>Figure 11</b> : Répartition mondiale de <i>Terebralia palustris</i> (en vert) tirée et adaptée d'après Houbriick, 1991. Les études réalisées sur <i>T. palustris</i> ayant un intérêt majeur pour la compréhension de la biologie et de l'écologie de l'espèce à travers le globe et citées dans ce manuscrit de thèse sont représentées. ....	55

**Figure 12** : Concentration d'une centaine d'individus de *Terebralia palustris* sous un palétuvier blanc, *Avicennia marina*, à la mangrove de la vasière des Badamiers, Mayotte. Cliché pris le 21 avril 2021 par R. Brosse. .... 57

**Figure 13** : Amas de coquilles cassées de *Terebralia palustris* et la pierre ayant servi à les casser sur le site de la vasière des Badamiers. Cliché pris le 21 avril 2021 par R. Brosse. .... 62

**Figure 14** : Représentation du système socio-écologique des mangroves de Mayotte centré sur *Terebralia palustris* comme unité de la ressource. Tirée et adaptée d'Ostrom, 2009. .... 65

**Figure 15** : Synthèse des trois axes développés durant ce travail de doctorat. Chaque chapitre représentant un axe à une échelle différente (boîtes vertes en pointillés) est caractérisé par les grandes thématiques développées (boîtes bleues) dans ceux-ci ainsi que par les variables étudiées (boîtes jaunes) pour répondre aux questions posées. .... 67

## Chapitre 1

---

**Figure 16** : Protocole méthodologique réalisé au cours de ce chapitre 1 à travers les 29 mangroves de l'archipel de Mayotte. .... 74

**Figure 1**: Location of the 29 mangroves explored (in green) and the 8 villages (in pink) bordering the mangroves of interest for the collection of LEK data by questionnaire survey, in the context of the island of Mayotte (France, Indian Ocean). .... 80

**Figure 2**: The 14 variables used in the model to explain the realized niche of *Terebralia palustris* at the scale of the island of Mayotte. They are classified into four categories in relation to the mangrove ecosystem, connectivity, hydrodynamics, and society. .... 84

**Figure 3**: Distribution of *Terebralia palustris* in the mangroves of Mayotte in 2022 indicating the presence (green) or absence (red) of *T. palustris*. .... 87

**Figure 4**: Boxplot (rectangles) with median value (black line) showing the importance of variables explaining the presence of *Terebralia palustris* in mangroves by machine learning modeling (Random-forest; n = 100, mtry = 4; ntree = 200). Only variables not significantly different from each other by Wilcoxon test are displayed with the symbol "ns". All other comparisons are significantly positive. .... 88

**Figure 5**: Modeling of realized niche of *Terebralia palustris* at the scale of Mayotte based on average MSES-related characteristics. Average values taken by sites of presence (green) or absence (red) of *T. palustris*. A significant difference ( $\alpha < 0.05$ ) via a Wilcoxon test or a t-test between the presence and absence mangroves is represented by an asterisk (\*). .... 90

**Figure 6**: Principal component analysis of the characteristics of the 29 mangroves of the island of Mayotte. Ellipse containing 60% of sites of presence (green) or absence (red) of *Terebralia*

*palustris*. Abbreviations: Mang\_dist = minimum distance to another mangrove unit; Mang\_area = mangrove area; Land\_mang\_area = landward mangrove area; Mang\_width = average mangrove width; Land\_mang\_width = average landward mangrove width; Mono\_Av = percentage of area occupied by monospecific habitat of *Avicennia marina*; Canopy\_closure = percentage of area covered by trees in landward mangrove; Land\_mang\_alti = average elevation of the landward mangrove; Sea\_dist = average distance to the sea of the landward mangrove; Fetch = fetch; Pop\_dens = watershed population density; P\_build\_area = percentage of area occupied by buildings within 200 m of the mangrove; Urban\_area = urban area; Agri\_area = agricultural area. .... 91

**Figure 7:** Percentage of response (n = 77, response rate = 100%) of respondents who recognize *Terebralia palustris* to the question “Have you ever seen *T. palustris* in this mangrove?” .... 93

**Figure 17 :** Principaux résultats obtenus lors de l’étude de la distribution de *Terebralia palustris* à l’échelle de Mayotte en ayant pour cadre d’étude le système socio-écologique des mangroves de Mayotte. .... 106

## Chapitre 2

---

**Figure 18 :** Protocole méthodologique réalisé au cours de ce chapitre 2 à l’échelle des mangroves de présence de *Terebralia palustris* en saison humide (verte) et sèche (orange) 2021. .... 109

**Figure 1:** Location of the 10 mangroves explored (framed in black) in the dry and wet season of 2021, in the context of the archipelago of Mayotte (France, Indian Ocean). .... 115

**Figure 2:** Location of all the patches (in green) where *Terebralia palustris* was present within the landward mangroves (yellow dotted line) of the 10 mangrove forests studied in the Mayotte Archipelago (France, Indian Ocean) during the wet season of 2021. .... 118

**Figure 3:** Location of all the patches (in orange) where *Terebralia palustris* was present within the landward mangroves (yellow dotted line) of the 10 mangrove forests studied in Mayotte Archipelago (France, Indian Ocean) during the dry season of 2021. .... 119

**Figure 4:** Surface area of patches of presence of *Terebralia palustris* in the wet (green) and dry season (orange) within the 10 mangroves of Mayotte studied in 2021. .... 121

**Figure 5:** Distribution of *Terebralia palustris* in three mangroves (Bandrélé, Dembéni and Longoni) during the wet (solid green) and dry seasons (hatched orange) of 2021. .... 122

**Figure 19 :** Principaux résultats obtenus lors de l’étude de la distribution de *Terebralia palustris* au sein des mangroves de présence à Mayotte en saison humide et sèche 2021. .... 130

## Chapitre 3

---

<b>Figure 20</b> : Protocole méthodologique du chapitre 3 intervenant à plusieurs échelles emboîtées (site/station/quadrats de 100 m <sup>2</sup> /quadrats de 1 m <sup>2</sup> ). .....	133
<b>Figure 1</b> : Location of the 7 sampled mangroves (in bold) in the context of the archipelago of Mayotte (France, Indian Ocean) and sampling plan of environmental variables in the landward mangrove of Kaweni. Presence (in green) and absence (in red) of <i>T. palustris</i> in each mangrove forest were noted (from chapter 1). .....	139
<b>Figure 2</b> : Litter trap (1 m by 1 m net) set at a height of 1.70 m within the mangrove of Kawéni (KawA2Q2). Photograph taken on February 8, 2022. ....	140
<b>Figure 3</b> : Principal component analysis of the characteristics of the 7 studied landward mangroves (n = 600) of the archipelago of Mayotte based on environmental variables (black arrows) with representation (different colors) of the hierarchical classification (UPGMA, k = 5; represented on the bottom-left corner) defined by their environmental structure. Presence of <i>T. palustris</i> is represented by a blue arrow. Clusters 2 and 4 correspond mainly to areas where <i>T. palustris</i> is absent while clusters 1, 3 and 5 correspond mainly to areas with <i>T. palustris</i> . Abbreviations: tree_density: Tree density; basal_area: Average tree basal area; tree_size: Average tree size; leaf_litter: Leaf litter biomass produced during a tidal cycle; water: Cover of stagnant water on the ground; litter: Cover of litter on the ground; canopy: Percentage of canopy coverage on photographs; LAI: Leaf area index; altitude: Elevation on the shore; grain_size: Median grain size of surface sediment; OM: Organic matter content of surface sediment; WQ: Water content of surface sediment; chl-a : Chlorophyll a content of surface sediment.....	144
<b>Figure 4</b> : Distribution of the different microhabitat within the 5 studied mangroves where <i>T. palustris</i> is present and the 2 studied mangroves where <i>T. palustris</i> is absent (in bold). .....	147
<b>Figure 5</b> : Boxplot (rectangles) with median value (black line) showing the importance of variables explaining: A- the density and B- the average size of <i>T. palustris</i> in the quadrats within the 5 landward mangroves of Mayotte by machine learning modeling (Random-forest; n = 100, mtry = 4; ntree = 200). Variables not significantly different from each other by Wilcoxon test are displayed with the symbol "ns". All other comparisons between variables show a significantly positive difference. Abbreviations: see Figure 3.....	148
<b>Figure 6</b> : Relative environmental characteristics (proportionally represented, see the different applied tests on table 1) to the different microhabitats (clusters of the hierarchical classification) present within an artificial landward mangrove in Mayotte (the 5 microhabitats were not found within the same mangrove). .....	150

**Figure 21** : Principaux résultats obtenus lors de l'étude de la niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* au sein de la mangrove interne de Mayotte..... 157

## **Discussion générale**

---

**Figure 22** : Vue aérienne sur la partie nord de la mangrove de Dombéni. Sur la gauche de la photographie (pointillés jaunes), les palétuviers sont plus grands et plus éparés, ils fournissent une canopée imposante mais projetant finalement moins d'ombre à l'échelle du patch que la zone où les palétuviers sont plus petits mais plus denses sur la droite de la photographie (pointillés bleus). *Terebralia palustris* est retrouvé dans ces zones au fond et à droite sur la photographie (traits noirs). Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky. .... 162

**Figure 23** : Vue aérienne par drone d'un habitat dominé par de grands *Avicennia marina* formant une canopée complètement fermée dans la mangrove interne de Dombéni. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky..... 163

**Figure 24** : Vue aérienne de la mangrove de Dombéni avec son grand tanne, zone sur-salée dépourvue d'arbres, au centre de la photographie. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky. .... 164

**Figure 25** : Représentation schématique des différentes échelles observées et étudiées dans cette thèse qu'ils s'agissent d'échelle temporelle (abscisse) ou d'échelle spatiale (ordonnées). .... 167

**Figure 26** : Colonisation du tanne de Dombéni par de petits *Avicennia marina* possiblement due aux effets conjoints de la montée mondiale des eaux et du développement de l'agriculture sur le versant nord de la mangrove. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky. .... 173

**Figure 27** : Évolution surfacique de la mangrove de la vasière des Badamiers entre 1969 et 2020. Travaux réalisés lors de la thèse d'Anliati Ahmed Abdallah (en cours)..... 174

**Figure 28** : Distribution de *Terebralia palustris* dans la mangrove de la vasière des Badamiers en saison humide (en vert) et en saison sèche (en orange hachuré) 2021..... 175

# Liste des tableaux

## Chapitre 2

---

**Table 1:** Parameters of the distribution of *Terebralia palustris* within the landward mangroves where the species occurs in Mayotte during the wet and dry seasons of 2021. Significant differences between seasons (mean season value) and sites are identified by indicating minimum (underlined) and maximum (bold) values. Total mangrove and landward mangrove surface area extracted from chapter 1 are provided for comparison. .... 120

**Table 2:** Mean  $\pm$  standard deviation patch characteristics of the presence of *Terebralia palustris* within the landward mangroves of presence of the species. Different superscript letters indicate significant differences between sites given by a Wilcoxon pairwise post-hoc test. No significant differences were observed for the distances between centroids and for the percentage of overlap. .... 123

## Chapitre 3

---

**Table 1:** Mean  $\pm$  standard deviation of all environmental variables of the five microhabitat within the landward mangroves of Mayotte. Different letters indicate a significant difference ( $p < 0.05$ ) between the five microhabitats for each variable obtained by a Dunn test with a Benjamini & Hochberg correction adjustment method after a Kruskal-Wallis test. The significantly larger value across habitat types is shown in bold. .... 146

## Discussion générale

---

**Tableau 1 :** Diversité des réponses liées à une hétérogénéité spatiale ou temporelle obtenues selon l'échelle étudiée (Archipel de Mayotte, mangrove et habitat) lors de ce travail de thèse ..... 169

# Liste des abréviations

ACP	Analyse en Composantes Principales (PCA en anglais)
CUFR	Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte
DCE	Directive Cadre sur l'Eau
DCSMM	Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin
DEALM	Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte
GEPOMAY	Groupe d'Etudes et de Protection des Oiseaux de Mayotte
IGN	Institut national de l'information géographique et forestière
IUEM	Institut Universitaire Européen de la Mer
LAI	Leaf Area Index
LEMAR	Laboratoire des Sciences de l'Environnement Marin
MDE	Modèle de Distribution d'Espèce (SDM en anglais)
MS	Mémoire Sociale (SM en anglais)
MSE	Mémoire Sociale Ecologique
ONF	Office National des Forêts
OOB	Out Of Bag error
PERMANOVA	Analyse de la Variance par Permutation
RF	Random-Forest
SEL	Savoirs Ecologiques Locaux (LEK en anglais)
SHS	Sciences Humaines et Sociales
SIEAM	Syndicat Intercommunal des Eaux et de l'Assainissement de Mayotte
SSE	Système Socio-Ecologique (SES en anglais)
SSEM	Système Socio-Ecologique de mangrove (MSES en anglais)

# Introduction générale



R. Brosse

# 1. Cadre conceptuel

Ce manuscrit de thèse ainsi que les questions scientifiques qu'il aborde se placent dans un contexte écologique et sociétal qui mérite d'être explicité dans un premier temps. C'est pourquoi cette première partie vise à développer les concepts et principes dans lesquels ce travail s'insère.

## 1.1 Distribution des espèces : contexte historique et scientifique

L'écologie est « l'étude des interactions entre les organismes vivants et le milieu où ils vivent, et des organismes vivants entre eux, dans des conditions naturelles ou modifiées » (FRONTIER ET AL., 2004). Cet ensemble d'interactions entre des espèces associées (= biocénose) et leur milieu physique, leur environnement (= biotope) est nommé écosystème (VON BERTALANFFY, 1968). Comprendre comment les espèces sont distribuées dans ces écosystèmes a depuis toujours fasciné de nombreux écologues et naturalistes autour du monde. Depuis le début du XX<sup>e</sup> siècle, quelques théories ont vu le jour pour clarifier cette notion de distribution d'espèces.

En 1957, Hutchinson, dans la publication des actes d'une conférence de biologie quantitative, expose sa vision et sa **théorie des niches**. Pour lui, chaque espèce occupe sa propre niche écologique fondamentale (HUTCHINSON, 1957). Il s'agit d'un « hypervolume à  $n$  dimensions » regroupant l'habitat, les préférences alimentaires, les activités et les relations avec le milieu qui contribue à expliquer les distributions des espèces. Le point important ici qui la différencie des autres visions sur les niches proposées des années plus tôt par Grinnell (1917) ou encore Elton (1927) est qu'une espèce ne répond pas seulement aux variations de l'environnement mais qu'elle participe activement à ces variations (PULLIAM, 2000). Hutchinson parle ainsi de niche en termes d'exigences environnementales plutôt que de place occupée par l'espèce, « d'attribut d'une espèce en relation avec son environnement biotique et abiotique » plutôt que « d'attribut de l'environnement » (COLWELL, 1992). Une niche est donc une caractéristique propre à une espèce et non à un environnement (HUTCHINSON, 1957). À travers cette notion théorique et abstraite d'hypervolume, Hutchinson rompt avec la notion spatiale (COLWELL ET RANGEL, 2009). Il y répond en introduisant un nouveau concept, permettant une correspondance réciproque entre cet espace multidimensionnel et l'espace physique où les espèces vivent à un instant  $t$  : la niche réalisée (HUTCHINSON, 1957 ; COLWELL ET RANGEL, 2009). Il s'agit de la niche qui est réellement observée dans la nature (SILVERTOWN, 2004). Elle correspond ainsi à une restriction ou un élargissement de la niche fondamentale théorique sous l'action des

interactions biotiques telles que la compétition, la prédation, la facilitation, le mutualisme ou encore le parasitisme (SILVERTOWN, 2004). Elle peut également être contrainte par des éléments historiques (HOLT, 2003). Les capacités de colonisation par la dispersion peuvent aussi limiter l'occupation de certains espaces pourtant correspondants à une partie de la niche fondamentale de l'espèce (CAIN ET AL., 1998). Une limitation de cette théorie émerge lorsque des espèces sont retrouvées sur des habitats non-propices et donc en dehors de leur niche (PULLIAM, 2000). Cette présence s'explique par un apport constant d'individus provenant d'un habitat source (PULLIAM, 1988). Elle met en avant ce concept, au cœur de la **théorie des métapopulations** (HANSKI, 2001 ; LEVINS, 1969) et de dynamique source/puits (PULLIAM, 1988).

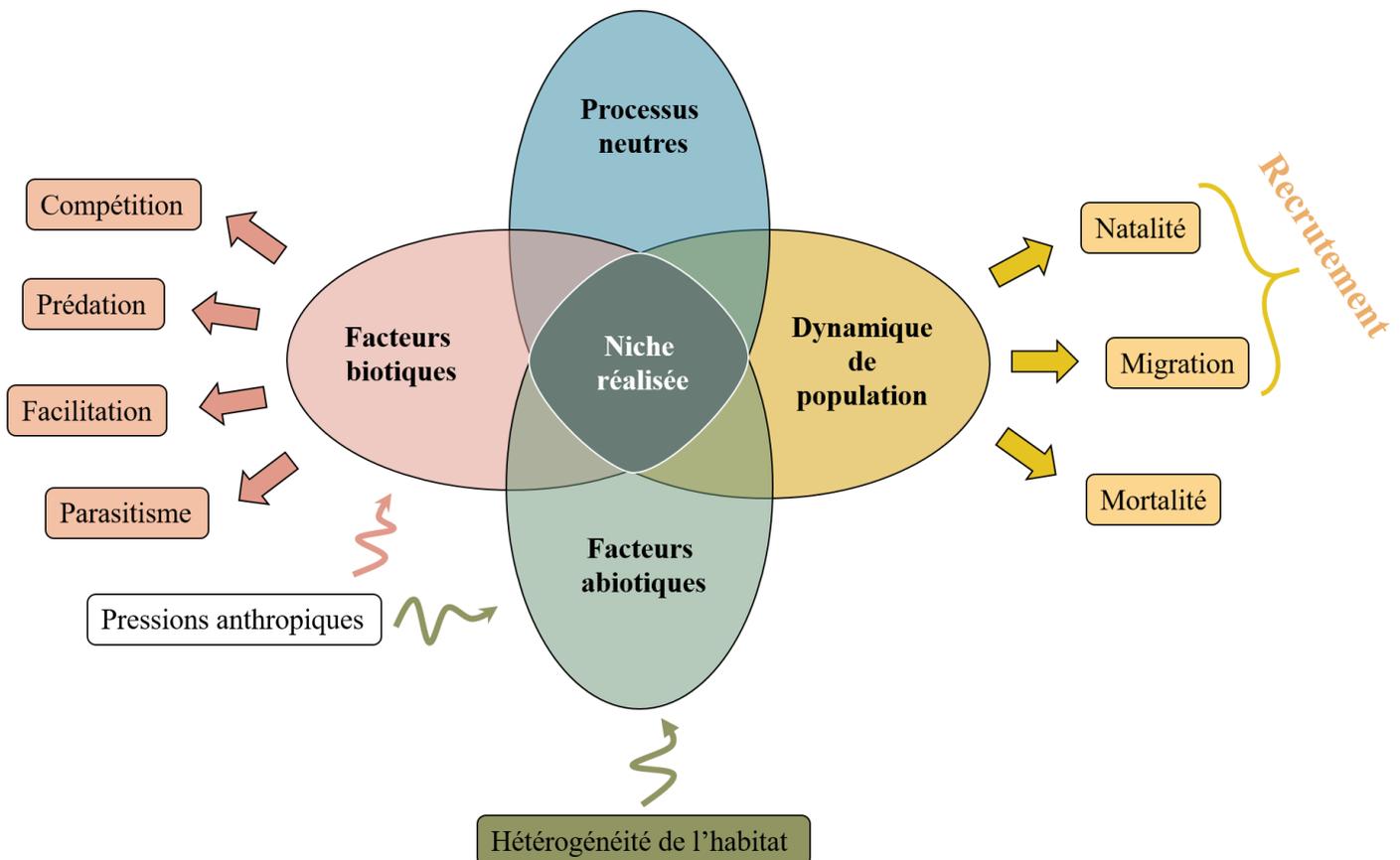
Cette théorie des métapopulations tire son origine des travaux de Levins (1969) où celui-ci intègre la vision d'une métapopulation comme un assemblage de populations locales instables qui habitent des parcelles d'habitat discrètes (LEVINS, 1969). Il s'agit d'un ensemble qui persiste via l'équilibre entre les extinctions locales et l'établissement de nouvelles populations sur des sites non-occupés au préalable (HANSKI, 1998). Cette théorie se base sur des concepts d'écologie des paysages et est inspirée de la **théorie de la biogéographie insulaire**, établie par MacArthur et Wilson (1967), qui considère un continent réservoir d'espèces et une île recevant l'immigration des espèces provenant de ce même continent. La théorie des métapopulations, elle, estime que le paysage pour une espèce est un ensemble de parcelles d'habitat entourés d'une matrice environnante non-propice (LEVINS, 1969). Elle a ensuite été adaptée et enrichie en y ajoutant des notions d'isolement et taille des patches (HANSKI, 1998). Les individus d'une métapopulation peuvent ainsi demeurer toute leur vie dans le même patch ou au contraire migrer dans un nouveau patch au cours de leur vie (HANSKI, 1998). C'est à partir de cette idée, en y ajoutant des notions de qualités des patches, que Pulliam (1988) fait une distinction entre les habitats « sources », où la reproduction locale excède la mortalité, et à l'inverse, les habitats « puits ». Ces habitats « puits » ne sont pas en capacité d'abriter l'espèce de par des conditions environnementales insuffisantes (JAMES ET AL., 1984) mais l'abritent néanmoins, grâce à une immigration importante de population source (PULLIAM, 1988). Pulliam a ainsi montré par sa **théorie de dynamique source/puits** que la niche réalisée au sens d'Hutchinson était bien souvent plus grande que la niche fondamentale également à cause de ces processus de migration (PULLIAM, 2000). Toutes ces sources de variation de la niche réalisée par rapport à la niche fondamentale peuvent interagir dans un même temps en se cumulant ou s'annulant, modulant ainsi leurs effets singuliers.

Par ailleurs, au début des années 2000, la **théorie neutre** de la biodiversité et de la biogéographie a été définie pour souligner l'importance des processus stochastiques dans la structure des communautés écologiques (HUBBELL, 2001). Cette théorie est venue défier les théories précédentes de l'écologie et notamment la théorie des niches en mettant en avant que les différences entre les espèces n'influencent pas forcément la structure écologique d'une communauté et ne sont pas forcément significatives sur le plan fonctionnel (MATTHEWS ET WHITTAKER, 2014). Pour Hubbell (2001), les interactions entre les espèces sont en outre équivalentes et la théorie met plutôt l'accent sur une combinaison de processus dus au hasard tels que la dispersion, la spéciation, et les variations entre les taux de mortalité et de naissance. La présence et l'abondance des espèces au sein de communautés seraient ainsi plutôt dues à la chance qu'à des différences de capacités concurrentielles entre les espèces (ETIENNE ET OLFF, 2004 ; HUBBELL, 2001). Finalement, la réalité écologique serait plutôt un mélange entre des processus nichés et de neutralité : la structure des communautés et donc la distribution des espèces peuvent être définies comme un continuum de combinaisons entre des mécanismes propres à la stabilisation des niches et des mécanismes liés aux différences de fitness dues au hasard (ALONSO ET AL., 2006).

Plus récemment, l'hétérogénéité de l'habitat a été mise en avant pour expliquer la diversité des espèces en écologie qu'elle s'exprime à l'échelle du paysage ou à l'échelle globale (STEIN ET AL., 2014). De nombreuses études empiriques ont fait ce lien entre hétérogénéité et richesse spécifique depuis la moitié du XX<sup>e</sup> siècle en ciblant des groupes taxonomiques particuliers (par exemple : MACARTHUR ET MACARTHUR, 1961) mais ce lien est resté controversé pendant des années selon l'approche et la définition utilisées (voir STEIN ET AL., 2014). Stein et ses collaborateurs (2014) ont proposé une classification de l'hétérogénéité environnementale en cinq groupes basée sur la nature de l'hétérogénéité qu'elle soit d'ordre biotique (fondé sur l'occupation des sols par des habitats différents, et sur la composition structurelle et taxonomique de la végétation) ou d'ordre abiotique (établi sur les conditions micro- et macro-climatique, sur la diversité des sols, et sur la topographie). Cette démarche a permis de définir plus précisément **l'hypothèse de l'hétérogénéité environnementale**. Elle est en réalité basée sur trois mécanismes : (1) Une augmentation des gradients environnementaux, de la quantité de type d'habitat, de la complexité structurelle et des ressources qui devrait procurer davantage d'espace disponible pour les niches écologiques et permettre l'exploitation de ressources environnementales plus importantes contribuant à la coexistence de plusieurs espèces (par exemple : TEWS ET AL., 2004) ; (2) Les zones hétérogènes sont plus à même de procurer des

abris et refuges contre des conditions défavorables favorisant la persistance des espèces (voir par exemple FJELDSÅ ET AL., 2012) ; (3) Les environnements plus hétérogènes peuvent favoriser l'isolation ou l'adaptation à des conditions environnementales très différentes pouvant aboutir à des événements de spéciation (voir ANTONELLI ET SANMARTIN, 2011).

Ces théories cherchent toutes à expliquer la distribution des espèces en traitant d'aspects de l'écologie pouvant être différents mais pas discordants. Ainsi dans cette thèse, j'ai décidé de travailler avec ces cadres théoriques (**Figure 1**) sur la distribution des espèces à travers une vision englobante prenant en considération que les processus impliqués dans la théorie de la niche au sens d'Hutchinson, les théories de métapopulation et de dynamique source/puits, et la théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie peuvent tous intervenir simultanément pour expliquer la distribution des espèces. Les différents aspects de ces processus vont se combiner, se moduler, se compenser pour expliquer la distribution des espèces. Ce continuum de contributions variables entre tous ces processus va donc contraindre ou permettre l'expansion de la niche fondamentale écologique d'une espèce pour aboutir à sa niche réalisée dans la nature (**Figure 1**).



**Figure 1** : Principe de la niche écologique réalisée (trait blanc), résultante des interactions ayant lieu entre les différents processus (trait noir) contribuant à part variables dans ce phénomène.

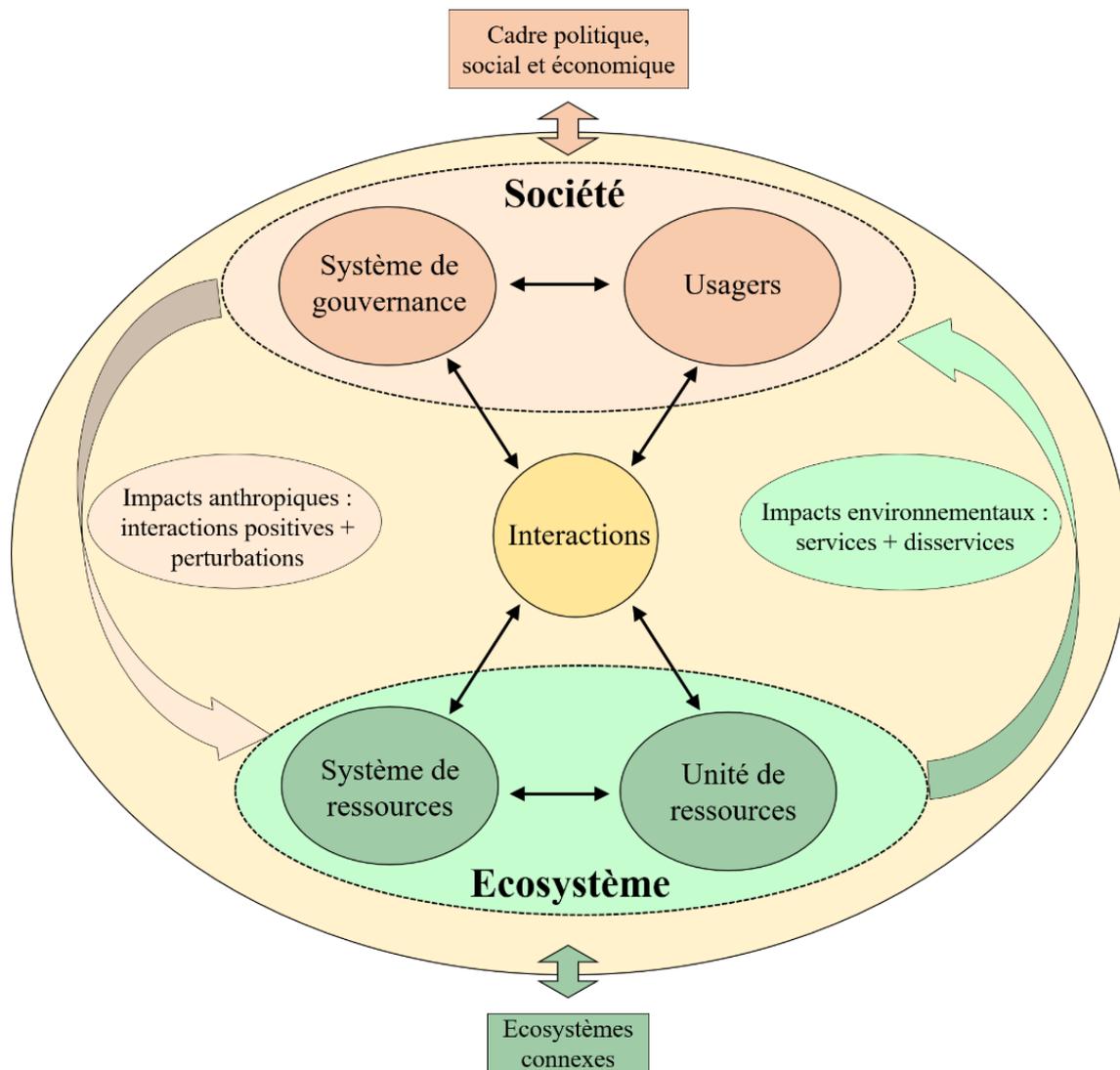
## 1.2 Une approche intégrative à travers l'étude des systèmes socio-écologiques

L'Homme s'organise lui-même en systèmes interactifs : les sociétés (FRONTIER ET AL., 2004). Il s'intègre pleinement aux écosystèmes et comme tout élément d'un système, il est en interaction avec les autres membres de celui-ci et modifie son état. Les écosystèmes procurent des services écosystémiques fondamentaux pour la survie et le bien-être des sociétés (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Les services écologiques fournis par les écosystèmes sont définis comme étant les processus et les fonctions qui bénéficient à l'Homme directement ou indirectement (COSTANZA ET AL., 2017 ; DAHDOUH-GUEBAS ET AL., 2021). Ils peuvent être regroupés en quatre grandes catégories : les services d'approvisionnement (aliments, eau, fibre, bois, médecine...), les services de régulation (régulation du climat, des inondations, des maladies, de la qualité de l'eau), les services culturels (loisirs, esthétique, épanouissement spirituel) et les services de soutien (formation du sol, cycle des nutriments, production primaire...) (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Ces ressources et services puisés dans les écosystèmes permettent à la société de se structurer et de fonctionner. *A contrario*, l'écosystème impacte également le bien-être humain à travers des nuisances : des disservices (LYYTIMÄKI ET SIPILÄ, 2009 ; VAZ ET AL., 2017). Ils peuvent se matérialiser par des maladies et épidémies (CLAFLIN ET WEBB, 2017), du danger (FRIESS, 2016) ou encore du désagrément visuel et/ou olfactif (KNIGHT ET AL., 2017). Ces services et disservices peuvent intervenir au même endroit, au même moment (SAUNDERS ET LUCK, 2016) et sont donc à prendre en compte ensemble. De son côté la société humaine induit un forçage sur l'écosystème de par ses activités modifiant et altérant la structure et le fonctionnement de l'écosystème (MARSHALL ET AL., 2010). La société peut également avoir un impact positif sur l'écosystème que cela soit indirectement (via des apports anthropiques stimulant la production de l'écosystème, via la création de nouveaux habitats suite à des changements d'urbanisme, etc.), mais aussi directement, en appliquant une politique de gestion et de conservation des environnements à travers des activités d'identification, de protection, de préservation, de conservation et de restauration (VAZ ET AL., 2017).

La perception de ces interactions par la société reste confuse. L'écosystème planétaire, par définition, est un ensemble d'organisations hiérarchiques interdépendantes où l'Homme s'insère pleinement. La notion d'interdépendance et du risque de déséquilibre de l'ensemble du système est de plus en plus prise en considération dans la société (DUPLESSY ET MOREL, 1990).

L'Homme prend ainsi conscience depuis quelques décennies que son environnement n'est pas inépuisable et que privilégier l'humanité sans prendre en compte l'ensemble du système est caduque. La compréhension de ce système passe donc par l'étude du système dans sa globalité en considérant les sociétés humaines intégrées pleinement aux systèmes naturels. Ces approches ont longtemps été ignorées, y compris en écologie (BERKES, 2007). L'Homme y a longtemps été considéré séparément des écosystèmes ou seulement comme une source de pression potentielle. En effet, les stratégies de conservation de la Nature sont passées par différentes phases au cours du dernier siècle liées à une évolution de la perception de la Nature (MACE, 2014). Dans les années 1960/1970, la réflexion se faisait autour de la « Nature pour elle-même » faisant le focus sur les habitats naturels intacts et la nature sauvage (MACE, 2014). Ensuite, les réflexions se sont faites autour de la « Nature malgré les Hommes » dans les années 1980/1990, puis vers une conservation de la « Nature pour les Hommes » avec l'émergence des biens et services écosystémiques (TURNER ET DAILY, 2008) au début des années 2000 (MACE, 2014). Enfin, ces dernières années, les réflexions se sont tournées vers une conservation « Homme et Nature » (MACE, 2014), qui reconnaît les relations dynamiques à double sens entre l'Homme et la Nature (CARPENTER ET AL., 2009).

Les recherches sur les sociétés et leurs interactions avec l'environnement ont en réalité pris un essor important au cours des années 1990 en parallèle du protocole de Kyoto. Le terme de système socio-écologique (SSE) a été inventé dans les années 1990 (voir BERKES ET FOLKE, 1998) pour mettre l'accent sur ces interactions entre la société humaine et les constituantes écologiques (GALLOPIN ET AL., 2001). En effet, les « phénomènes dont les causes sont multiples, diverses et dispersées ne peuvent être compris et encore moins contrôlés par des activités scientifiques basées sur les disciplines traditionnelles » (JASANOFF ET AL., 1997). C'est pourquoi l'étude des SSE a vu le jour pour englober ces deux compartiments qui sont indissociables et interdépendants de par leurs interactions positives ou négatives et leurs rétroactions (BERKES ET FOLKE, 1998) : l'un ne va pas sans l'autre et réciproquement. Toutes ces notions d'interactions sont à étudier dans leur ensemble (**Figure 2**). En effet, un changement d'un rouage dans ce SSE va entraîner des conséquences directes ou indirectes sur le compartiment opposé qui entraînera lui-même des conséquences en retour (WALKER ET SALT, 2006). Ces conséquences peuvent être positives ou négatives. Une conséquence d'un compartiment peut entraîner un retour négatif sur ce même compartiment.



**Figure 2 :** Organisation conceptuelle d'un système socio-écologique tirée et adaptée d'Ostrom, 2009.

### 1.3 De l'intérêt d'évaluer l'état de santé des écosystèmes en lien avec les systèmes socio-écologiques

L'Homme se pose comme un gestionnaire des écosystèmes et impacte grandement ceux-ci. L'influence humaine se manifeste d'une manière de plus en plus critique depuis les dernières décennies (VITOUSEK ET AL., 1997), engendrant leur dégradation et leur dysfonctionnement (NOBLE ET DIRZO, 1997 ; VITOUSEK ET AL., 1997). Leurs capacités à fournir des services écosystémiques en sont ainsi réduites voir même rompues entraînant des conséquences sur le bon état de la société humaine (DAILY ET AL., 1997).

Un état de bonne santé est défini en médecine comme une absence de symptôme de maladie ou de dysfonctionnement physiologique (RAPPORT, 1989). Le concept d'état de santé d'un SSE peut être résumé comme étant la mesure des performances globales du système, qui est construit

sur le comportement des différents compartiments (COSTANZA ET MAGEAU, 1999). Les SSE sont ainsi mouvants, leur état de santé est un état provisoire qui est le résultat d'une dynamique complexe impliquant de nombreuses interactions dans un temps donné. Il faut également prendre en compte le contexte et les composants qui entrent dans ce processus.

Concernant les écosystèmes, l'état de bonne santé se rapproche de la définition médicale et est caractérisée comme étant l'absence de symptôme détectable d'une pathologie de l'écosystème (RAPPORT, 1989). Cette approche se fait aux différents niveaux de complexité de l'écosystème. Elle est complétée par des concepts de stress et perturbations écologiques (ODUM, 1985 ; RAPPORT, 1989) qui indiquent que l'organisation du système, ses fonctions et sa résilience sont à prendre en compte dans cette notion de santé de l'écosystème (RAPPORT ET AL., 1998). Une perturbation ou un stress est un événement qui va avoir un impact sur l'écosystème, qu'il soit positif ou négatif, et prend en compte la nature de l'impact, le système impacté et la réponse du système (BORICS ET AL., 2013). La notion qui différencie ces deux termes est basée sur leur fréquence d'apparition (BORICS ET AL., 2013). Si la fréquence de l'événement est telle qu'elle empêche le retour à un état similaire à celui préexistant et entraîne une nouvelle trajectoire du système, alors on parle de stress (BORICS ET AL., 2013). En effet, les écosystèmes ne possèdent pas un seul état d'équilibre mais plutôt plusieurs points d'équilibre (HOLLING, 1973) qui vont jouer le rôle d'attracteurs vers lesquels l'écosystème va tendre selon l'impact des conditions extérieures (WALKER ET SALT, 2006). La résilience écologique est la capacité de l'écosystème à absorber les changements et à maintenir sa structure et ses fonctions (HOLLING, 1973). Finalement, un écosystème est en bonne santé lorsque celui-ci maintient une soutenabilité dans sa structure et ses fonctions malgré les changements qui s'opèrent (COSTANZA, 2012).

Les complications pour la société humaine surviennent quand ces changements induisent une perte des services écosystémiques qui contribuent directement ou indirectement au bien-être humain (COSTANZA ET AL., 1997 ; MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Cette notion de service est anthropocentrée et suppose que l'écosystème doit fournir ces services dits utiles pour l'Homme pour être en bonne santé (GIRAUDOUX ET LEBRETON, 2018). Étudier le système écologique et ses services en tant que tel semble inutile si l'on n'y intègre pas la dimension sociétale humaine qui en tire profit tout en interagissant avec lui que cela soit positivement ou négativement.

Il existe communément trois approches pour évaluer l'état de santé des écosystèmes :

- Identifier les caractéristiques critiques qui différencient un écosystème en bonne santé d'un écosystème en mauvais état ;
- Mesurer les capacités de résilience de l'écosystème ;
- Identifier les facteurs de risques de déséquilibre en exposant l'écosystème à certains impacts anthropiques.

L'approche la plus fréquemment utilisée est celle qui se base sur l'identification d'indicateurs de l'intégrité du fonctionnement de l'écosystème (RAPPORT, 1989). Elle découle d'un nombre restreint de fonctions et structures tel que le maintien du transfert d'énergie, du cycle des nutriments et du maintien d'assemblages d'espèces clés (RAPPORT, 1989). Les recherches ciblent un élément de cette liste et non tout ou partie de l'écosystème pour s'assurer de son bon état de santé. Elles visent ainsi l'établissement de biomarqueurs et de bioindicateurs de cet état. Les biomarqueurs se focalisent sur le changement, ce qui présume d'une connaissance de l'état normal. Les bioindicateurs sont relativement liés à l'organisation biologique de l'écosystème (MCCARTHY ET AL., 2002). Il s'agit d'un élément de la complexité biologique (de l'organisme à la communauté) qui répond à une perturbation d'origine anthropique. Il peut être de nature biochimique ou métabolique chez un organisme (changement enzymatique en réponse à un phénomène d'hypoxie chez la truite par exemple), à l'échelle de l'individu (altération du comportement et des capacités à creuser un terrier chez le crabe de mangrove dans des conditions très urbanisée par exemple), de la population (mortalité, migration, changement dans la structure d'âge), de la communauté (changement de composition taxonomique) ou l'apparition de propriétés émergentes de communautés complexes (changement dans la structure trophique) (MARTINEZ-CREGO ET AL., 2010). La conduite la plus adaptée est d'opter pour une approche qui peut détecter les changements écologiques à un stade précoce et sur le long terme (SIDDIQ ET AL., 2016). Les indicateurs biologiques permettent une observation simple et rapide des conditions environnementales (LANDRES ET AL., 1988). Cette démarche est basée sur le concept de l'écosystème, c'est-à-dire que les effets cumulatifs des changements environnementaux vont être retrouvés et intégrés par les différents compartiments qui le composent, et donc par une ou plusieurs espèces (BARTELL, 2006 ; BURGER, 2006 ; LANDRES ET AL., 1988). Ces effets vont se traduire sur la structuration et la fonctionnalité des espèces à travers leur diversité, leur abondance, leur succès reproducteur ou encore leur taux de croissance (BARTELL, 2006 ; BURGER, 2006).

## 2. Les mangroves, un système socio-écologique remarquable

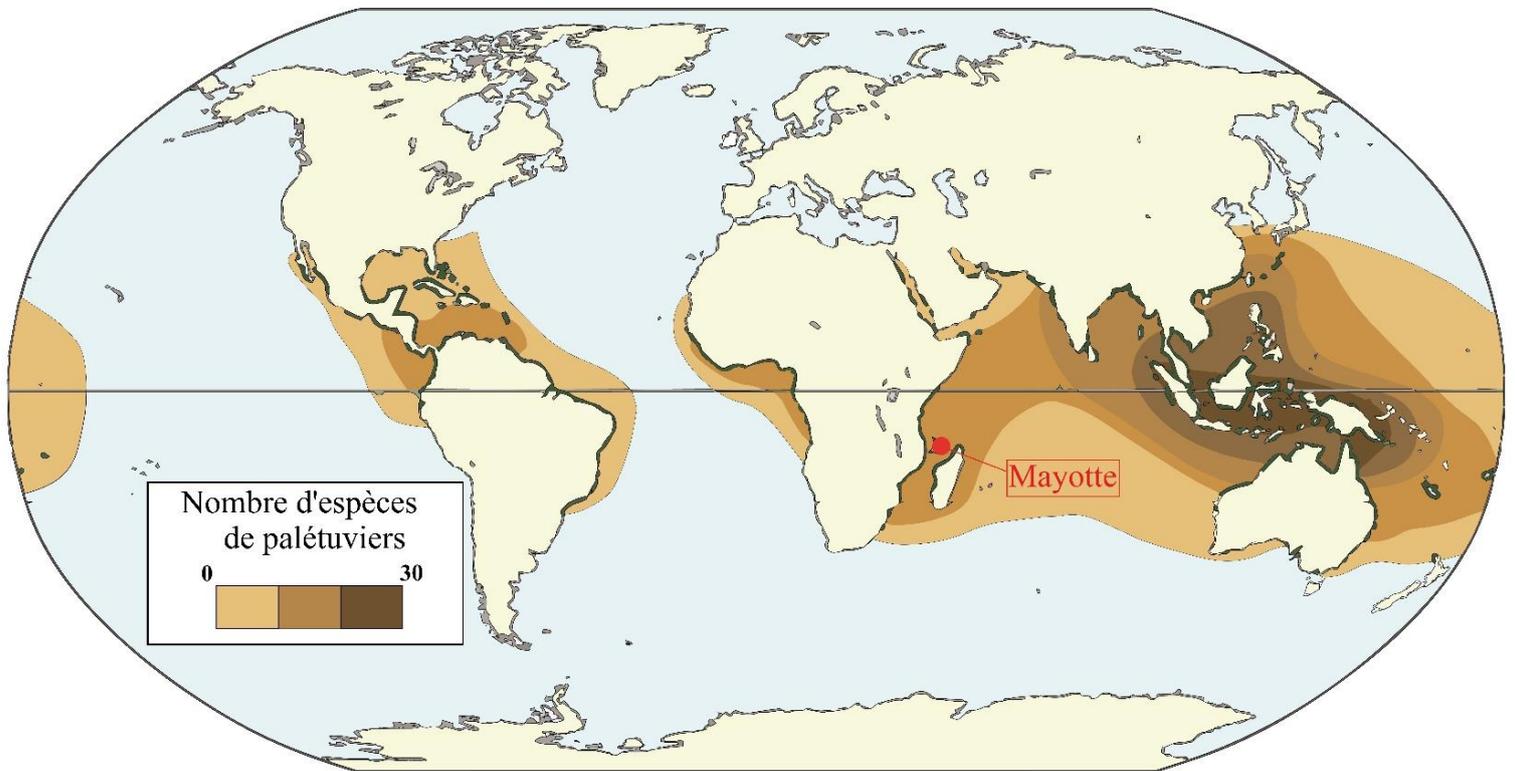
### 2.1 Localisation et organisation

Les mangroves sont des écosystèmes intertidaux uniques et remarquables, caractérisés par la présence d'arbres structurants et d'organismes associés (MUKHERJEE ET AL., 2014). Elles sont distribuées dans les régions tropicales et subtropicales (**Figure 3**) entre les latitudes 32°N (au Japon et aux Bermudes) et 39°S (en Nouvelle-Zélande et en Australie) (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Elles sont retrouvées dans 123 pays au total (SPALDING ET AL., 2010) mais 48 % de la surface des mangroves sont compris dans seulement cinq pays (l'Indonésie, le Brésil, le Nigeria, le Mexique et l'Australie) (ROUSSEL ET AL., 2009). Ces écosystèmes occupent environ 137 600 km<sup>2</sup> à travers le monde en 2010 (BUNTING ET AL., 2018). Cette surface tend à diminuer significativement, et aurait même régressé de plus d'un tiers entre 1950 et 2000 (ALONGI, 2002).

Les mangroves s'installent généralement sur des côtes sédimentaires à dominante vaseuse (dans la grande majorité des cas). Il s'agit de forêts marines qui poussent sur le haut de l'estran entre le niveau moyen et le niveau des hautes mers de vive-eau. Le bas de l'estran est bien souvent une vasière dénuée d'habitats complexes comme les mangroves, mais peut également parfois accueillir des herbiers de phanérogames marines. Elles sont inondées d'eau de mer à chaque marée, et diluées par les ruissellements d'eau douce, l'influence est donc marine et terrestre. À travers le monde, les mangroves se différencient par leurs spécificités géomorphologiques, hydrologiques ou encore sédimentaires (WORTHINGTON ET AL., 2020). Différentes typologies ont été définies ces dernières décennies pour classer ces mangroves (BALKE ET FRIESS, 2016 ; MAZDA ET AL., 2007 ; WOODROFFE, 1992 ; WOODROFFE ET AL., 2016). La dernière en date, la classification proposée par Worthington et ses collaborateurs en 2020, reprend avec minutie les classifications antérieures pour former une typologie biophysique à l'échelle mondiale (WORTHINGTON ET AL., 2020). Elle sépare premièrement les mangroves en fonction de la nature de leur sédiment, d'origine terrigène ou carbonatée. Dans un second temps, les mangroves sont classées en fonction de leur géomorphologie :

- les mangroves deltaïques retrouvées au niveau des avancées sédimentaire du littoral ;
- les mangroves estuariennes présentes dans les chenaux principaux caractérisés par un grand bassin versant et sous l'influence des marées ;

- les mangroves lagunaires où la masse d'eau côtière est peu profonde et séparée de l'océan par une barrière permettant néanmoins un apport en eau de mer au moins par intermittence ;
- les mangroves de littoral ouvert présentes dans les baies abritées.



**Figure 3** : Distribution des mangroves et de la richesse spécifique en palétuviers à travers le globe d'après UNEP-WCMC, 2001 et adaptée de Jeanson 2009.

## 2.2 Structuration et assemblages

Ces écosystèmes sont définis par les espèces végétales structurantes qui les composent : les palétuviers et certaines espèces associées telles que les palmiers, les ipomées, les fougères ou autres épiphytes (MUKHERJEE ET AL., 2014). Cet ensemble est contraint par des conditions de vie particulières vis à vis de l'influence des marées, de la nature du sol (vaseux) qui induit des conditions anaérobiques et instables des sols (AUGUSTINUS, 2004), ou encore de la salinité qui est très variable (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Les palétuviers ont ainsi développé des adaptations particulières associées aux contraintes du milieu (SCHOLANDER, 1968). Ces adaptations morphologiques – développements de racines aériennes pour l'ancrage et la respiration dans le sol par exemple (SCHOLANDER, 1968 ; TOMLINSON, 1986) – et écophysologiques – l'excrétion de sels par des glandes situées dans les feuilles pour éviter la

sursalure chez certaines espèces par exemple (FITZGERALD ET AL., 1992 ; OSBORNE ET BERJAK, 1997) – impliquent que les palétuviers sont les seules espèces d’arbres retrouvées dans les zones intertidales tropicales.

Les palétuviers forment de véritables forêts plus ou moins développées selon l’hydrodynamisme. Dans les milieux abrités, l’énergie des vagues est atténuée et permet un dépôt de sédiments fins propices à l’installation des propagules de palétuviers et donc au développement de la forêt de mangrove (ALONGI, 2009). En dépit de leurs adaptations aux conditions environnementales très variables dans ces milieux, les différentes espèces de palétuviers se répartissent de façon hétérogène sur l’estran en fonction de leurs préférences écologiques, ce qui induit une zonation à travers la mangrove en fonction des tolérances de chaque espèce aux conditions du milieu (SMITH III, 1992). Les variables environnementales conditionnant la distribution des différentes espèces de palétuviers peuvent être de nature biotique (prédation des propagules, compétition pour l’espace), hydrologique (fréquence de submersion) et sédimentaire (topographie, salinité du sol, pH, texture des sédiments) (SMITH III, 1992). Les espèces de palétuviers forment ainsi des faciès, généralement en bandes parallèles au trait de côte et/ou aux rivières et chenaux (SNEDAKER, 1982). Ces différentes formations végétales sont dominées par une espèce de palétuviers et forment bien souvent trois zones distinctes de la terre à la mer : (1) la mangrove interne, (2) la mangrove centrale et (3) la mangrove externe/pionnière. Entre ces trois zones distinctes, des secteurs de transitions se développent, formant une association entre les espèces des différentes communautés avoisinantes. En lisière de mangrove, dans les espaces atteints uniquement lors des hautes mers de vive-eau exceptionnelles, des vastes étendues sur-salées dénudées ou couvertes de végétations rases s’étendent, appelées tannes (LEBIGRE, 1983). Dans cette zone supra-littorale, il est tout de même possible de retrouver des arbres peu enclins à tolérer la submersion, mais néanmoins adaptés aux fortes concentrations de sels tels que *Heritiera littoralis* ou encore *Erythrina fusca*. Cette structure de mangrove n’est néanmoins pas extrapolable à toutes les mangroves du globe, certaines d’entre elles ne présentant pas de zonation aussi marquée (ELLISON, 2002).

La diversité de palétuviers en mangrove est limitée par rapport à la diversité des arbres structurants dans d’autres écosystèmes de forêts tropicales, avec au total 70 espèces de palétuviers distribuées à travers le monde (SAENGER, 2002) contre plusieurs centaines d’espèces dans les forêts humides tropicales (CLARK ET AL., 2001). Les plus grandes diversités sont localisées dans l’Indo-Pacifique autour de l’Indonésie (**Figure 3**). Malgré ces richesses

spécifiques relativement faibles, les mangroves sont des écosystèmes à la production primaire équivalente aux autres forêts tropicales (ALONGI, 2009). Ces forêts de mangrove sont un réservoir important de nourriture pour la biocénose se trouvant sur place mais également pour les autres écosystèmes lagunaires adjacents (LEE, 1995 ; SNEDAKER, 1978). Ce sont des milieux riches en nutriments qui proviennent de la décomposition de la matière organique présente en grande quantité (palétuviers et algues). Cette matière représente la base d'un réseau trophique complexe s'étendant aux écosystèmes environnants. Les courants de marées permettent en effet un apport important des détritiques et de nutriments vers le large, qui se retrouvent incorporés dans les réseaux trophiques des récifs coralliens par exemple.

Les mangroves sont un support de biodiversité remarquable. Les pneumatophores et autres racines aériennes des palétuviers forment un véritable réseau rempli d'anfractuosités procurant de nombreux microhabitats. Ces forêts fournissent ainsi un habitat privilégié pour une multitude d'organismes terrestres ou marins (ALONGI, 2009) et permettent à de nombreuses espèces de trouver refuge (NAGELKERKEN, 2009). Ce réseau de pneumatophores empêche la prédation des gros poissons sur les plus petits et sur les crevettes qui s'y dérobent à marée haute (PRIMAVERA, 1997 ; VANCE ET AL., 1996). De même, la haute turbidité de l'eau réduit la visibilité et donc les capacités de prédation en mangrove. Les palétuviers améliorent ainsi les conditions environnementales et participent à l'élargissement de la niche écologique pour de nombreuses espèces. Il s'agit ainsi d'espèces facilitatrices (voir BULLERI ET AL., 2016) servant de support à des communautés animales plus diverses que les autres écosystèmes intertidaux tant pour des espèces marines que terrestres (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001 ; ROG ET AL., 2017).

De riches communautés bactériennes sont présentes en mangroves et sont fondamentales au fonctionnement de celles-ci de par leur contribution aux cycles biogéochimiques (capacités sulfato-réductrices par exemple) et à la décomposition de la matière (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Les communautés de champignons sont également bien représentées en mangrove (625 espèces recensées selon SCHMIT ET SHEARER, 2003) et importantes de par leur contribution dans le cycle des nutriments (HYDE ET LEE, 1995). Les micro et macroalgues sont aussi abondantes et diversifiées, elles apportent une source de nourriture non négligeable et un habitat (pour les macroalgues) pour de nombreux invertébrés et poissons (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Les mollusques et crustacés occupent différents habitats, pouvant vivre dans et/ou sur la vase, ou sur les palétuviers, parfois relativement haut dans la canopée (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Les branches et racines des palétuviers forment un substrat supplémentaire pour les organismes fixés (la vase et le sable n'étant pas propices à la fixation) tels que les mollusques filtreurs

(huîtres, moules) mais également des balanes, éponges ou autres ascidies. La canopée formée par les palétuviers abrite de nombreuses espèces pendant toute leur vie (des gastéropodes du genre *Littoraria* par exemple) ou de façon transitoire (insectes, reptiles, amphibiens, oiseaux et mammifères) qui jouent un rôle important dans les réseaux trophiques de par leurs relations de prédation, de symbiose ou de mutualisme (ALONGI, 2009 ; KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). La faune épigée est représentée en particulier par des crabes et des gastéropodes jouant un rôle essentiel dans le recyclage de la matière. Enfin, les mangroves procurent un habitat pour des assemblages diversifiés de poissons temporairement ou continuellement résidents de ce système (KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). De nombreuses espèces de poissons récifaux viennent se reproduire dans cet environnement lorsque les conditions hydrodynamiques le permettent (KIECKBUSCH ET AL., 2004). Les mangroves peuvent ainsi jouer un rôle important dans la reproduction de certains animaux aquatiques (LEE ET AL., 2014).

## **2.3 L'implication des mangroves dans l'interaction mangrove-société : des services écologiques et disservices**

### **Les mangroves : de nombreuses ressources**

Selon les cas, les mangroves abritent des espèces d'intérêt remarquable, pouvant être une source importante ou complémentaire de nourritures pour la société humaine. La mangrove offre ainsi de nombreuses ressources avec des aliments variés tels que le poisson ou encore les coquillages qui permettent l'équilibre en protéines animales et apportent une certaine sécurité alimentaire. Il y a 6 500 ans, lorsque les territoires intérieurs du Moyen-Orient se sont retrouvés plus arides et moins productifs, les communautés de nomades de la zone se sont installées et établies le long de la côte et notamment aux abords des mangroves où elles ont pu y trouver cette sécurité alimentaire (BIAGI ET NISBET, 2006). Aujourd'hui, les mangroves permettent d'améliorer l'économie de la pêche et la sécurité alimentaire des communautés locales (UDDIN ET AL., 2013) en contribuant de manière significative aux marchés de subsistance et commerciaux (voir par exemple : ABURTO-OROPEZA ET AL., 2008). Les palétuviers forment également une ressource abondante pour des usages traditionnels variés (pour une synthèse sur le sujet voir BANDARANAYAKE, 1998). En effet, le bois de mangroves, notamment celui des *Rhizophora* spp., est utilisé dans la construction d'habitations ou de bateaux, prisé pour sa durabilité, dureté et résistance (FRIESS, 2016). Le bois de palétuviers est également utilisé comme une source de combustible en bois de chauffage ou en charbon de bois (BANDARANAYAKE, 1998) puisqu'il s'agit d'un bois qui se consomme lentement tout en procurant une chaleur importante et peu de

fumée (WALTERS ET AL., 2008). Les palétuviers sont aussi une source intéressante exploitée en médecine de façon traditionnelle comme dans le traitement de diarrhées ou d'hémorragies provenant d'extrait de *Xylocarpus* spp., *Ceriops* spp., ou encore *Rhizophora* spp. (BANDARANAYAKE, 1998) ou encore en médecine pharmaceutique (voir par exemple ITO ET AL., 2000 ; PATIL ET AL., 1993).

### **Les mangroves : un système de régulation**

Les capacités des mangroves à séquestrer et stocker le dioxyde de carbone de l'atmosphère permettent aux mangroves de contribuer à la régulation du climat global. En effet, les mangroves piègent le carbone à des taux moyens entre 174 et 226 g C.m<sup>-2</sup> an<sup>-1</sup> (ALONGI, 2012 ; HOPKINSON ET AL., 2012), et les stocks de carbone sont estimés à 956 t C.ha<sup>-1</sup> en moyenne (ALONGI, 2014). Les mangroves sont des forêts très productives où la séquestration et le stockage du carbone est 3 à 5 fois plus important que d'autres écosystèmes végétalisés (DONATO ET AL., 2011). Localement, la présence d'une forêt permet également une régulation du microclimat en maintenant une humidité et un ombrage, réduisant la température en son sein (pour une comparaison entre une mangrove fragmentée et une mangrove intacte voir DE LIMA ET AL., 2013).

Par ailleurs, les mangroves forment un véritable rempart face à la houle (BARBIER ET AL., 2008), aux tempêtes et autres tsunamis (ALONGI, 2008). Elles jouent un rôle de protection pour les terres et populations humaines se trouvant en arrière de la mangrove en luttant contre l'érosion du rivage (MAZDA ET AL., 1997A). Cette protection dépend de la composition de la forêt (nature, topographie et végétation) et de son état structurel (MAZDA ET AL., 1997B ; TANAKA ET AL., 2007). En outre, une mangrove dense apportera une résistance plus importante aux mouvements oscillatoires des vagues ce qui atténuera l'énergie de celles-ci (MAZDA ET AL., 1997B). Les palétuviers n'ayant pas tous la même architecture, la protection exercée par la mangrove sera différente selon l'espèce de palétuviers structurante (WOLANSKI, 2001). Les processus hydro-sédimentaires sont également influencés par les mangroves, qui permettent l'impulsion de processus géomorphologiques et la sédimentation intertidale (ADAME ET AL., 2010 ; HORSTMAN ET AL., 2014 ; JEANSON ET AL., 2018). L'écoulement de l'eau va être ralenti par les racines, pneumatophores et autres plantules, ce qui va favoriser le dépôt de sédiments en suspension et inhiber sa remise en suspension (FURUKAWA ET WOLANSKI, 1996). La mangrove piège donc les sédiments fins et permet alors la pérennité des récifs coralliens adjacents qui ne supportent que très peu la sédimentation (GOLBUU ET AL., 2008). Elle permet ainsi de lutter contre l'érosion du littoral en participant à la formation du sol et en permettant la stabilisation du littoral et évite le

remaniement du sédiment sablo-vaseux et l'aggradation des cordons littoraux (JEANSON ET AL., 2018).

Les mangroves ont également un rôle important dans les cycles des éléments biotiques et dans la filtration des contaminants (ALONGI, 2002). Les palétuviers participent au piégeage des nutriments ce qui fait des mangroves un puits pour les nutriments et une source majeure de matière organique. De nombreuses études ont montré leur rôle dans les processus d'épuration des eaux usées (par exemple : LEE ET AL., 2014). Ce rôle se base sur leurs capacités dénitrifiantes (REEF ET AL., 2010) et de bioaccumulation des métaux lourds (ANALUDDIN ET AL., 2017) et de divers polluants (PI ET AL., 2017). Elles sont ainsi utilisées à travers le monde comme un outil de bioremédiation pour le traitement d'eaux usées de différentes activités telles que l'aquaculture (LEUNG ET AL., 2016 ; OUYANG ET GUO, 2016).

### **Les mangroves : un lieu riche en activités culturelles**

Les mangroves fournissent des services culturels, récréatifs et spirituels qui bénéficient bien souvent à la population de façon immatérielle (HIMES-CORNELL ET AL., 2018 ; MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005 ; QUEIROZ ET AL., 2017). Cette réflexion prend en compte l'enrichissement spirituel, le développement cognitif, la réflexion et l'expérience esthétique. En effet, les mangroves abritent des habitats plaisants et attractifs (HAMILTON ET SNEDAKER, 1984) mais également qui aiguissent les curiosités de par leur impression d'impénétrabilité. Certaines activités récréatives attirent les touristes en mangrove telles que les randonnées en canoë ou bateau, la pêche, ou l'observation d'oiseaux (HAMILTON ET SNEDAKER, 1984). La photographie et la peinture en mangrove attirent également certains passionnés à la recherche d'esthétisme. De plus, certaines populations indigènes utilisent les mangroves comme un lieu de cérémonie (sacrifices, funérailles...) (JAMES ET AL., 2013). Entre l'Inde et le Bangladesh, dans les Sundarbans, les communautés locales hindoues fêtent et célèbrent leurs divinités dans les mangroves, notamment lors du festival spirituel annuel de *Rush Mela* (UDDIN ET AL., 2013).

### **Les mangroves : des disservices**

Si les mangroves sont des environnements attrayants, elles peuvent également être mal perçues par la population. Esthétiquement ce sont des endroits qualifiés de sombres, monotones, impénétrables et bien souvent considérés comme dangereux (FRIESS, 2016). Cette mauvaise perception date du temps des colons et des grandes explorations, où elles étaient considérées comme des endroits « exotiques et hostiles où vivaient des animaux et des tribus autochtones dangereuses » où il n'était donc pas recommandé d'aller s'aventurer (JAROSZ, 1992).

De plus, il s'agit d'environnements propices au développement des moustiques. Ils peuvent ainsi être des réservoirs de maladies, comme par exemple dans le cas du paludisme ou de la dengue (FRIESS, 2016). L'environnement boueux, accompagné parfois d'odeurs fortes dégagées par la décomposition de la matière organique a entraîné pendant de nombreux siècles les populations occidentales à croire à l'existence de miasmes en mangrove (jusqu'à la fin du XIX<sup>e</sup> siècle). Cette théorie considérait que les maladies provenaient de l'environnement à cause du "mauvais air" et de l'eau contaminée (FRIESS, 2016). L'accumulation de nos jours de déchets qui restent bloqués, enchevêtrés dans les racines des palétuviers n'améliore pas cette image négative des mangroves.

### **3. Mayotte : mangrove et société, un contexte d'intérêt pour l'étude des systèmes socio-écologiques**

#### **3.1 Mayotte, un archipel de l'Océan Indien**

Situé dans l'archipel des Comores, entre le nord-ouest de Madagascar et le continent africain, dans le canal du Mozambique (Océan Indien), Mayotte est un archipel constitué de deux îles volcaniques principales et habité d'une vingtaine d'îlots répartis dans un vaste système récifal-lagonaire de près de 1 500 km<sup>2</sup> (**Figure 4**). Une barrière récifale quasi continue de 157 km et une barrière immergée de 40 km au nord entourent l'archipel de Mayotte. Cette particularité fait de Mayotte un des lagons les plus importants de l'Océan Indien et permet d'abriter une biodiversité exceptionnelle (GOURBESVILLE ET THOMASSIN, 2000 ; ROLLAND ET AL., 2005). Le lagon procure ainsi un terrain pour la pêche traditionnelle, qui concerne 1 400 pêcheurs (GOURBESVILLE ET THOMASSIN, 2000). En 2010, Mayotte a été le deuxième parc marin français créé après celui de la mer d'Iroise en 2007. Il s'agit du plus grand parc marin français avec près de 68 000 km<sup>2</sup> classés, permettant la protection des écosystèmes et le développement durable des usages.

La superficie totale de Mayotte est de 374 km<sup>2</sup> ce qui en fait le plus petit département d'outre-mer français et l'un des départements français les plus petits avec Paris ou le Val-de-Marne respectivement à 105 et 245 km<sup>2</sup>. Il s'agit de l'île volcanique la plus ancienne de la région, elle est donc plus affaissée que les autres et ne comporte pas de très hautes altitudes malgré de nombreux reliefs tels que le Mont Bénara (660 m), le Mont Choungui (590 m) ou encore le Mont Mtsapéré (570 m) (**Figure 4**). Son relief est néanmoins accidenté avec plus de 63 % de la surface se distinguant de par ses pentes à plus de 15 % de moyenne et/ou par des altitudes supérieures à 300 m. L'île comporte 24 rivières annuelles et une multitude de rivières saisonnières principalement dues aux effets conjoints du paysage accidenté et du climat (72 bassins versants au total : JEANSON, 2009). Ce relief a pour conséquence une concentration de la population sur les pentes plus faibles et propices au développement de leurs activités. Le linéaire côtier de Mayotte s'étend sur 265 km de long. Son paysage est varié et correspond à un enchaînement de falaises d'origine volcanique entremêlées avec des anses de sables (58 km) et des baies sablo-vaseuses où s'étendent des mangroves (78 km) (JEANSON ET AL., 2010).

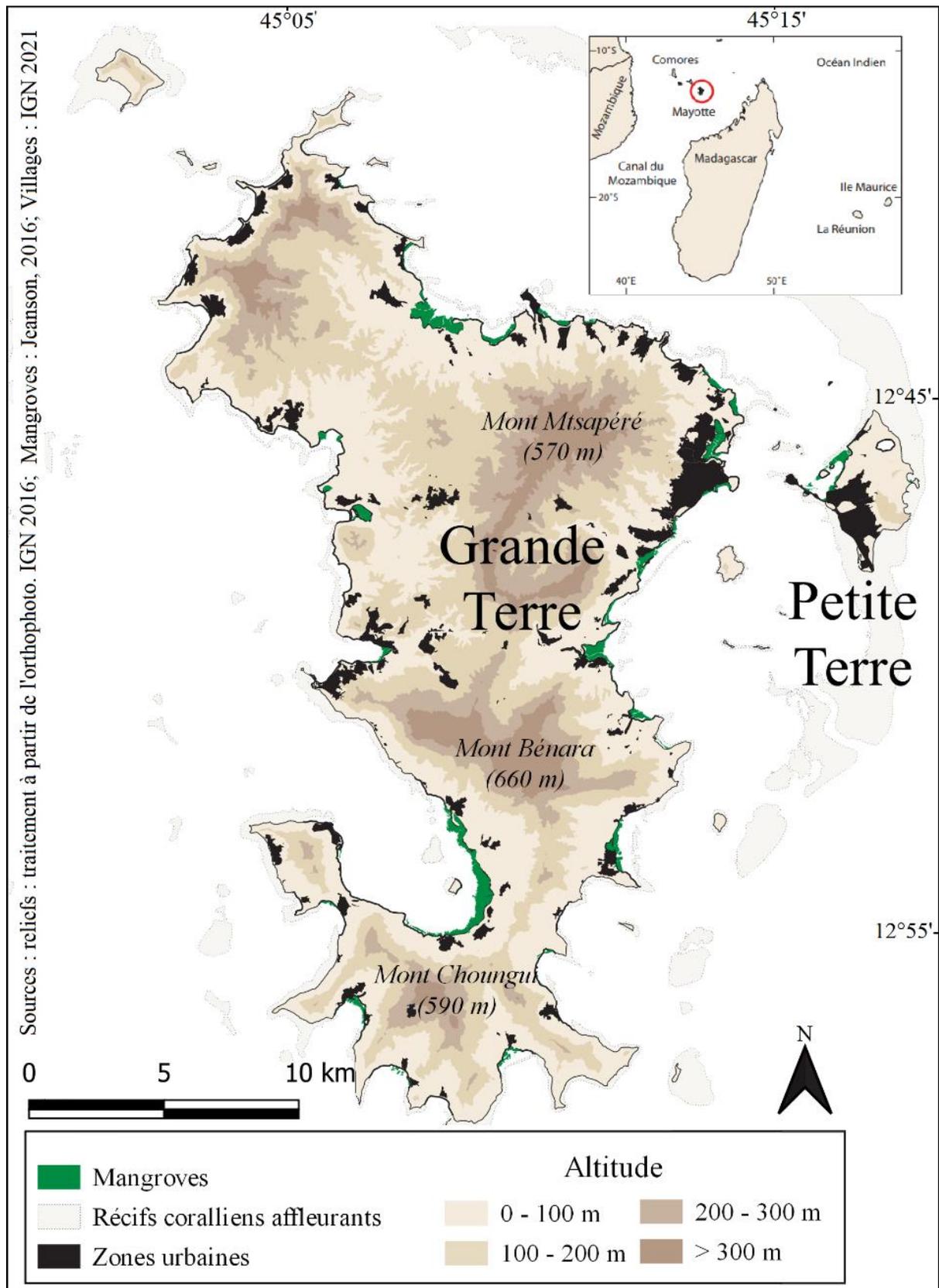


Figure 4 : Carte de Mayotte placée dans le contexte du canal du Mozambique tirée et mise à jour de Jeanson, 2009.

### 3.2 Mayotte, un contexte environnemental singulier

Le climat à Mayotte est de type tropical humide d'influence marine (de type Aw selon la classification de Köppen-Geiger : BECK ET AL., 2018). Il possède deux saisons : une saison humide et chaude accompagnée de précipitations importantes d'octobre à mars, et une saison sèche où les températures sont plus fraîches d'avril à septembre. Les températures sont plutôt stables dans l'année mais également au cours d'une même journée avec une moyenne annuelle de 26,7°C. Pendant la saison des pluies, les températures sont élevées (entre 29 et 34°C) et le taux d'humidité est important (85 %) dus à une arrivée d'air humide provenant de l'équateur. Cela correspond à l'été austral, saison où la plupart des précipitations annuelles ont lieu (LAPEGUE, 1999). Ces précipitations peuvent prendre la forme de dépressions tropicales voir même de cyclone si l'intensité du système dépressionnaire est importante. Les pluies tropicales de forte intensité et les cyclones amènent bien souvent des inondations et des glissements de terrains. Ces cyclones sont rares car bien souvent atténués par la traversée de Madagascar (LAPEGUE, 1999). Pendant cette période, les vents (essentiellement le « *Kaskasi* » et le « *Miombéni* ») sont de nord nord-ouest et induisent des vagues lagonaires dans le nord de Mayotte. L'hiver austral correspond à la saison des alizés, avec une arrivée d'air frais en provenance du sud-est vers le nord-ouest (le « *Koussi* » et le « *Matoulai* ») qui atténue les températures entre 22 et 25°C. La vitesse de ces vents va contribuer à accentuer la sécheresse et la dessiccation des sols (JEANSON, 2009). Ils vont également provoquer de la houle dans le sud de Mayotte. Ce régime des vents est donc à la base de variations de l'hydrodynamique lagonaire.

L'hydrodynamisme du lagon est conditionné par le récif barrière qui fait protection pour le littoral contre la houle du large. Cependant, cette dernière peut pénétrer dans le lagon à travers les passes ou par les points submergés du platier. Il est également possible qu'une houle intra-lagonaire se crée en fonction des vents et de la distance de propagation de la houle (le fetch). Mayotte est soumise à un marnage de type semi-diurne et d'amplitude mésotidale avec un maximum de plus de 4 m en vives eaux. Le lagon de Mayotte n'est pas homogène face aux conditions hydrodynamiques. Le nord-ouest et l'ouest sont ouverts et peu protégés alors que le sud et l'est sont confinés derrière la barrière récifale externe et donc protégés. Le nord-est est lui plutôt exposés du fait de sa proximité avec l'ouverture nord-ouest. Les courants marins seront donc différents selon le secteur dans le lagon.

Enfin, l'archipel connaît depuis mai 2018, une crise tellurique inédite avec l'apparition d'un nouveau volcan sous-marin 40 à 50 km à l'est de Petite Terre qui a provoqué de nombreux essaims de séismes pendant cette période (LEMOINE ET AL., 2020). Ces phénomènes naturels peuvent entraîner des mouvements de terrain ainsi que des dégâts matériels et naturels et ont conduit des mouvements de subsidence d'environ 10 à 19 cm (données GNSS<sup>1</sup> : Coordination observations géodésiques à Mayotte ; voir AUBRY ET TEMPERE, 2022).

### 3.3 Les mangroves de Mayotte

Les mangroves à Mayotte sont réparties sur 694 ha (JEANSON ET AL., 2019) ce qui correspond à 29 % du linéaire côtier. Elles se développent au fond de petites baies sablo-vaseuses (plutôt au sud-ouest de l'île de Grande Terre) ou sur les fronts de mer (nord et nord-est de Grande Terre) où les conditions hydrodynamiques sont plus favorables à la sédimentation de particules fines. Ces conditions abritées sont favorisées par la présence du système récifal, qui joue un rôle de barrière contre les vagues, et également par la configuration accidentée de la côte qui dessine de nombreuses anses plus ou moins profondes (THOMASSIN, 1990). Le nord-ouest de l'île de Grande Terre est dénué de mangrove, le système récifale y étant moins protecteur (JEANSON, 2009). Elles s'installent particulièrement sur des zones vaseuses, parfois sur un substrat très sableux et épisodiquement sur des fonds rocheux (LEBIGRE, 1996). C'est le cas d'une seule unité de mangrove, celle de Moya II sur Petite-Terre. Au total plus de 120 sites ont été répertoriés où des mangroves se développent sur Mayotte (FROMARD, 2000), mais seulement 27 grandes unités principales (plus de 1,5 ha) ont été recensées (**Figure 4**) (CREMADES, 2010 ; DE GRANDCOURT, 2016). La plus grande mangrove de Mayotte en superficie est celle de la baie de Bouéni avec ses 183 ha sur près de 8 km de côte (JEANSON ET AL., 2019).

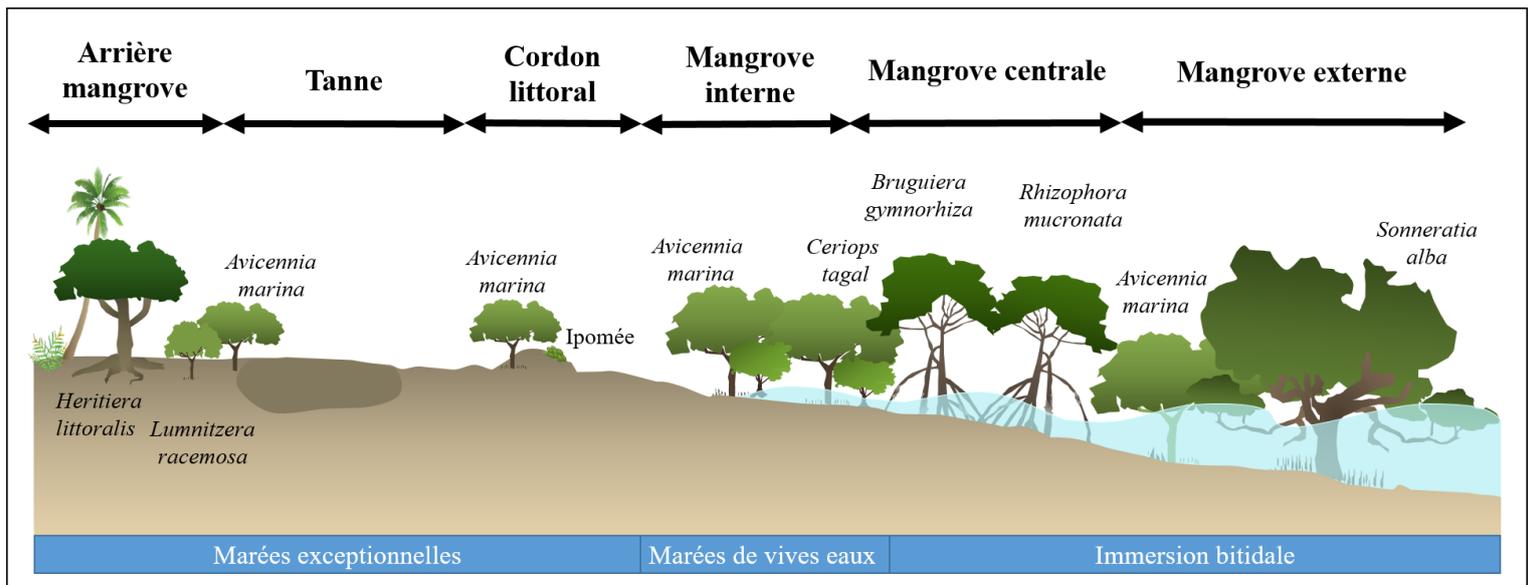
Entre 1950 et 2016, la surface totale des mangroves de l'archipel a diminué de 6,3 % (JEANSON ET AL., 2019). Cette tendance est contrastée puisque les mangroves du nord et de l'est de Grande Terre sont stables voir même en expansion alors que celles de l'ouest et du sud sont en régression marquée (JEANSON ET AL., 2014). Le cas de la mangrove de la vasière des Badamiers est par ailleurs exceptionnel avec la reformation d'une mangrove à partir des années 1960 et son développement rapide surtout dans les années 2000 avec aujourd'hui plus de 37,3 ha (JEANSON ET AL., 2019). La perte surfacique des mangroves de l'archipel est liée en majorité aux pressions hydrologiques effectuées par les vagues dans le sud de Grande Terre, plus

---

<sup>1</sup> Global navigation satellite systems : outils de géolocalisation par satellites utilisés pour assurer le suivi coordonné des déformations du sol provoquées par la crise tellurique à Mayotte

particulièrement exposée aux alizés de moussons, et dans l'ouest où la barrière récifale externe est moins protectrice, mais elle est également due aux pressions anthropiques exercées sur la côte (JEANSON ET AL., 2014).

Les mangroves de Mayotte sont caractérisées par la présence de huit espèces de palétuviers (JEANSON ET AL., 2019), similaires à celles retrouvées dans la zone à Madagascar ou encore sur la côte de l'Afrique de l'Est (LEBIGRE, 1996). Mayotte est néanmoins l'une des seules îles à regrouper les huit espèces de palétuviers présentes de la zone (BOSIRE ET AL., 2016). Ces huit espèces se répartissent différemment le long du gradient terre-mer et forment bien souvent des faciès ou ceintures forestières à part entière (voir LONGEPEE ET AL., 2021). La structuration des mangroves mahoraises (**Figure 5**) suit le plan vu précédemment, c'est-à-dire (1) la mangrove externe, colonisée par *Sonneratia alba*, une espèce de palétuviers caractérisée par ses pneumatophores robustes, ses branches rampantes. (2) La mangrove centrale structurée par des *Rhizophora mucronata* et leurs grandes racines échasses aériennes caractéristiques. Cette zone est généralement plus large et caractérisée par une forte densité d'arbres. Il est également possible de retrouver d'autres Rhizophoracées dans cette zone : *Ceriops tagal* et *Bruguiera gymnorrhiza*. Les *Ceriops tagal* sont des palétuviers possédant des pneumatophores en forme de coude et peuvent former de véritables habitats denses par endroit. Les *Bruguiera gymnorrhiza* possèdent des racines en forme de genoux, et forment des canopées élevées et denses. (3) La mangrove interne est plus diversifiée en termes de microhabitats et d'assemblages. Elle est bien souvent représentée par des peuplements de grands *Avicennia marina* épars accompagnés de petits *Ceriops tagal* et de forme arbustive d'*Avicennia marina* plus petits en bordure de tanne. Des zones plus protégées, à la frontière avec le domaine terrestre, sont dominées par des peuplements de *Lumnitzera racemosa* voir plus localement de *Xylocarpus granatum* et de *Xylocarpus moluccensis*. Il est important ici de rappeler que cette structuration peut varier selon les mangroves, selon la localisation et le comportement des espèces.



**Figure 5** : Zonation des espèces de palétuviers d'une mangrove typique à Mayotte adaptée d'après BURGEAP (1998).

### 3.4 L'influence de la mangrove sur la société à Mayotte : des services écosystémiques et des disservices, une connaissance encore limitée aujourd'hui

La mangrove joue une part importante dans le bien-être de la société à travers ces nombreux services écosystémiques (présentés précédemment). Cependant, la connaissance à ce propos est très parcellaire à Mayotte, peu d'études se sont concentrées à caractériser les services écosystémiques spécifiques de la mangrove mahoraise. Ici, je dresse une liste non exhaustive de ces services à partir de l'état des connaissances scientifiques sur le sujet.

Bien que les mangroves sont connues pour être des réservoirs pour certaines espèces d'intérêt pouvant apporter une source importante ou complémentaire de nourritures pour la société humaine dans certaines parties du monde (essentiellement dans les parties du monde à faible revenu, voir par exemple au Bangladesh : UDDIN ET AL., 2013), à Mayotte, la population n'a que très peu recours à la mangrove à des fins alimentaires (LONGEPEE ET AL., 2021). La population mahoraise est de moins en moins dépendante des ressources provenant des écosystèmes (LONGEPEE ET AL., 2021). L'envol de la société de consommation, en parallèle de l'import massif de nouveaux produits (alimentaires, gaz, pétrole), a pu jouer un rôle majeur dans l'éloignement de la population mahoraise des ressources naturelles (voir LONGEPEE ET AL., 2021). Les activités vivrières sont surtout de l'ordre de l'agriculture et du maraîchage au dépend des activités de pêche qui restent moins communes (LONGEPEE ET AL., 2021). Les activités de

pêche à Mayotte dépendent d’ailleurs en majeure partie des récifs coralliens (voir LONGEPEE ET AL., 2021). Le rôle de nurserie et de nourricerie de la mangrove reste peu voire mal évalué à Mayotte (LONGEPEE ET AL., 2021). Il est notable que la nature intertidale, le degré de connectivité et la diversité de configuration de la mangrove (MADI MOUSSA, 2018) pourraient induire une faible influence de la mangrove sur ces communautés de poissons comme c’est le cas dans d’autres îles de la zone (NAGELKERKEN ET AL., 2002). Néanmoins, une technique de pêche à pied a lieu en particulier en sortie de mangrove, la pêche au *djarifa*. C’est une technique traditionnelle réservée aux femmes et consistant à retenir les poissons dans un long tissu tendu en équipe (JAMON ET AL., 2010). De plus, certaines mangroves, notamment celle de Bandrélé, sont des lieux de récolte traditionnelle du sel à partir du limon (**Figure 6**) (DANFLOUS ET AL., 2011).



**Figure 6** : Exploitation traditionnelle du sel à partir du limon récolté en mangrove sur le tanne de Bandrélé par des “*mama shingo*” (maman du sel en shimaoré). Cliché aérien pris par drone le 6 octobre 2023 par Y. Mercky.

Par ailleurs, le rôle de barrière et d'atténuation des vagues et de la houle par la mangrove a été souligné très récemment à Mayotte (JEANSON ET AL., 2018). En effet, les secteurs végétalisés des mangroves à Mayotte peuvent atténuer plus de 90 % de l'énergie des vagues par endroit contre 35 % dans les secteurs sans palétuviers (JEANSON ET AL., 2018). Les processus hydro-sédimentaires sont également influencés par les mangroves, qui permettent l'impulsion de processus géomorphologiques et la sédimentation intertidale (JEANSON ET AL., 2018). De même, elle permet de lutter contre l'érosion du littoral en évitant le remaniement du sédiment sablo-vaseux et l'aggradation des cordons littoraux (JEANSON ET AL., 2018). La mangrove à Mayotte joue donc un rôle essentiel pour la stabilisation des sols et permet aux récifs coralliens adjacents de perdurer.

De plus, le rôle de la mangrove dans l'épuration des eaux usées a été testé à Mayotte, notamment dans la mangrove de Malamani à partir de 2008. La capacité de filtre épuratoire de la mangrove a été étudiée par des chercheurs du laboratoire EcoLab de Toulouse en collaboration avec le SIEAM (Syndicat Intercommunal des Eaux et de l'Assainissement de Mayotte). En outre, un projet pilote d'assainissement *in situ* des eaux usées domestiques traitées préalablement par décantation-digestion a vu le jour dans la mangrove du village de Malamani (Baie de Bouéni). Le déversement des eaux usées prétraitées directement en mangrove a montré que la végétation absorbe en partie celles-ci, augmentant ainsi la production végétale (CAPDEVILLE, 2018 ; HERTEMAN, 2010) mais que la faune associée et notamment les crabes sont impactés par ces eaux usées, réduisant ainsi la richesse spécifique (CAPDEVILLE, 2018).

Enfin, la mangrove à Mayotte est un lieu de vie et de récréation où des activités culturelles, de loisirs et culturelles se mélangent (LONGEPEE ET AL., 2021). En effet, il est habituel d'observer de jeunes enfants, habitant aux abords de la mangrove, jouer au football ou se baigner en mangrove (**Figure 7**), comme il est aussi commun d'observer des adultes se poser aux abords de la mangrove pour discuter ou se reposer (observations personnelles). Il est également possible d'observer ici ou là des offrandes (riz, lait, bananes, miel, etc.), surtout aux alentours de promontoires rocheux, que les locaux déposent en l'honneur des esprits renfermés dans la mangrove : les mystérieuses *Wana Issa* (ANDRIATSIARONANDROY ONJANAMBOARA, 2018). Ce sont des esprits à l'apparence de petites femmes qui peuvent exaucer les vœux mais également abattre le malheur sur tout être irrespectueux de la mangrove (ANDRIATSIARONANDROY ONJANAMBOARA, 2018).



**Figure 7** : Groupe d'enfants mahorais jouant au football par grande marée sur le tanne bordant le village d'Iloni dans la mangrove de Dembéni. Cliché pris le 9 octobre 2019 par E. Longépée.

### **3.5 Mayotte, un contexte sociétal particulier : des pressions et menaces**

L'histoire de Mayotte et de la France date de 1841, quand le sultan de Mayotte céda l'archipel à la France qui l'intégra ainsi à son empire colonial. L'archipel des Comores est devenu territoire d'outre-mer en 1946, avant d'opter pour son indépendance suite au référendum de 1974 alors que Mayotte exprime le souhait de rester française, devenant ainsi officiellement le 101<sup>ème</sup> département français depuis le 31 Mars 2011 et une région ultrapériphérique de l'Union Européenne depuis le 1er janvier 2014.

Depuis 1976 et son choix de rester dans le giron français, Mayotte connaît un changement stratégique économique avec une manne financière importante provenant de l'Etat français (BERNARDIE-TAHIR ET EL-MAHABOUBI, 2001). Cette refonte a engendré une réorganisation et une évolution des structures économiques, sociales et démographiques (BERNARDIE-TAHIR ET EL-MAHABOUBI, 2001). Mayotte est en plein boom démographique, passant de 3 000 habitants au XIX<sup>e</sup> siècle à 66 000 en 1975, à 131 000 en 1997 pour arriver à 256 500 habitants en 2017 avec une densité de 690 habitants/km<sup>2</sup> (GENAY ET MERCERON, 2017). Cette pression démographique est d'autant plus remarquable que le territoire de Mayotte est exigu (40 km de

long sur 20 km de large) et pentu. La densité des activités et des populations s'est alors considérablement renforcée sur le littoral (BERNARDIE-TAHIR ET EL-MAHABOUBI, 2001).

Cette pression démographique entraîne des modifications de l'occupation des sols. La plupart des arrières-mangroves ont été drastiquement réduites, voire même totalement détruites, ainsi que quelques mangroves internes pour permettre l'expansion des villages (notamment des bidonvilles), ou pour l'exploitation (coupe de bois, activités de pêche ou encore production de sel) et l'agriculture (JEANSON ET AL. 2014 ; LONGEPEE ET AL. 2021). Le chantier du port en eau profonde de Longoni a par exemple nécessité la destruction de 4 ha de mangroves (JEANSON ET AL., 2019). De nombreuses habitations précaires voient le jour au plus près voir au sein même de zones naturelles telles que les mangroves. Des quartiers entiers de maisons en tôles ondulées sont ainsi construits de façon illégale et implantés sur les tannes des mangroves ; c'est le cas particulièrement des mangroves de la baie de Bouéni, Chiconi-Mangajou, Majicavo-Koropa et de Bandraboua (ABDALLAH ET EYMARD, 2012). Des cas de défrichements de la mangrove pour y construire des habitations sont même observés sur les mangroves de Dombéni et de Kawéni (ABDALLAH ET EYMARD, 2012).

La poussée démographique du territoire a également entraîné des problèmes au niveau de l'assainissement de l'eau. Le raccordement des habitations au réseau public de canalisation reste très sommaire puisque 85 % des constructions fonctionnent sans raccordement (DE GRANDCOURT, 2016). La capacité épuratoire du système mahorais équivaut à 26,2 % de la population en 2017 (IEDOM, 2019A). De plus, le système de traitement des eaux usées rencontre des difficultés au niveau des infrastructures. Un manque de stations d'épuration par rapport au nombre de villages sur l'archipel se fait ressentir, ainsi que le dysfonctionnement des stations mises en place (HERTEMAN, 2010). L'entretien de celles-ci étant coûteux et les risques de dysfonctionnement accrus par les conditions climatiques et marines de Mayotte, le réseau est corrodé (CAPDEVILLE, 2018). Ainsi, ces dysfonctionnements dans l'assainissement de l'eau entraînent un déversement des eaux usées directement dans le lagon via les mangroves (DE GRANDCOURT, 2016). Ces eaux usées apportent des quantités de nutriments en excès dans les mangroves, qui vont engendrer des perturbations et modifications (CAPDEVILLE, 2018). Un déséquilibre en nutriments chamboule la dynamique de développement et de croissance des palétuviers (HERTEMAN, 2010). Certaines espèces seront favorisées par cet apport en nutriments au détriment d'autres espèces qui sont adaptées à des conditions pauvres en nutriments (FELLER ET AL., 2010). Les palétuviers sont ainsi plus productifs dans les parcelles impactées alors qu'une baisse de la diversité spécifique des crabes (mais pas de leurs densités) était observée

(CAPDEVILLE, 2018). De plus, les eaux usées peuvent faciliter les activités bactériennes favorisant l'anoxie et donc contribuer à diminuer la disponibilité de l'oxygène dans le sol (BRZEZINSKA ET AL., 2006). Enfin, ces eaux usées peuvent contenir des métaux lourds et contaminants organiques qui peuvent altérer les écosystèmes de mangrove (OLGUIN ET AL., 2007).

La croissance démographique de la population mahoraise a également été accompagnée d'une croissance de la production et de l'importation de denrées, de produits novateurs qui se traduisent par de nouveaux usages. La population de plus en plus nombreuse est dans le même temps plus aisée financièrement. Cela a provoqué un changement des habitudes de consommation. L'évolution des régimes alimentaires et des modes de consommation ont amené une augmentation du plastique à Mayotte (IEDOM, 2009). Les ordures ménagères sont ainsi de plus en plus importantes, avec une hausse de 54,9 % entre 2006 et 2017 (IEDOM, 2019B). Les particuliers sont de plus en plus équipés en électroniques (téléphone, téléviseur, ordinateur...) et en électroménagers (INSIDENS, 2017) ayant une durée de vie relativement courte. Le marché automobile a explosé en quelques années sur l'archipel et le nombre de véhicules hors d'usage abandonnés sur le bord de la route ou dans la nature a également explosé en parallèle (INSIDENS, 2017). La gestion des déchets à Mayotte est loin d'être optimale. Il s'agit d'une filière récente sur l'archipel et encore mal structurée. L'intégralité des décharges de l'archipel a dû fermer ses portes en 2014 pour cause de non-conformité aux normes réglementaires (IEDOM, 2019B). Les déchets collectés sur l'archipel sont depuis acheminés vers l'unique installation de stockage des déchets non dangereux de Mayotte où ils sont enfouis ou valorisés. Au niveau des particuliers, le tri et la collecte des déchets restent peu ancrés dans les habitudes. Ce manque de prise en compte du risque environnemental et sanitaire (autant à l'échelle individuelle que sociétale) compromet la santé et l'utilisation des écosystèmes y compris des mangroves. De nombreuses décharges sauvages sont ainsi observables tout autour de l'archipel et des amas d'ordures, de canettes, de plastiques en tout genre sont retrouvés dans les rues mais également dans le lagon et particulièrement en mangroves (**Figure 8**). Ces macrodéchets sont ainsi retrouvés en masse en mangrove qu'ils proviennent des habitations attenantes à la mangrove ou qu'ils soient acheminés puis piégés entre les pneumatophores et racines des palétuviers par les rivières ou les marées (LONGEPEE ET AL., 2021).



**Figure 8** : Déchetterie sauvage au sein de la mangrove de Kawéni, Mayotte. Cliché pris le 31 mars 2021 par R. Brosse.

Par ailleurs, la côte est soumise aux apports d'origine terrigène qui vont amener du matériel détritique et des sédiments à la mer en grande quantité (293 590 tonnes par an à l'échelle de Mayotte selon LAPEGUE, 1999). Les nombreuses rivières de l'archipel vont permettre le transport de ces alluvions jusqu'aux baies et plages en aval (DE LA TORRE ET AUBIE, 2003). Or, les activités agricoles (culture sur brûlis et surpâturage avec écobuage, monoculture sans couverture au sol ou paillage sur des parcelles pentues), les remblais et déblais pour les travaux de terrassement mais également les défrichements altèrent les terrains et la nature des sols en amont (LANDEMAINE ET AL., 2020). Cette érosion des sols en amont va accroître les apports terrigènes sur la côte (RAUNET, 1992) en relation avec le lessivage des sols lors des épisodes de pluies intenses, ainsi que le relief et la nature des sols (DE LA TORRE ET AUBIE, 2003). L'eau ruisselante des pluies tropicales n'est que très peu absorbée et arrêtée sur ces sols dénudés. L'eau finit sa course dans le lagon après avoir entraîné avec elle de nombreuses particules terrigènes, produits de l'altération de la roche mère basaltique et des sols ferralitiques

(ROLLAND ET AL., 2005). Ce phénomène d'érosion est récurrent par phase depuis l'origine de l'île volcanique de Mayotte, il y a 8 millions d'années (CAMOINET AL., 1997), mais est accentué par la régression des espaces végétalisés depuis quelques décennies (RAUNET, 1992 ; ROLLAND ET AL., 2005 ; THOMASSIN ET AL., 1989). Ces apports terrigènes induisent un envasement des zones en aval et favorisent une sédimentation accrue au niveau du lagon détériorant les récifs frangeants et impactant les mangroves. L'Homme joue donc un rôle important sur la morphodynamique du littoral à Mayotte.

### **3.6 Mayotte, une société qui prend conscience : des enjeux de gestions et de conservation**

Depuis le 29 janvier 2016, le Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres s'est vu attribuer la quasi-totalité des mangroves de Mayotte puis à partir de septembre 2018, l'Office National des Forêts (ONF) s'est lié par convention avec le Conservatoire afin d'en assurer la protection. Les mangroves de Mayotte sont ainsi soumises au régime forestier et doivent être gérées en tant que telles suivant un document d'aménagement forestier (ONF, 2019). C'est dans cette optique que l'ONF souhaite identifier les enjeux de biodiversité à prendre en compte dans la gestion des mangroves dans son plan d'aménagement forestier 2019-2028 (ONF, 2019).

Le monde associatif à Mayotte a une forte volonté de contribuer à la préservation de la nature et des mangroves en particulier. Il est possible de citer l'association des Naturalistes de Mayotte, le Groupe d'Etudes et de Protection des Oiseaux de Mayotte (GEPOMAY) ou encore la fédération d'associations Mayotte Nature Environnement, ancrées sur le territoire et connues à travers leurs activités pour sensibiliser le grand public, pour diffuser des connaissances et pour préserver l'environnement. Le GEPOMAY est connu pour son investissement dans la protection des oiseaux à travers la collecte de connaissances (distribution, lieu de nidification, etc.) notamment en mangroves. L'association des Naturalistes de Mayotte est porteuse avec le CUFR de Mayotte d'un projet (*Narisome muhoko*) de sciences participatives en mangrove traitant du suivi d'indicateurs de l'état de santé de deux mangroves de l'archipel à travers l'élaboration de protocoles répliquables et utilisables par des bénévoles de la société (CLOUET ET AL., 2023). Les associations de Mayotte participent également régulièrement aux nettoyages des mangroves mais également à des plantations de jeunes plantules de palétuviers pour essayer à leur échelle de contrecarrer le recul de surface des mangroves. Ces actions participent à stimuler les consciences sur l'enjeu de préserver la mangrove.

Le contrat de convergence et de transformation du département de Mayotte 2019-2022 donne comme objectifs de « mieux connaître pour mieux protéger » et « d'améliorer la prise en compte de la biodiversité dans la planification territoriale ». Cette démarche passe par l'implication du domaine scientifique. C'est dans ce contexte que de nombreuses études ont vu le jour ces deux dernières décennies sur les mangroves de Mayotte, que cela soit concernant des inventaires de diversité floristique (ABDALLAH ET EYMARD, 2012 ; CREMADES, 2010), de dynamiques hydro-sédimentaires (JEANSON, 2009 ; JEANSON ET AL., 2018), d'études sur la diversité carcinologique (BOUCHARD, 2009 ; POUPIN ET AL., 2018), sur la diversité de l'avifaune (ROCAMORA, 2004), le lien entre les rejets d'eaux usées et la physiologie de certains crabes de mangroves (MEGEVAND ET AL., 2021 ; THEUERKAUFF ET AL., 2020, 2018) ou les savoirs écologiques locaux des habitants de Mayotte (LONGEPEE ET AL., 2021). Ces études servent à améliorer les connaissances sur les mangroves de l'archipel ce qui permet aux gestionnaires et décisionnaires de statuer en connaissance de causes sur les différents projets de Mayotte mais également de sensibiliser la population de façon pertinente.

Peu d'études ont été réalisées sur les invertébrés épiphytes et épigés de mangroves de Mayotte. Ce compartiment joue pourtant un rôle important dans les réseaux trophiques, le recyclage des nutriments, ou encore la décomposition de la litière (FRATINI ET AL., 2004 ; KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Il s'agit d'espèces bien souvent inféodées aux mangroves, vivant sur le substrat (sol ou palétuviers), intégrant directement les variations de l'environnement. Cette thèse entre pleinement dans les besoins sur ces thématiques en étudiant plus spécifiquement l'écologie du gastéropode épigé *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767).

## 4. *Terebralia palustris*, une espèce d'intérêt témoignant des interactions dans le système socio-écologique des mangroves de Mayotte

### 4.1 Généralités sur l'espèce

*Terebralia palustris* est un mollusque gastéropode de la famille des Potamididae. Sa coquille est brune à bleuâtre foncé, allongée, épaisse et solide (**Figure 9**). Elle peut être composée d'une vingtaine de faces plates (= spires) formant une tourelle (HOUBRICK, 1991). Chaque spire est composée de 4 stries spirales horizontales de taille égale, et recouvertes par de larges côtes axiales. Les sutures sont fortement creusées. L'ouverture est ovale, de couleur brun brillant et son intérieur est rainuré. Sa columelle est concave avec un épais calus, et est de couleur beige clair. Les individus juvéniles ont une coquille plus sculptée avec de fortes côtes axiales marquées (HOUBRICK, 1991).



**Figure 9** : *Terebralia palustris* adulte, dans son environnement. Tanne de Dombéni, Mayotte. Cliché pris le 4 février 2021 par R. Brosse.

Ce gastéropode peut mesurer jusqu'à 190 mm de longueur et peser une cinquantaine de grammes ; il s'agit de la plus grande espèce chez les Potamididae (**Figure 10**) (HOUBRICK, 1991 ; STRONG ET AL., 2011). La taille adulte est généralement atteinte aux alentours de 51 mm (PAPE

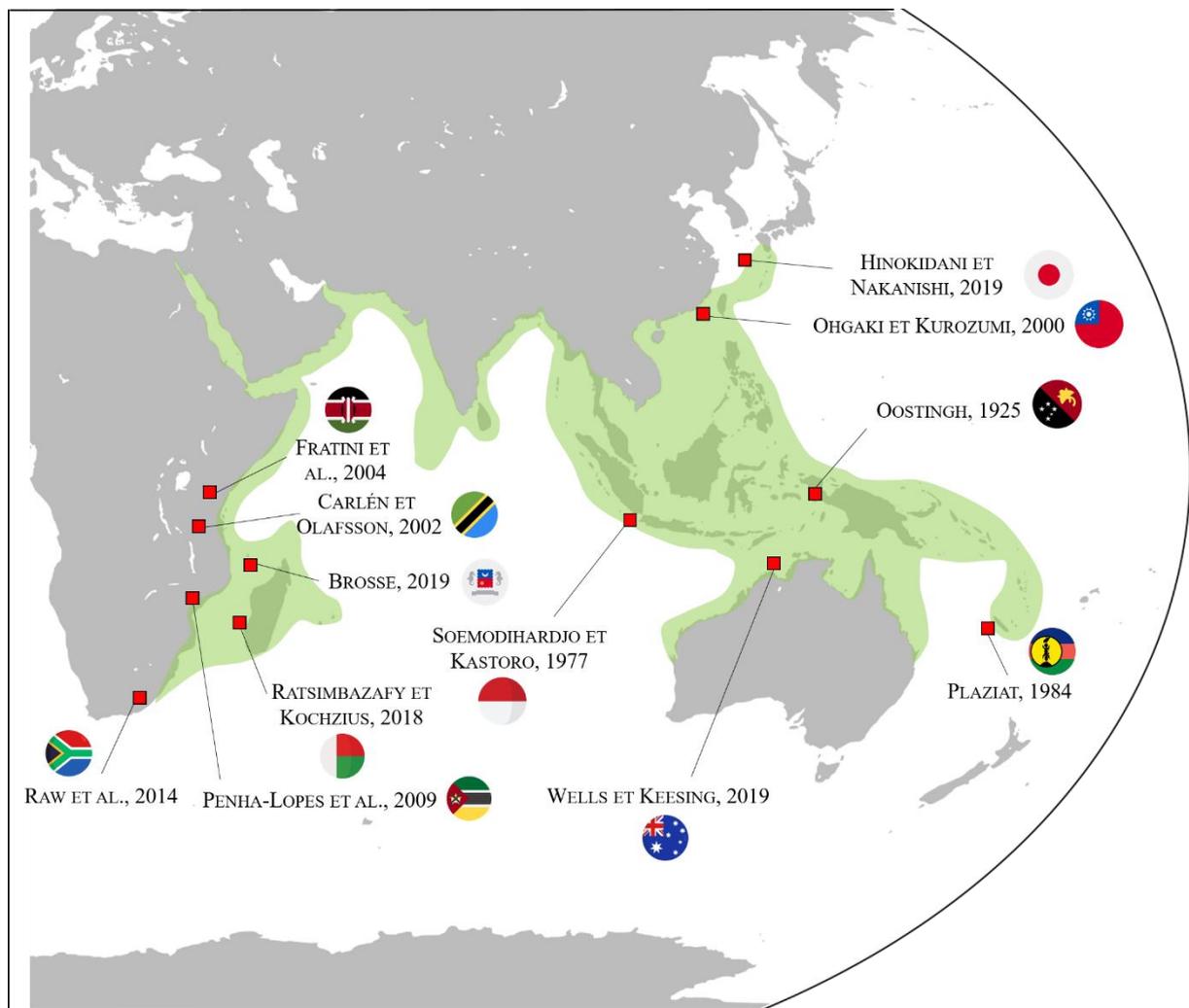
ET AL., 2008). Une étude réalisée dans des mangroves d’Australie a montré que la taille adulte était atteinte en 10-12 ans, ces individus pouvant vivre encore de nombreuses années après l’âge adulte, en continuant de croître (WELLS ET KEESING, 2019). Le changement du stade juvénile au stade adulte est marqué par une transformation de la radula (ANNANDALE, 1924 ; HOUBRICK, 1991 ; SEWELL, 1924). Celle-ci est ainsi composée d’une paire de grandes mâchoires de 1,7 mm de long chez l’adulte formant un ruban radulaire robuste et tranchant alors que chez le juvénile elle est composée de dents marginales ovales et allongées non acérées (HOUBRICK, 1991).

Peu voir pas d’étude a été réalisé à propos de la reproduction et du cycle de vie de l’espèce. Il est néanmoins connu que les femelles déposent leurs œufs en position verticale sur les racines de palétuviers et pneumatophores à marée basse (NISHIHIRA, 2002). Les larves seraient ensuite libérées dans la colonne d’eau et donc contraintes par les courants et autres phénomènes physiques dus aux marées (RAO, 1938). Cette hypothèse est corroborée par les preuves d’homogénéité génétique entre les populations à des échelles biogéographiques régionales (RATSIMBAZAFY ET KOCHZIUS, 2018). Un manque d’informations est encore criant pour cette espèce concernant son développement embryonnaire ou encore son comportement de dispersion et d’installation.



**Figure 10** : Gamme de taille de *Terebralia palustris* allant de l’adulte au juvénile. Cliché pris par M. Venaille sur des spécimens récoltés dans la mangrove de Dembéli le 26 septembre 2023.

Cette espèce est répartie dans tout l'Indo-Pacifique Ouest (**Figure 11**), allant de l'Afrique du Sud (RAW ET AL., 2014) à l'Australie (WELLS, 1980) ou la Nouvelle-Calédonie (PLAZIAT, 1984) en passant par la mer Rouge, les côtes de l'Asie du Sud (OHGAKI ET KUROSUMI, 2000) et l'Indonésie (MUJIONO, 2014 ; SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977). *Terebralia palustris* vit dans les milieux intertidaux vaseux et plus particulièrement dans les mangroves. Il occupe quasiment la mangrove dans son entièreté des niveaux de pleine mer de vive-eau jusqu'à un niveau situé entre les niveaux de basse mer de morte-eau et de vive-eau (VANNINI ET AL., 2008). Sur la côte est-africaine il s'agit couramment des faciès à palétuviers blancs (*Avicennia marina*) sur le haut de l'estran, d'un mélange de palétuviers jaunes (*Ceriops tagal*) et de palétuviers rouges (*Rhizophora mucronata*) un peu plus bas sur l'estran, ou encore sur la vase bordant la mangrove externe (FRATINI ET AL., 2004 ; VANNINI ET AL., 2008).



**Figure 11** : Répartition mondiale de *Terebralia palustris* (en vert) tirée et adaptée d'après Houbrick, 1991. Les études réalisées sur *T. palustris* ayant un intérêt majeur pour la compréhension de la biologie et de l'écologie de l'espèce à travers le globe et citées dans ce manuscrit de thèse sont représentées.

Dans certaines parties du monde (Indonésie : SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977 ; Kenya : PAPE ET AL., 2008 et SLIM ET AL., 1997 ; Australie : WELLS, 1980 ; Nouvelle-Calédonie : PLAZIAT, 1984), une ségrégation ontogénique spatiale a été observée, basée sur une alimentation différente en fonction du stade de développement. Les juvéniles sont ainsi retrouvés plus bas sur l'estran, proche du front de mer, particulièrement dans les chenaux et sillons de marées ainsi que dans les cuvettes restant humides tandis que les adultes sont retrouvés plus haut au sein même de la forêt de mangrove, sous la canopée (PAPE ET AL., 2008 ; PLAZIAT, 1984 ; SLIM ET AL., 1997 ; SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977 ; WELLS, 1980). Cette présence plus bas sur l'estran permet aux juvéniles, moins tolérants à la dessiccation de par leur taille plus petite, d'être moins exposés aux contraintes physiologiques liées à l'émersion (PENHA-LOPES ET AL., 2009) mais également d'être confrontés à des concentrations en microphytobenthos plus importantes. Lorsqu'ils atteignent le stade adulte, les néo-adultes migrent vers le haut de l'estran (PAPE ET AL., 2008). Cependant cette ségrégation n'est pas observée partout et les deux stades de vie de *T. palustris* sont retrouvés ensemble dans certaines mangroves du monde (Kenya : FRATINI ET AL., 2004).

*Terebralia palustris* est habituellement retrouvé en grande densité, sous forme de patches où leur densité peut localement être très importante, jusqu'à recouvrir entièrement le substrat (**Figure 12**). Ses préférences de conditions environnementales abiotiques restent encore plutôt méconnues. Il semble néanmoins éviter les milieux secs côté terre, pour se soustraire aux problèmes de dessiccation (SLIM ET AL., 1997), et les milieux exposés et battus côté mer (HOUBRICK, 1991). Il vit sur des sols à sédiments sablo-vaseux fins (FRATINI ET AL., 2004 ; HOUBRICK, 1991 ; RAMBABU ET AL., 1987 ; WELLS, 1980), ombragés sous la canopée (CROWE, 1997 ; WELLS ET LALLI, 2003), où la quantité de matière organique est importante (FRATINI ET AL., 2004). Il est ainsi plus concentré sous les palétuviers qu'entre les palétuviers où il sera exposé directement aux rayons lumineux (CROWE ET MCMAHON, 1997). Lorsqu'un individu est expérimentalement mis sur de la vase exposée à l'irradiation, celui-ci regagne rapidement un endroit abrité sous la canopée (CROWE ET MCMAHON, 1997). *T. palustris* peut endurer de fortes conditions de stress environnementaux. Il est capable de vivre quatre mois sans se nourrir (RAO, 1938) et trois mois en dehors de l'eau (SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977). Ils sont donc relativement tolérants à la dessiccation, ce qui pourrait être dû à leur taille plus grande par rapport à d'autres espèces de Potamididae (SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977).



**Figure 12** : Concentration d'une centaine d'individus de *Terebralia palustris* sous un palétuvier blanc, *Avicennia marina*, à la mangrove de la vasière des Badamiers, Mayotte. Cliché pris le 21 avril 2021 par R. Brosse.

## 4.2 *Terebralia palustris*, au cœur de la gestion des mangroves

### Un rôle fonctionnel clé pour l'écosystème de mangrove

*Terebralia palustris* est considéré comme un des acteurs majeurs de l'assemblage et du fonctionnement des écosystèmes de mangroves dans l'Indo-Pacifique (CANNICCI ET AL., 2008). Les feuilles de palétuviers fraîches sont une source de nourriture peu digeste et nutritive en mangrove et donc très peu d'espèces spécialistes les incorporent à leur régime alimentaire directement (BOUILLON ET AL., 2004 ; GLADSTONE-GALLAGHER ET AL., 2014 ; IMGRABEN ET DITTMANN, 2008 ; MORRISEY ET AL., 2010). Les crabes, notamment les Sesarmidae, ainsi que les Potamididae, comme *T. palustris*, sont les protagonistes majeurs de la consommation des feuilles de palétuviers fraîches en mangrove (CANNICCI ET AL., 2008). Au stade adulte, *T. palustris* a une radula si développée et acérée qu'elle lui permet de se nourrir sur de gros éléments difficiles à fractionner (HOUBRICK, 1991). Il broute ainsi les matières végétales sur le

sédiment, que cela soit des feuilles tombées des palétuviers (NISHIHIRA ET AL., 2002), des propagules (DAHDOUH-GUEBAS ET AL., 1998), ou encore des fruits (FRATINI ET AL., 2004 ; HOUBRICK, 1991 ; NISHIHIRA, 1983 ; PENHA-LOPES ET AL., 2009 ; SLIM ET AL., 1997). Il peut consommer de grandes quantités de feuilles, jusqu'à cinq fois la quantité de feuilles de *Rhizophora mucronata* produite par jour au Kenya par exemple (FRATINI ET AL., 2004). Puisqu'ils sont également capables de repérer leur nourriture par des signaux chimiques dans l'eau, ils sont capables de se nourrir sur des feuilles fraîchement tombées des palétuviers avant qu'elles ne soient emportées par les courants (FRATINI ET AL., 2001). Cette capacité permet à une partie du stock de carbone produit par les palétuviers de rester dans l'écosystème. *T. palustris* est donc un acteur essentiel dans la dégradation et la consommation des feuilles de palétuviers, dans le recyclage de la matière et donc dans le devenir du stock de carbone dans la mangrove (FRATINI ET AL., 2004 ; SLIM ET AL., 1997).

Les juvéniles, dont la radula est peu développée et moins acérée, se nourrissent sur de petits éléments fins et faciles à ingérer. Ils sont détritivores (FRATINI ET AL., 2004 ; HOUBRICK, 1991 ; NISHIHIRA, 1983) ou filtreurs déposivores (SLIM ET AL., 1997). Ils se nourrissent des micro-algues benthiques de façon sélective sur le sédiment (PAPE ET AL., 2008 ; PENHA-LOPES ET AL., 2009), des débris/détritus de feuilles, de bactéries, et des particules sédimentaires (MACNAE ET KALK, 1962). Les adultes peuvent également incorporer ces autres sources de nourritures à leur alimentation (PENHA-LOPES ET AL., 2009). En effet, les feuilles de palétuviers sont pauvres en nutriments (BOSIRE ET AL., 2005). Ajouter des sources alternatives de nutriments à leur régime est donc nécessaire, stratégie employée chez beaucoup d'autres invertébrés (BOUILLON ET AL., 2002). Cette espèce joue donc également un rôle non négligeable dans la consommation du microphytobenthos à tous les stades de sa vie (PAPE ET AL., 2008 ; RAW ET AL., 2017B).

Lors de leurs déplacements, de leur recherche de nourriture et de leurs agrégations autour d'une feuille, les individus de *T. palustris* forment de longues traces et déstabilisent le sédiment (CARLEN ET OLAFSSON, 2002). La présence de *T. palustris* provoque un réarrangement de la surface du sédiment qui affecte ainsi les communautés de la méiofaune (perte de densité) et le tapis de cyanobactéries (disparition) (CARLEN ET OLAFSSON, 2002). Leur activité de déposivore modifie ainsi les paramètres biologiques, chimiques et physiques de la surface du sédiments en mangrove (CARLEN ET OLAFSSON, 2002) et a des conséquences sur le cycle du carbone et la dynamique des nutriments (CANNICCI ET AL., 2008 ; PENHA-LOPES ET AL., 2010). En effet, en aérant et drainant la couche supérieure du sédiment de par leurs mouvements, *T. palustris* permet d'améliorer la minéralisation du carbone et le recyclage des nutriments (ALLER, 1994).

Il permet également d'augmenter la surface disponible pour les bactéries et donc *in fine* d'augmenter l'activité microbienne et donc la capacité des bactéries à dégrader la matière organique (SOLAN ET WIGHAM, 2005). De plus, par le dépôt de fèces sur le sédiment, il agit sur la stabilité du sédiment d'une part mais également facilite la solubilisation du fer d'autre part (HINOKIDANI ET NAKANISHI, 2019). La solubilisation du fer est directement liée aux phénols contenus dans les feuilles de palétuviers qui permettent la complexation et le transport du fer en jouant un rôle de ligand (WAN ET AL., 2018 ; WU ET AL., 2016). En se nourrissant de ces feuilles, *T. palustris* permet leur fragmentation et donc le lessivage des phénols (HINOKIDANI ET NAKANISHI, 2019).

### **Un apport sociétal**

Dans certaines parties du monde, y compris dans le sud-ouest de l'océan Indien (BOSIRE ET AL., 2016), *Terebralia palustris* est un met de consommation humaine (DUPONT, 2022 ; HOUBRICK, 1991). Du fait de sa grande taille et de sa grande densité dans certaines mangroves, cette espèce est une ressource en protéines accessible pour les communautés vivant proche des mangroves comme aux îles Inhaca au Mozambique (TAYLOR ET AL., 2003) ou encore à Pulau Burung en Indonésie (SOEMODIHARDJO ET KASTORO, 1977). En Australie, lorsqu'ils sont présents en parallèle de *Telescopium telescopium*, un autre gastéropode de la famille des Potamididae, ils sont généralement consommés ensemble, mais *T. palustris* a un goût plus poivré et est donc moins recherché par les populations locales (BOURKE, 2015) qui le rejettent ainsi dans la nature sans avoir été consommé, où il meurt de dessiccation dans un endroit non propice (WILLAN, 2012). Ces deux Potamididae ont un contenu pauvre en protéines (MEEHAN, 1975), et leur goût poivré augmente la sensation de soif, expliquant le fait qu'ils ne représentent jamais un aliment de base (WILLAN, 2012). En effet, il représente qu'une faible part des récoltes (de 1 à 9 %) retrouvée dans des amas coquilliers selon la localisation (BARRET, 1985 ; DE BOER ET AL., 2002 ; FAULKNER ET AL., 2018). A Madagascar, la consommation de *T. palustris* n'avait lieu qu'en cas de famine (BARRET, 1985). Il est pourtant toujours possible (bien que très rare) de le retrouver sur les marchés locaux (observations personnelles). Au Mozambique, sa consommation régulière (collecte effectuée par les enfants) sur certaines îles du pays a pu également être constatée (observations personnelles de Claire Golléty).

Pour la consommation de *T. palustris*, plusieurs modes de cuisson ont pu être relatés dans la littérature, allant d'une cuisson à la vapeur (MEEHAN, 1975) ou à ébullition (WILLAN, 2012). Des fouilles archéologiques ont même démontré que *T. palustris* était cuisiné dans leur coquille sur feu ouvert lors de l'Holocène tardif (dans le sud-ouest de Madagascar : DOUGLASS, 2016 ;

aux Emirats-Arabes-Unis : LINDAUER ET AL., 2018). Ces fouilles ont également montré des altérations sur les coquilles qui impliquent donc l'utilisation de marteaux pour casser les coquilles et se nourrir de l'animal il y a déjà des milliers d'années (DOUGLASS, 2016).

De plus, *T. palustris* peut être utilisé comme appât par exemple dans la pêche dans certaines parties du monde (par exemple dans la Baie de Kosi en Afrique du Sud : RAW ET AL., 2014 ; ou à Madagascar : BARNES ET RAWLINSON, 2009). Cette pratique semble importante mais uniquement contemporaine (pour une brève synthèse, voir DUPONT, 2022). Les coquilles peuvent également être utilisées dans la production de chaux comme à Madagascar où de nombreux fours à chaux sont observables sur les littoraux (SCALES ET AL., 2017). *T. palustris* peut aussi être utilisé comme objet décoratif (observations personnelles à Madagascar). Au Mozambique, il serait revendu dans ce but sur les marchés locaux (MACIA ET HERNROTH, 1995). Enfin, sa coquille a été retrouvée dans des tombeaux aux Emirats-Arabes-Unis datant du III<sup>e</sup> siècle av J-C jusqu'au II<sup>e</sup> siècle, mettant en avant son usage dans des cas de rituels (PRIEUR, 1999).

### **Des menaces et pressions sociétales**

*Terebralia palustris* est connu pour être le gastéropode le plus présent de la côte est africaine (Kenya, Zanzibar et Mozambique) mais disparaît quand la pollution induite sur la mangrove est trop importante (CANNICCI ET AL., 2009 ; MACHIWA ET HALLBERG, 1995). Des études en mésocosmes ont montré que *T. palustris* est affecté par les eaux usées (PENHA-LOPES ET AL., 2010). Son taux de croissance, sa mobilité, sa capacité de bioturbation et donc son potentiel ingénier ont significativement diminué en présence de concentrations en eaux usées élevées (PENHA-LOPES ET AL., 2010). Les contaminations, l'activité des producteurs primaires et les conditions environnementales peuvent ainsi influencer la survie de *T. palustris* et son activité clé pour l'écosystème (PENHA-LOPES ET AL., 2010). Une pollution peut engendrer des changements au niveau des sources de nourriture dans la mangrove. Le régime alimentaire de *T. palustris* se voit donc modifié du fait de l'augmentation de la ressource en micro-algues et bactéries au détriment de la litière composée de débris de palétuviers (MOLNAR, 2012). Dans certaines parties du monde, comme en Afrique du Sud (RAW ET AL., 2014), les populations de *T. palustris* sont en déclin sur les trois dernières décennies. Elles n'y ont été retrouvées que dans deux mangroves en 2013 au lieu de six mangroves dans le milieu du XX<sup>e</sup> siècle (RAW ET AL., 2014).

De même, l'usage de *T. palustris* pour la pêche ou à des fins alimentaires représente un forçage sur les populations. Cette pratique de récolte dans la nature n'est pas encadrée et se fait bien souvent sans la prise en compte des stocks. En Australie, des aborigènes se nourrissent d'un nombre trop important de spécimens adultes de *T. palustris* ce qui a induit à une diminution des stocks (BOURKE, 2015 ; METCALFE, 2007 ; WILLAN, 2012). Au Mozambique, les amas coquilliers récents de *T. palustris* sont caractérisés par des individus plus petits que les anciens amas, ce qui reflète les conséquences de la surexploitation sur la structure des populations (DE BOER ET AL., 2000). De même, *T. palustris* a disparu de certaines mangroves de Taïwan vers le XVII<sup>e</sup> siècle, parallèlement à l'augmentation des activités humaines (OHGAKI ET KUROZUMI, 2000). La récolte augmente même de manière significative dans certaines parties du monde comme à Zanzibar (FRÖCKLIN ET AL., 2014).

A Mayotte, un article relatif aux problèmes d'érosion des mangroves mentionne la disparition de l'espèce des mangroves du sud de Mamoudzou suite à une probable surexploitation de l'espèce, sans qu'aucune preuve ne vienne appuyer ce postulat (LEBIGRE, 1996). L'observation récente de coquilles de *T. palustris* cassées (**Figure 13**) retrouvées dans des amas coquilliers montre l'existence d'un prélèvement et d'un usage actuel. Cette récolte reste néanmoins limitée à un petit nombre de personnes (DUPONT, 2022). Moins de 4 % des habitants (sur 437 interrogés au total) de trois villages bordants les mangroves de Dembéni et de Bandrélé ont un usage de l'espèce en partie pour des raisons médicinales ou comme appât pour la pêche (LONGEPEE ET AL., UNPUBLISHED RESULTS).



**Figure 13** : Amas de coquilles cassées de *Terebralia palustris* et la pierre ayant servi à les casser sur le site de la vasière des Badamiers. Cliché pris le 21 avril 2021 par R. Brosse.

### **Des mesures de gestion**

La récolte de *T. palustris* à Mayotte a été interdite par décret préfectoral en 2000 (décret n°347, DAF, 2000), mais cette interdiction n'a pas été reconduite dans le dernier décret préfectoral datant de 2018 (décret n°2018/DMSOI/601). Aucune justification n'a pu être apportée pour motiver l'un ou l'autre choix.

En parallèle, l'Union Européenne a mis en place deux directives pour garantir la protection et la conservation des écosystèmes aquatiques et du milieu marin : la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) en 2000 et la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM) en 2008 (seule la première citée s'applique aux outremer). L'ambition affichée par cette politique a donc été de lorgner un bon état écologique des eaux des pays membres à travers le suivi et l'évaluation de l'état de ces eaux. Les mangroves faisant partie intégrante de cette réflexion, un groupe de travail 'mangrove' a été lancé en 2015 dans le but de développer des indicateurs propres à ces milieux (DIRBERG, 2015).

Ces dernières années, des études de suivi environnemental et de pollution ont été réalisées en utilisant *T. palustris* comme bioindicateur à travers son aire de répartition (CANNICCI ET AL., 2009 ; PENHA-LOPES ET AL., 2010). A Mayotte, la majorité des travaux réalisés dans cette optique s'est focalisée sur les crabes de mangroves (par exemple le projet MANMAC<sup>2</sup> : 2018-2021). Ce projet porté par Elliott Sucré au CUFR s'est attaché à évaluer l'effet des apports nutritifs via les eaux usées sur les crabes par une approche écophysiological et écologique dans le but de développer des indicateurs de suivi (voir la thèse de L. MEGEVAND, 2022). Le projet C3M (Connaissances de la Macrofaune des Mangroves de Mayotte : 2019-2022), piloté par Claire Golléty au CUFR a porté sur l'étude de la biodiversité des communautés d'invertébrés marins associés aux mangroves de l'archipel. Il a cherché à améliorer les connaissances sur les effets de l'eutrophisation sur la macrofaune benthique dans le but de contribuer à l'évaluation de l'état de santé des mangroves de Mayotte.

Ce travail de thèse vient donc s'inscrire dans la continuité de ces travaux écologiques (projet C3M : stage de Master 2 de Rémi Brosse) et en parallèle d'autres projets (ARESMA<sup>3</sup>, MANMAC) réalisés au sein du CUFR et du LEMAR (projet « mangroves »). Elle complète les travaux accomplis lors du projet C3M, financé de moitié par le CUFR et par la DEAL 976, en se focalisant sur *T. palustris*.

Les premiers résultats obtenus dans le cadre du projet C3M ont pu montrer que *T. palustris* à Mayotte est bien présent sur les hauteurs de l'estran dans des zones où les canopées sont denses ce qui traduit un sol plus ombragé, et où de l'eau stagnante est observée en plus grande quantité (BROSSE, 2019). Il est également retrouvé sur des sols aux sédiments vaso-sableux. Son absence sur deux sites de l'étude montre une complexité des assemblages de facteurs environnementaux et des microhabitats qui suggère de pousser l'étude de ces critères environnementaux plus finement à l'échelle du site mais également de l'archipel en y intégrant une caractérisation de la nature ou du degré d'anthropisation.

---

<sup>2</sup> MANMAC : Impact des apports nutritifs d'origine anthropique sur le fonctionnement des mangroves insulaires. Définition d'indicateurs de suivi du compartiment macrofaune. Projet porté par Elliott Sucré au sein du CUFR.

<sup>3</sup> ARESMA : Agir pour la résilience des Systèmes socio-écologiques de mangroves de Mayotte afin de favoriser leur préservation. Projet porté par Claire Golléty et Esméralda Longépée au sein du CUFR de 2018 à 2021.

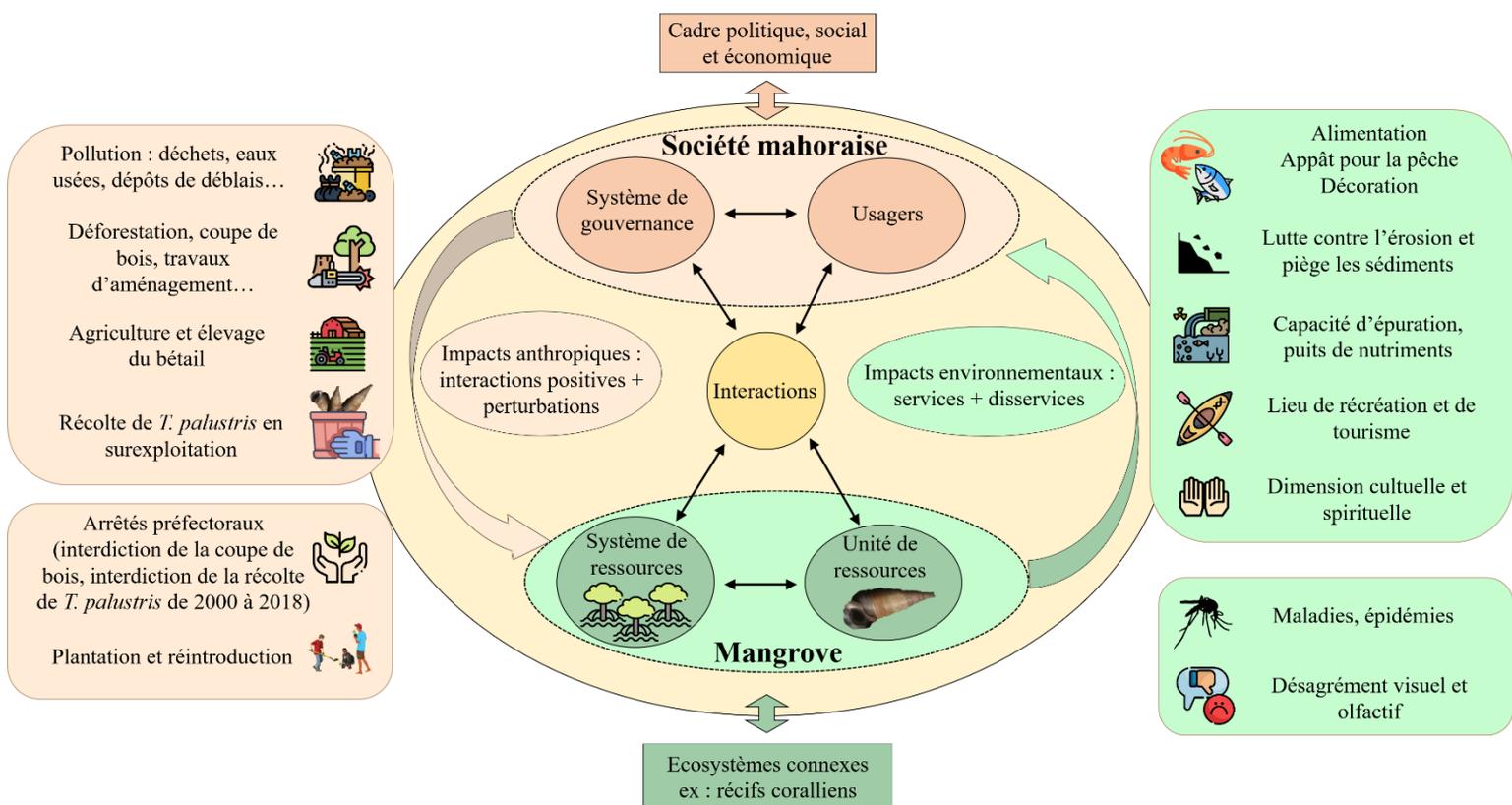
## 5. Thématiques et objectifs de la thèse

Cette thèse s'insère dans un contexte de perturbations globales où la biodiversité recule à un rythme sans précédent (MILLENNIUM ECOSYSTEM ASSESSMENT, 2005). Les mangroves n'en sont pas épargnées, avec de grandes perturbations que ce soit en termes de perte surfacique (de 20 à 35 % entre 1950 et les années 2000 : VALIELA ET AL., 2001) ou en termes de pollutions anthropiques à l'échelle mondiale. Elles ont longtemps été dépréciées mais sont depuis une vingtaine d'années mises au centre des attentions.

A Mayotte, la proximité entre les villages et l'écosystème de mangrove est de plus en plus étroite en relation avec l'expansion démographique que l'archipel connaît depuis quelques décennies. Bien qu'il n'existe pas une forte dépendance de la société mahoraise à la mangrove en termes de subsistance, celle-ci possède un fort attachement pour les mangroves, notamment à travers la valeur récréative importante que cet écosystème lui apporte (LONGEPEE ET AL., 2021). Certaines espèces sont néanmoins récoltées en mangrove par la population (bois ou écorce de palétuviers, crabes, *Terebralia palustris*, etc.). Certains invertébrés épigés sont inféodés aux mangroves intégrant directement les variations de l'environnement (d'origine interne ou externe au système socio-écologique de mangrove (SSEM)) et ayant un rôle important dans le fonctionnement de l'écosystème (FRATINI ET AL., 2004 ; KATHIRESAN ET BINGHAM, 2001). Ce sont ainsi des éléments qui témoignent des relations et interactions entre les deux sous-systèmes des SSEM de Mayotte. La zone interne des mangroves focalise la plupart de ces interactions et concentre donc les principaux enjeux autour de la dynamique du SSEM.

Malgré les recherches effectuées à son sujet, l'écologie et en particulier la niche écologique de *T. palustris* reste très peu étudiée. La littérature récente sur l'espèce se limite à 49 articles entre 1992 et 2023 (recherche réalisée sur Scopus avec les mots « *Terebralia* » ET « *palustris* » présents dans le titre, le résumé ou les mots clés) dont seulement 21 font le focus exclusivement sur cette espèce. Les connaissances existantes en écologie (ségrégation ontogénique ou encore sa distribution en mangrove par exemple) restent assez contradictoires et suggèrent des réponses très contexte dépendant. L'espèce peut être retrouvée dans la mangrove dans sa globalité (par exemple au Kenya, voir FRATINI ET AL., 2004) ou bien localisée seulement dans les parties les plus hautes de l'estran (par exemple en Australie, voir WELLS, 1980). De même, la ségrégation spatiale entre les juvéniles et les adultes n'est pas observée partout dans son aire de répartition (voir FRATINI ET AL., 2004).

J'ai ainsi choisi de mobiliser le concept de système socio-écologique au sein de ma réflexion afin de prendre en compte le système dans son intégralité. J'ai ainsi considéré que la société tout comme l'écosystème de mangrove, individuellement ou en interactions, peuvent affecter la distribution des espèces et particulièrement ici celle de *T. palustris*. Ce travail doctoral s'inscrit donc dans ce cadre en étudiant les interactions des SSEM de Mayotte (**Figure 14**) à travers le prisme du gastéropode *T. palustris*, en se demandant quels aspects de ces interactions peuvent contribuer à la bonne santé du SSE des mangroves de Mayotte. Il prend part à l'amélioration des connaissances sur les espèces et habitats marins de Mayotte et plus particulièrement sur le compartiment macro-benthique des mangroves de l'archipel. Ce travail vise ainsi à clarifier l'écologie de *T. palustris* en précisant sa niche réalisée à l'échelle de l'archipel de Mayotte et son habitat occupé caractéristique de la mangrove mahoraise. La compréhension des déterminants de la distribution de *T. palustris* au sein des mangroves de Mayotte peut en outre donner des perspectives de conservation et permettre d'aboutir à la mise en place de mesures de gestion de l'espèce.



**Figure 14 :** Représentation du système socio-écologique des mangroves de Mayotte centré sur *Terebralia palustris* comme unité de la ressource. Tirée et adaptée d'Ostrom, 2009.

La thèse s'articule donc sur trois axes à trois échelles spatiales différentes (**Figure 15**) :

(1) **à l'échelle de Mayotte** : caractériser les réponses et contributions de *Terebralia palustris* au contexte des systèmes socio-écologiques des mangroves de Mayotte,

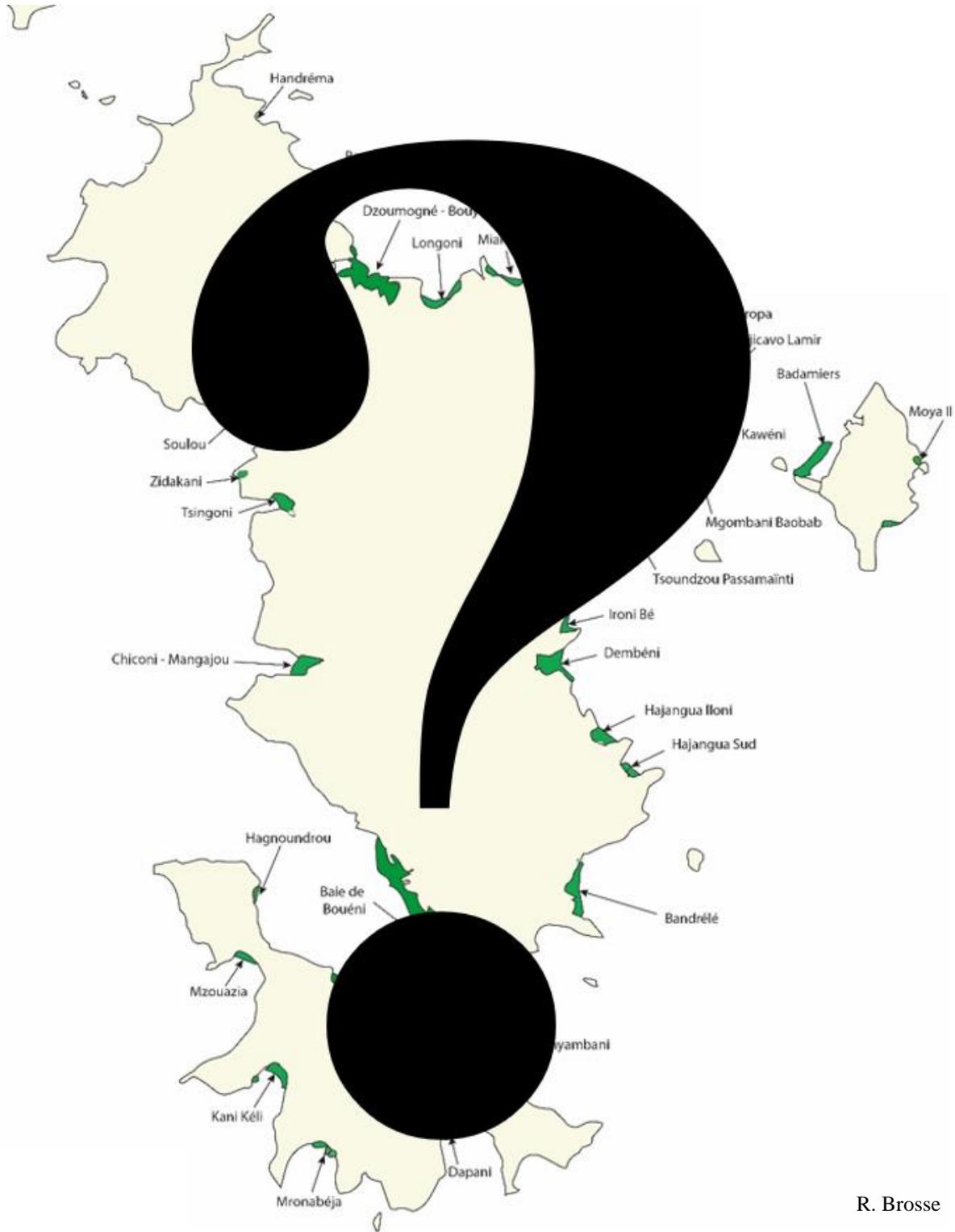
(2) **à l'échelle de la mangrove** : comprendre la distribution spatio-temporelle au sein des mangroves où il est présent dans l'archipel,

(3) **à l'échelle de la mangrove interne** : comprendre sa niche écologique réalisée dans le contexte spécifique de Mayotte.



**Figure 15** : Synthèse des trois axes développés durant ce travail de doctorat. Chaque chapitre représentant un axe à une échelle différente (boîtes vertes en pointillés) est caractérisé par les grandes thématiques développées (boîtes bleues) dans ceux-ci ainsi que par les variables étudiées (boîtes jaunes) pour répondre aux questions posées.

# Méthodologie du choix des sites



R. Brosse

La démarche scientifique opérée dans ce manuscrit de thèse s'articule sur trois chapitres à trois échelles différentes allant de l'échelle du territoire de Mayotte, à l'échelle de la mangrove pour finir à l'échelle de la mangrove interne. Cette articulation implique une connectivité et une imbrication entre les différents chapitres imposant une sélection des sites suivant des critères bien souvent basés sur les résultats du chapitre précédent et donc de l'échelle précédente. Ici, je vais ainsi présenter cet embranchement et le raisonnement qui a été réalisé pour arriver à la sélection des sites étudiés dans les différents chapitres de ce manuscrit.

## 1. Sélection des sites pour le chapitre 1 – à l'échelle de Mayotte

L'archipel de Mayotte héberge plus de 120 sites identifiés où des mangroves se développent (FROMARD, 2000). Au total, 29 mangroves ont été identifiées comme unité couvrant plus de 1 ha sur la base de leur surface datant de 2009 (DE GRANDCOURT, 2016). L'échantillonnage réalisé pour le chapitre 1 avait pour but de caractériser la présence de *Terebralia palustris* dans l'ensemble des mangroves de l'archipel de Mayotte. Ainsi, celui-ci a été effectué dans toutes les zones propices d'héberger l'espèce au sein des mangroves internes de ces 29 unités (voir **Figure 4**). La mangrove interne a été caractérisée et délimitée ici sur la base des travaux réalisés en 2010 par Cremades pour cartographier et définir une typologie des différents habitats des mangroves de Mayotte (CREMADES, 2010). Cette zone va ainsi de la démarcation abrupte, côté mer, entre les peuplements à *Rhizophora mucronata* ou à *Bruguiera gymnorhiza* avec les peuplements à *A. marina*, jusqu'à la transition entre ces derniers et la végétation terrestre pour le côté terre.

En complément, une enquête auprès de la population mahoraise a été réalisée sur quatre mangroves d'intérêt où *T. palustris* n'a pas été retrouvé lors de l'exploration de terrain. Ces quatre mangroves ont été sélectionnées en utilisant des critères d'impact anthropiques basés sur la proximité de la mangrove avec un village et l'indice d'eutrophisation des masses d'eau (BIOTOPE, 2022) traduisant l'hypothèse que *T. palustris* était présent auparavant mais a disparu depuis à cause de la pression humaine directe (surexploitation) ou indirecte (pollution).

## **2. Sélection des sites pour le chapitre 2 – à l'échelle des mangroves de présence**

Pour ce chapitre 2, la focalisation s'est faite à l'échelle des mangroves de Mayotte. Une comparaison spatiale et temporelle des distributions précises de *T. palustris* au sein des mangroves a été réalisée sur les mangroves de présence de l'espèce, données résultant du chapitre 1.

De ce chapitre 1, seulement 10 mangroves sur les 13 obtenues comme site de présence ont été étudiées pour la comparaison spatiale et temporelle. En effet, la présence de *T. palustris* au sein de deux mangroves (Baie de Bouéni et Tsingoni) a été découverte après la réalisation du terrain pour ce chapitre. Enfin, la mangrove de la vasière des Badamiers n'a pas été retenue dans l'analyse car celle-ci est une mangrove en forte expansion depuis deux décennies (JEANSON ET AL., 2019). Cette expansion fait de cette mangrove un cas à part méritant d'être étudiée de façon isolée comparée aux autres mangroves de l'archipel qui sont en érosion ou de surface stable (JEANSON ET AL., 2019).

## **3. Sélection des sites pour le chapitre 3 – à l'échelle de la mangrove interne**

Le focus à l'échelle de la mangrove interne dans ce troisième chapitre s'est voulu intégratif de plusieurs résultats obtenus dans les deux précédents chapitres.

Travailler dans le contexte spécifique d'une mangrove interne « typique » de Mayotte a impliqué un choix des sites d'échantillonnage basé sur des critères de surface des zones de présence et de variabilité temporelle de la distribution de *T. palustris* (données résultant du chapitre 2). En effet, étudier des petits patches de présence n'aurait pas été très représentatifs de l'habitat typique de *T. palustris* et aurait plutôt représenté de la variabilité stochastique : tous les patches inférieurs à 100 m<sup>2</sup> ont donc été éliminés. De même, une faible variabilité saisonnière des patches était nécessaire pour s'assurer de la présence continue de *T. palustris* dans les quadrats : c'est pourquoi uniquement les zones où les patchs se chevauchent sur plus de 50 % de leur surface ont été conservées. En appliquant ces critères, seuls cinq sites comportaient deux patches de présence de *T. palustris* concordants. De plus, une comparaison avec des sites d'absence a également été mise en place dans ce chapitre. Le choix de ces deux

mangroves d'absence a été réalisé sur la base de leur ressemblance et similitude avec les habitats propices à *T. palustris* observés sur les sites de présence lors de l'analyse du chapitre 1.

# Chapitre 1 : Niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* à l'échelle du système socio- écologique des mangroves de Mayotte



M. Jeanson – mangrove de Dombéni – 2019

Les systèmes socio-écologiques des mangroves de Mayotte sont remarquables à étudier de par la proximité et les interactions marquées entre la mangrove et les villages. Les composantes sociétales des SSEM à Mayotte sont très diverses et peuvent avoir un impact direct sur l'environnement des mangroves (LONGEPEE ET AL., 2021). *Terebralia palustris* étant un élément d'intérêt de par son **importance écologique** (recyclage de la matière et bioturbation) et de par ses **interactions avec les activités humaines** (usages, pollution), il a semblé important de **comprendre les facteurs de répartition de l'espèce à l'échelle du territoire** de Mayotte pour des perspectives de gestion et de conservation.

Comme l'espèce n'avait été que très peu étudiée à Mayotte, sa distribution à l'échelle de l'archipel était encore méconnue. Le gastéropode avait néanmoins été observé et localisé seulement **confiné à la mangrove interne à Mayotte** par le passé (BROSSE, 2019). Il a donc fallu, dans un premier temps, **explorer toutes les mangroves de Mayotte** afin de s'assurer de la présence ou de l'absence de l'espèce dans celles-ci. L'exploration a été réalisée dans les zones de mangrove interne pouvant accueillir l'espèce. Dans un second temps, des **analyses cartographiques** ont été réalisées pour chaque système socio-écologique propre aux 29 mangroves de l'archipel de plus de 0,8 hectares. Ces données ont ensuite été mises en parallèle avec l'occurrence de l'espèce afin de **comprendre les raisons de la présence ou de l'absence** de celle-ci dans les mangroves de l'archipel à travers une modélisation par Random-forest. Enfin, une enquête a été réalisée auprès de la population mahoraise vivant aux abords ou côtoyant quatre mangroves d'intérêt où *T. palustris* n'a pas été retrouvé lors de l'exploration de terrain. Celle-ci a **sondé la mémoire écologique** des enquêtés afin de comprendre la dynamique temporelle de la présence ou de l'absence de l'espèce dans ces mangroves.

Ce chapitre cherche donc à comprendre quelles sont les réponses et contributions de *T. palustris* au contexte des systèmes socio-écologiques des mangroves de Mayotte, et ce, en répondant à trois grandes questions présentées ci-dessous :

- Comment *Terebralia palustris* est distribué à Mayotte ?
- Pourquoi *Terebralia palustris* est présent dans certaines mangroves de Mayotte et pas dans d'autres ?
- Comment était distribué *Terebralia palustris* auparavant dans les mangroves d'absence actuelle ?

# MÉTHODOLOGIE

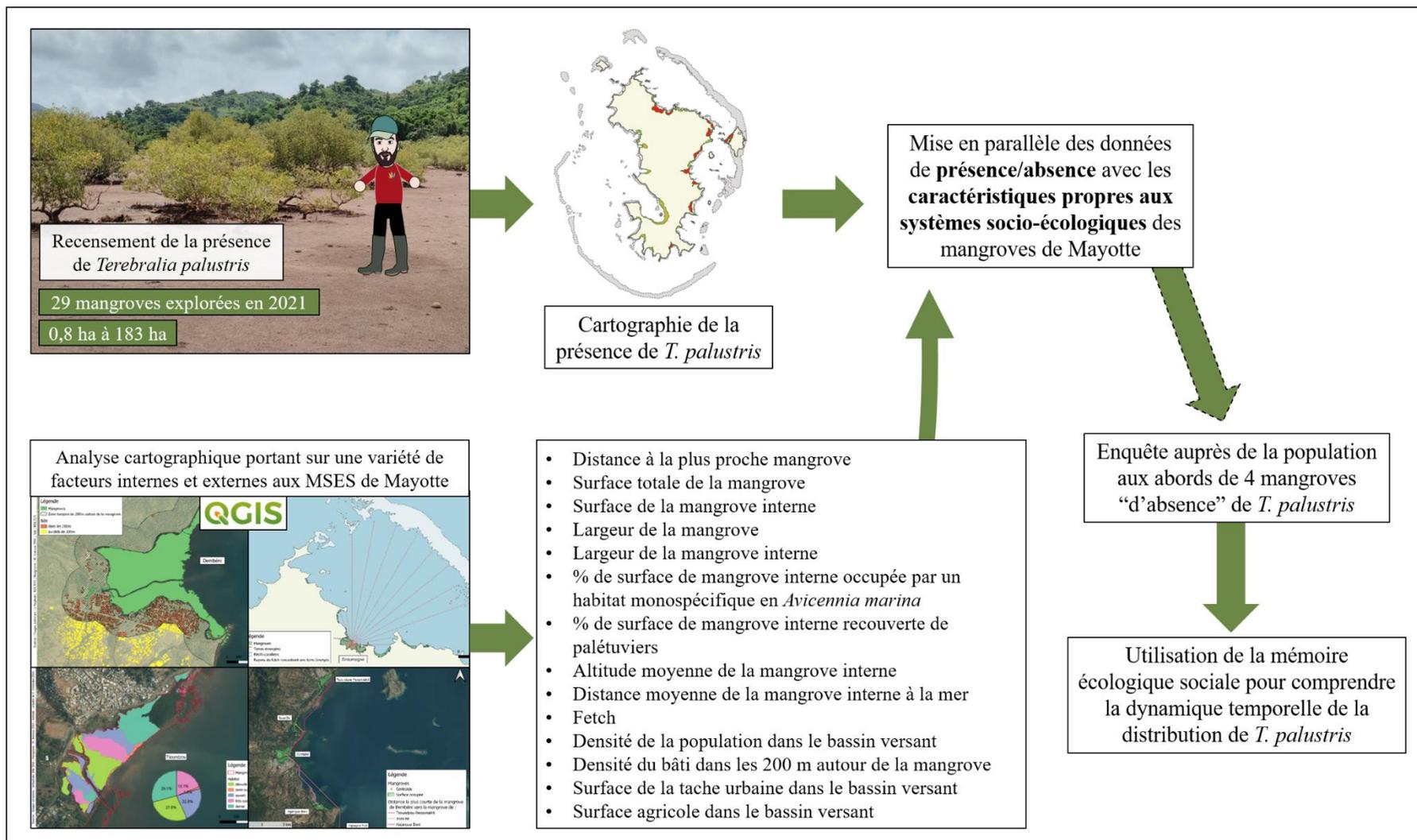


Figure 16 : Protocole méthodologique réalisé au cours de ce chapitre 1 à travers les 29 mangroves de l’archipel de Mayotte.



# Modeling the ecological niche of an emblematic mangrove species: a social-ecological system approach

En révision dans Ecosphere – Socio-Ecological Systems,

Soumis en octobre 2023

**Brosse Rémi**<sup>1,2\*</sup>, **Golléty Claire**<sup>2,3</sup>, **Longépée Esméralda**<sup>4</sup>, **Dupont Lucie**<sup>2</sup>,  
**Lamure Tardieu François-Xavier**<sup>2,5</sup>, **Mercky Yann**<sup>2</sup>, **Schaal Gauthier**<sup>1</sup>

<sup>1</sup> Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France

<sup>2</sup> Centre Universitaire de Mayotte (CUFR), 97660 Dombéni, Mayotte, France

<sup>3</sup> MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, IFREMER, IRD, Montpellier, France

<sup>4</sup> UMR 8586 Prodig, université Paris 1 Panthéon-Sorbonne, CNRS, IRD, AgroParisTech, 5, cours des Humanités, F-93 322 Aubervilliers Cedex

<sup>5</sup> Espace-Dev, IRD, Univ Montpellier, CUFR de Mayotte, Univ Guyane, Univ La Réunion, Univ Antilles, Univ Nouvelle Calédonie, Montpellier, France

\* Corresponding author: remi.brosse020@gmail.com

# 1. Introduction

Understanding the drivers of realized ecological niches requires the joint study of environmental and geographic processes (ELITH AND LEATHWICK, 2009). Fundamental niches (*sensu* HUTCHINSON, 1957) can be opposed to realized niches, the latter including the influence of biotic interactions such as competition and predation (Silvertown, 2004). The relationship between species distribution and the niche concept is not always straightforward (PULLIAM, 2000), as fundamental niches can also be restricted by dispersal ability (see Cain et al., 1998) or historical reasons (recurrent extinction events for example) (HOLT, 2003). On the contrary, species can be present in suboptimal habitats (where reproduction is lower to mortality) but not disappear thanks to constant supply of individuals from source habitats (see PULLIAM, 1988).

The boundaries of fundamental niches can be assessed experimentally in the absence of biotic interactions (see KEARNEY AND PORTER, 2004). Niche definition based on field observational studies thus refer to realized niches (COLWELL AND RANGEL, 2009). Species distribution models (SDM) are commonly used to explain species distributions by relating field observations to predictor variables that directly or indirectly affect species (GUISAN AND ZIMMERMANN, 2000). These variables can be linked to limiting factors, to any type of disturbance (natural or human-induced) and to resources (GUISAN AND THUILLER, 2005). Human society can affect the distribution of species through, for example, land use or climate change (GUISAN AND THUILLER, 2005), but also positively through conservation plans or the reintroduction of species (e.g. (PEARCE AND LINDENMAYER, 1998). It is for these reasons that we have chosen to mobilize the concept of social-ecological systems (SES) (*sensu* BERKES AND FOLKE, 1998), which considers that ecological and societal compartments are inseparable and interdependent due to their interactions and feedbacks (BERKES AND FOLKE, 1998). Changes in the societal or ecological subsystem often have impacts on the other subsystem (WALKER AND SALT, 2006), and both can affect, either individually or in interaction, the distribution of species. It is therefore important to take ecosystem and societal factors into account when studying species distributions with SDM.

SDM relate species occurrences (presence, presence-absence or abundance) to environmental or spatial data or both to understand or predict species distribution (ELITH AND LEATHWICK, 2009). They are also used to locate unknown populations of poorly known and rare species for conservation purposes (FOIS ET AL., 2018). SDM have been only recently used in mangrove research for climate change and conservation issues (e.g. RECORD ET AL., 2013). Most of these

studies, however, have focused on the distribution of mangrove tree species on a global (QUISTHOUDT ET AL., 2012; RECORD ET AL., 2013) or more regional (QUISTHOUDT ET AL., 2013) scale. A few studies have been conducted on SDM for mangrove animal species (e.g. global distribution of mangrove crabs in SHARIFIAN ET AL., 2021).

The giant mangrove whelk, *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767; Potamididae, Gastropoda) is considered one of the major species in the assembly and functioning of mangrove ecosystems in the Indo-Pacific (CANNICCI ET AL., 2008). This epigenous species plays an important role in the degradation, consumption and recycling of mangrove leaves, and thus in the fate of the carbon stock in mangroves (FRATINI ET AL., 2004; SLIM ET AL., 1997). It is widely distributed from the Western Indian Ocean to the Western Pacific Ocean (OOSTINGH, 1925; from South Africa see RAW ET AL., 2014; to Australia see WELLS, 1980). This species is harvested for food, as bait for fishing or for lime production (e.g. SCALES ET AL., 2017; WILLAN, 2012), sometimes up to the point of impacting its population dynamics significantly (DE BOER ET AL., 2000). *T. palustris* is also known to be absent from the most polluted areas (CANNICCI ET AL., 2009; MACHIWA AND HALLBERG, 1995).

Within its range, the distribution of *T. palustris* within mangroves remains unclear and contradictory. Several studies report a diffuse presence of the species inside mangroves (Kenya: FRATINI ET AL., 2004; Japan: NISHIHIRA ET AL., 2002) while others suggest higher abundances in the upper part of the mangroves (Australia: WELLS, 1980). Clear spatial segregation between juveniles and adults is also observed in some mangroves (e.g. PAPE ET AL., 2008) but not in others (e.g. FRATINI ET AL., 2004). Most studies on *T. palustris* focus on the scale of the mangrove studied while only one study focused on its temporal distribution on a finer scale without investigating factors underlying this distribution pattern (RAW ET AL., 2014). Considering its ecological importance as well as interactions with human activities in SES, understanding the drivers of *T. palustris* distribution in mangroves could be important for management and conservation perspectives.

This study aims to model the realized niche of the gastropod *Terebralia palustris* in a mangrove socio-ecological system (MSES). Environment and human activities-related metrics were characterized to identify the main drivers underlying its distribution at the scale of Mayotte Island (Indian Ocean). Societal components of MSES in Mayotte are very diverse, villages are close to the mangroves, and may have a direct impact on mangrove environment (LONGÉPÉE ET AL., 2021). Beyond the contemporary assessment of the MSES with regard to *T. palustris*, we also used local ecological knowledge (LEK, OLSSON AND FOLKE, 2001) held in the social

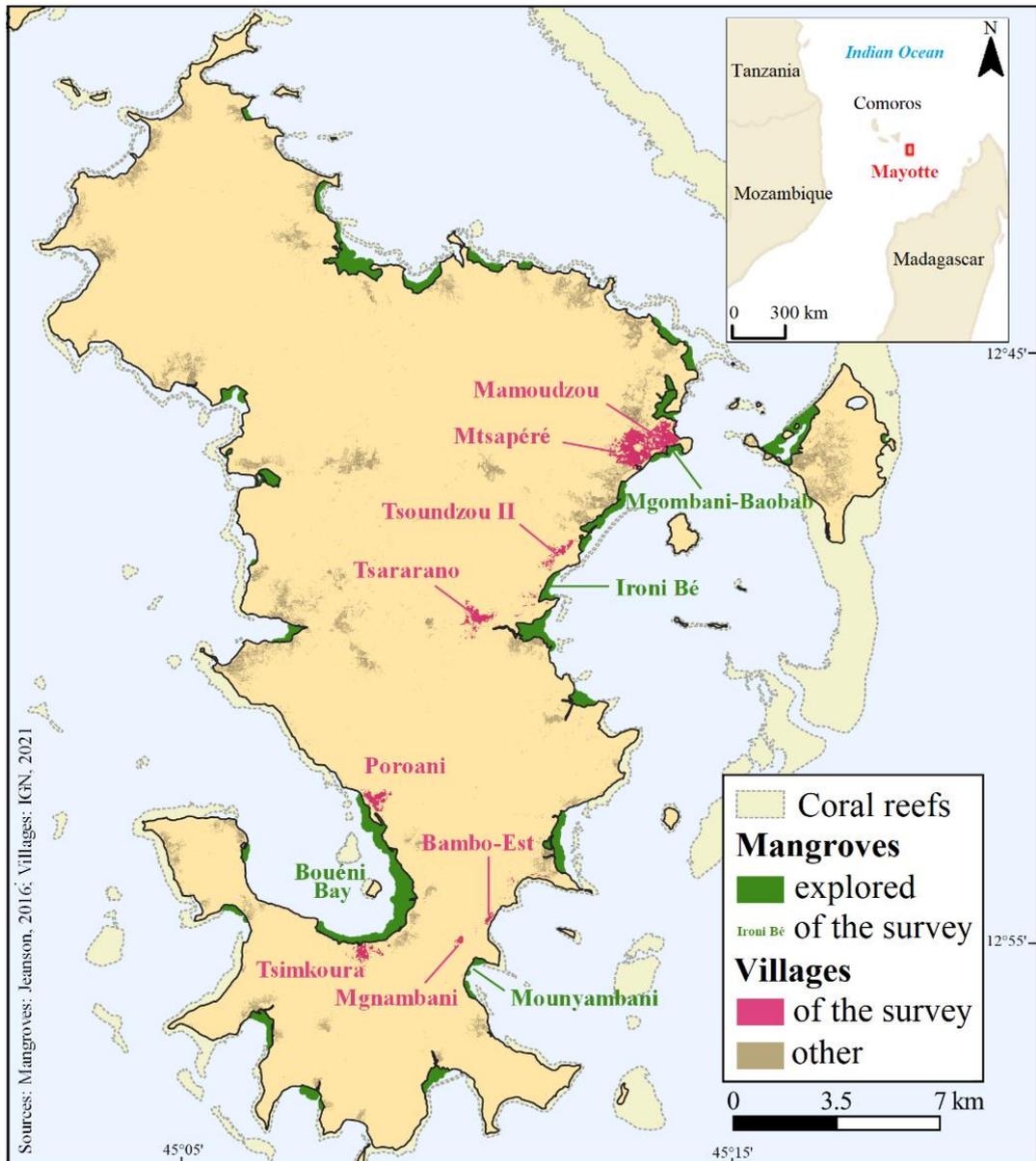
memory (SM, BERKES ET AL., 2003) of inhabitants to obtain data on *T. palustris* distribution (see DUPONT ET AL. IN PREP.). In data-poor areas, SM on LEK can be a rich source of information to understand the past spatio-temporal dynamics of species' distribution (e.g. BEAUDREAU AND LEVIN, 2014).

## 2. Methods

### 2.1 Study area

Located in the Mozambique Channel (Indian Ocean, Comoros Archipelago), Mayotte includes two volcanic islands in a vast 1500 km<sup>2</sup> lagoon (**Figure 1**). The main island is surrounded by an almost continuous 157 km long reef (**Figure 1**). The island has 24 annual rivers and many seasonal rivers (72 watersheds in total) due to the hilly landscape and climate (JEANSON, 2009). The archipelago is characterized by a humid tropical climate with two seasons: a hot season with heavy rainfall (from November to April) and a cooler, dry season (from May to October). Mayotte is exposed to semi-diurnal tides with a maximum tide amplitude of 4 m in spring tide (JEANSON ET AL., 2019).

Mangroves cover 694 hectares of intertidal areas, which span along about 29% of the coastline (JEANSON ET AL., 2019). In total, 29 mangroves are listed in Mayotte, each stand covering between 1 ha and 180 ha (average  $\pm$  standard deviation of  $23 \pm 36$  ha) (**Figure 1**). The mangroves of Mayotte are characterized by the presence of eight mangrove tree species, which form three forest belts along the intertidal gradient (for more detail see LONGEPEE ET AL., 2021): (1) a seaward fringe, (2) the central mangrove, and (3) the landward mangrove. Unlike in some other places in the south-western Indian Ocean (e.g. CANNICCI ET AL., 2009; FRATINI ET AL., 2004), *T. palustris* is only located in the landward mangrove (up to 150 adult individuals/m<sup>2</sup> per location) in Mayotte (BROSSE, 2019). This habitat, more diversified in terms of configurations and assemblages, is often represented by stands of large *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh. sometimes accompanied by small *Ceriops tagal* (Perr.) C.B.Rob. and shrubby forms of *A. marina* bordering saltpans (CREMADES, 2010). More sheltered areas, bordering the terrestrial domain, are dominated by stands of *Lumnitzera racemosa* Willd. and, to a lesser extent, of *Xylocarpus granatum* J. Koenig and *X. moluccensis* (Lam.) M. Roem. (CREMADES, 2010).



**Figure 1:** Location of the 29 mangroves explored (in green) and the 8 villages (in pink) bordering the mangroves of interest for the collection of LEK data by questionnaire survey, in the context of the island of Mayotte (France, Indian Ocean).

Mayotte is in the midst of a demographic boom, going from 23,000 in 1958 to 256,500 inhabitants (density of 690 inhabitants/km<sup>2</sup>) in 2017 (GENAY AND MERCERON, 2017) resulting in an expansion of urbanized areas in the coastal zone (**Figure 1**). As a consequence, most back mangroves are decreasing or being lost, as well as some landward mangroves, due to village expansion (majority of slum houses), human exploitation (wood cutting, cattle grazing, salt production, seafood or fishing activities) and agriculture encroachment (JEANSON ET AL., 2014; LONGEPEE ET AL., 2021). Some other mangroves have disappeared altogether or have suffered a significant retreat under anthropogenic influence (e.g. construction of a deep-water port in the

North). In order to protect and manage these ecosystems, the first Mangrove Management Plan (“Plan d’aménagement forestier”) was recently established (ONF, 2019). Yet, it remains to be effectively implemented. The prefectural decree issued in 2000 prohibiting the harvesting and use of *T. palustris* (decree n°347, DAF, 2000) was not prolonged beyond 2018 (decree n°2018/DMSOI/601) without any justification.

## 2.2 MSES mapping analysis variables

In order to study the distribution of *Terebralia palustris* over the territory of Mayotte and the relative importance of factors of the MSES on its realized niche, we analyzed presence/absence data from mangrove field surveys against MSES characteristics from mapping metrics.

Sampling effort focused on habitat of *T. palustris* within all mangroves larger than 1 ha from Mayotte’s two main islands (29 mangroves in total: **Figure 1**). Each unit was then explored in its entirety by two people prospecting the area about ten meters apart, progressing in a parallel way to avoid missing any presence of the species. The field sampling within each mangrove took place between February and April 2021 during the wet season. The presence or absence of the species on each site was thus recorded.

The MSES factors examined in our study mobilize spatial indicators that include both societal and ecosystem characteristics. Much of the data mapping was extracted by adapting and updating the polygons of mangrove habitats created during the mapping of the natural habitats of the mangroves of Mayotte (CREMADES, 2010). The update (named MANG-layer) was performed using QGIS 3.10 LTR (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2020), based on the overlay of Cremades’ layers with aerial photographs entirely processed by France’s Institut Géographique National (IGN) dating from 2016 and knowledge acquired from the field sampling of 2021. Eventually, 14 variables were used in the model aiming to explain the realized niche of *T. palustris* at the scale of the island (**Figure 2**). They are classified into four categories in relation to connectivity, hydrodynamics, society and the mangrove ecosystem.

### Connectivity

The minimum distance to another mangrove (in m) reflects the potentially higher connectivity (through larval dispersal) between neighboring mangroves than between distant ones. Minimum distances were extracted on QGIS with the « Least-Cost Path 1.0 » plugin after a rasterization treatment in order to obtain the minimum distance between the mangrove centroids across the sea.

## Mangrove features

This category assumes that, in order to thrive, viable *T. palustris* populations require a minimal suitable habitat area both in size and quality (GRIFFEN AND DRAKE, 2008). Four variables as proxies for size and three as proxies for quality were defined as follows.

Total mangrove and landward mangrove areas of each unit (in m<sup>2</sup>) have been calculated directly from the MANG-layer on QGIS. Average mangrove width and landward mangrove width (in m) were also calculated from the MANG-layer. Vertices on the land and sea sides were extracted and the minimum distances between these vertices were plotted using the « NN Join » plugin of QGIS. Average distances for all these segments (land to sea and sea to land) correspond to the average width of each mangrove unit.

Average elevation of the landward mangrove (in m) has been computed from the BDALTI MNT (IGN, 2013) on QGIS with the assumption that *T. palustris* avoids dry environments landward, to avoid desiccation (SLIM ET AL., 1997), and exposed environments seaward (HOUBRICK, 1991). The controlled accuracy of this layer is estimated at 1 m.

The percentage of surface area occupied by monospecific *Avicennia marina* habitats within the landward mangrove (based on personal field observations suggesting presence of *T. palustris* mainly where *A. marina* stands dominate) was calculated from the total surface area occupied by habitats dominated by *A. marina* on the basis of the typology created by Cremades (2010).

The percentage of landward mangrove that is covered by trees is a proxy for canopy closure; as *T. palustris* is known to be present in shaded environments (CROWE, 1997), the higher the tree cover, the higher the probability that the gastropod is present. It was calculated by remote sensing from a Random-forest classification on Pléiades satellite imagery of 50 cm resolution (Pléiades© CNES 2018 Distribution Airbus DS) on Orfeo ToolBox 8.0.1. The model was first trained from pixels characterized by close spectral properties (on four bands of light: blue, green, red and near infrared) divided into several classes (trees, buildings, river, mud, saltpan, shadow and no data). After training and validating the model, each pixel of the landward mangrove is classified into these categories based on the wavelength response. From this classification, the percentage of the total area occupied by the mangrove tree category was calculated.

## Hydrodynamics exposure

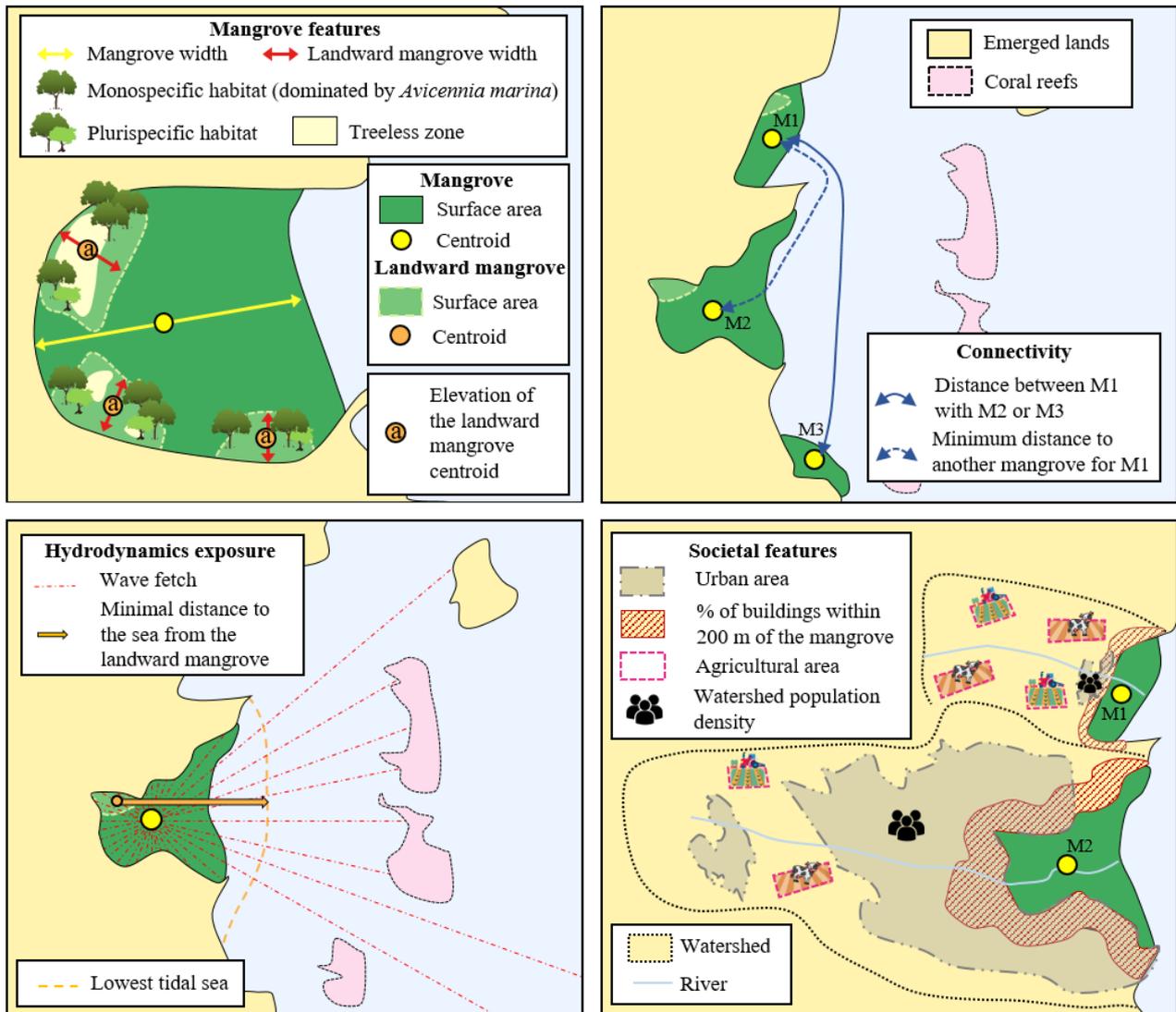
Hydrodynamics characteristics relate to the preference of *T. palustris* for sheltered landward environments (HOUBRICK, 1991). The wave fetch, average of the maximum distances that waves can travel without landfall to the points of interest (BURROWS ET AL., 2008), is calculated in R (R CORE TEAM, 2022) using the package « windfetch » (SEERS, 2021). Sixteen angular sectors are drawn from the centroid point of each mangrove for a maximum distance of 200 km (the transition point where the fetch is large enough to consider that the waves are fully formed). Each line drawn that encounters land is therefore shortened. The average of these sixteen values is the fetch index (in km). The shapefile used for this process is an assembly of the coastline of Mayotte, Comoros, Madagascar and outcropping coral reefs (from CREMADES, 2010). The average distance to the sea of the landward mangrove (in m), a proxy for swell and wave protection, is a variable calculated from the MANG-layer data. The calculation was carried out for each patch of landward mangrove surface within each mangrove. The centroid of each patch was mapped and the distance between each centroid to the lowest tidal sea (chart datum) was extracted on QGIS. The average distance of the centroid of each mangrove was then calculated.

## Societal features

Human presence can affect the mangrove ecosystem in a number of different ways and it is difficult to measure these pressure links (BRANOFF, 2018). This is why we use here an indirect and varied approach to characterize land use. The societal indicators relate to exploitation, uses, and pollution. The considered descriptors assume that urban areas are potentially associated with greater inputs of pollutants (waste and wastewater) and direct exploitation, and that agricultural areas (agricultural inputs and hydro-sedimentary inputs via soil erosion) are also potentially associated with greater inputs. Some impacts may be direct for *T. palustris*, such as harvesting or pollution. Other impacts may be indirect through habitat degradation.

Watershed population density (in hab.km<sup>2</sup>) was calculated by multiplying the number of dwellings per watershed (IGN, 2021) extracted on QGIS, by the mean number of inhabitants per dwelling in Mayotte (GENAY AND MERCERON, 2017). In order to account for direct runoff from dwellings surrounding the mangrove, the percentage of area occupied by buildings within 200 m of the landward limit of each mangrove was calculated through the use of the modeling of infrastructures on Mayotte (BD Topo®, IGN 2021) on QGIS. Residential occupation in the watershed (in m<sup>2</sup>) is based on the continuity of the buildings between them to form an envelope comprising all buildings within 20 m of each other (CUNIBERTI ET AL., 2005). This urban area

was constructed from the BD Topo® layer (IGN, 2021) on QGIS. The agricultural area (in m<sup>2</sup>) was calculated on QGIS within the watershed from the RPG parcellaire 2.0 (IGN, 2019). Each agricultural parcel declared represents an area that together gives the agricultural area within the watershed of the mangrove.



**Figure 2:** The 14 variables used in the model to explain the realized niche of *Terebralia palustris* at the scale of the island of Mayotte. They are classified into four categories in relation to the mangrove ecosystem, connectivity, hydrodynamics, and society.

## 2.3 LEK and SM data collection

A questionnaire survey campaign was conducted in 2022 (April-May) to call upon the social memory of the inhabitants on their LEK of *T. palustris* in order to better understand the current distribution of the species. This survey was carried out in villages near the mangroves where the gastropod was found absent during the sampling effort of 2021 (see Methodology section 2). The choice of mangroves for this survey was carried out using criteria of anthropogenic impact, based on the assumption that *T. palustris* was present before in these mangroves but disappeared because of direct (overharvesting: see LEBIGRE, 1996) or indirect (pollution: see CANNICCI ET AL., 2009) human pressure. Based on village-mangrove proximity and a qualitative index of water mass eutrophication (BIOTOPE, 2022), four mangroves were chosen for the LEK study. One mangrove for each combination of the two effects was selected: Bouéni Bay (less polluted, less distant), Mounyambani (less polluted, more distant), Ironi Bé (more polluted, more distant) and Mgombani-Baobab (more polluted, less distant).

Inhabitants were randomly selected from cities or villages neighboring the considered mangroves. Some respondents were able to refer to other people who might have knowledge on the gastropod. The choice of respondents was conditional on age and the length of time inhabiting the village: only adults living or having frequented the city or village for more than 5 years were questioned. The short questionnaires were conducted with 203 inhabitants who lived near the mangroves of interest (Poroani and Tsimkoura for Bouéni Bay, Mgnambani and Bambo-Est for Mounyambani, Mamoudzou and Mtsapéré for Mgombani-Baobab, and Tsararano and Tsoundzou II for Ironi Bé – **Figure 1**). Questionnaires<sup>4</sup> were made directly with people in the street or at their house by a researcher with help of a translator when necessary (French, *Shimaore*, and *Kibushi*). The questionnaire was divided into two parts: one on LEK based on SM regarding *T. palustris* occurrence and another one on the respondents' profile and its activities in mangroves (Appendix SA1).

## 2.4 Data analysis

All data were analyzed in R. The conditions of use of each parametric test presented below was first verified through the normality of the variable tested with the Shapiro-Wilk test and the

---

<sup>4</sup> To avoid the confusion of respondents between *Cerithidae decollata* and *Terebralia palustris*, a confidence score was calculated. See Dupont et al., *in review*.

homogeneity of variance using the Levene's test. If these conditions are not met, the corresponding non-parametric test is performed.

To test the null hypothesis that there is no difference between mangroves with and without *T. palustris* for each explanatory variable, a t-test or a Wilcoxon test were conducted depending on the previously tested conditions. To visualize the values taken by each variable for mangroves of presence and absence, a radar chart based on average MSES-related characteristics was performed with the "radarchart" package (ASHTON ET AL., 2016).

The variability of the sites with and without *T. palustris* was evaluated with a Principal Component Analysis (PCA) using the "FactoMineR" package (LÊ ET AL., 2008) on the basis of the characteristics of the MSES. Dissimilarities on the basis of MSES-specific variables between sites with and without *T. palustris* were compared by a permutational multivariate analysis of variance (PERMANOVA) using the "adonis2" function of the "vegan" package (OKSANEN ET AL., 2022). The null hypothesis behind this analysis is that the two groups do not differ in terms of position in the multivariate space.

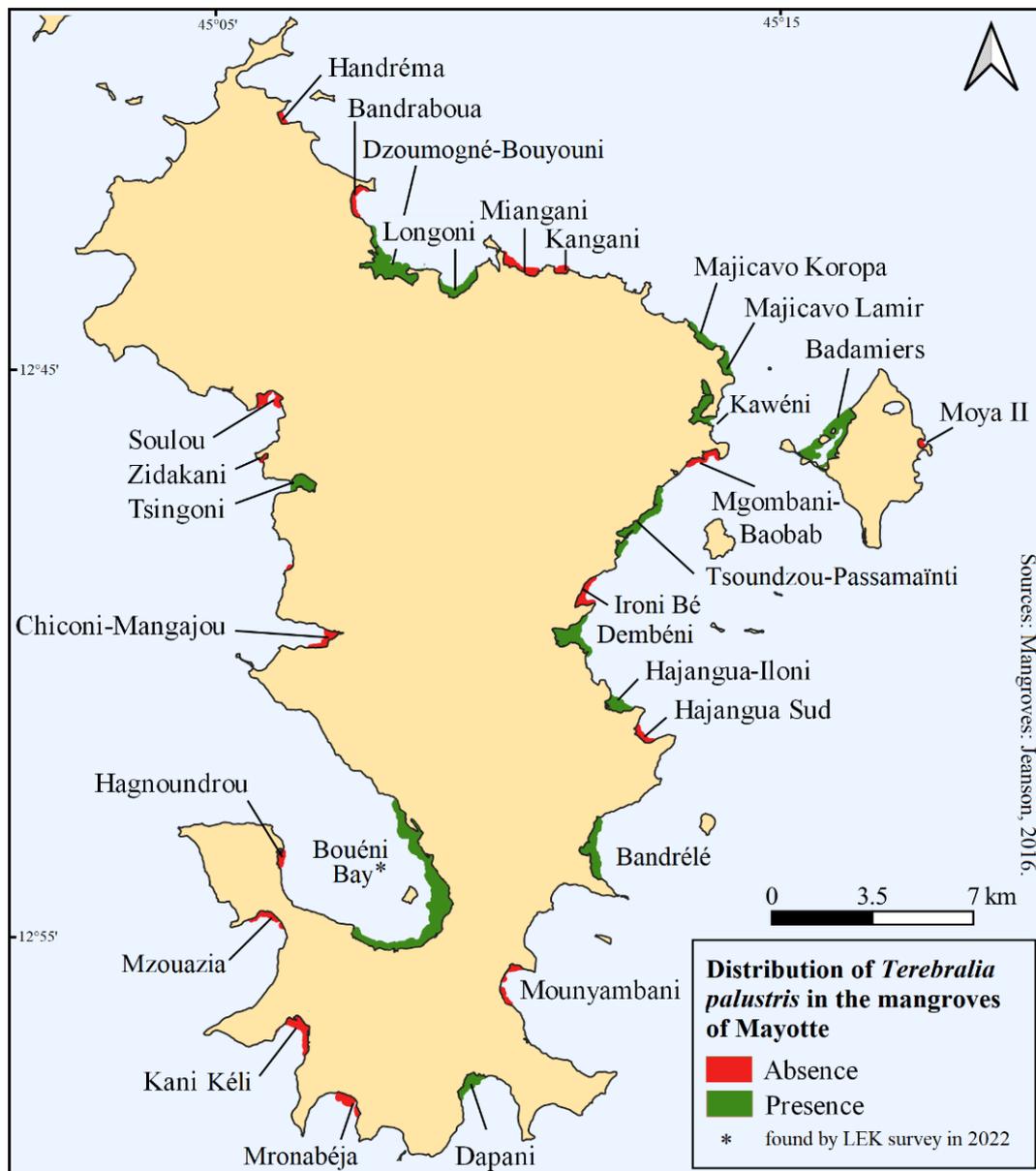
A Random-forest (RF) (BREIMAN, 2001) algorithm was used to estimate the importance of each explanatory variable and the contribution of their categories in constraining the realized niche of *T. palustris* at the scale of Mayotte. This machine learning approach was performed with the package "randomForest" (LIAW AND WIENER, 2002). At each node, a number of predictor variables (mtry) were randomly selected and a number of trees (ntree) in a forest were drawn. These parameters were chosen to minimize the prediction error of the model: the "out of bag" (OOB) error. In order to minimize noise, the importance of explanatory variables in 100 RF models was assessed by observing the increase of the OOB when each mtry is swapped while all the others remain unchanged (BREIMAN, 2001) using the method of the package "randomForest". Predictions for the 29 mangroves were carried out from the 100 RF models in order to obtain a prediction percentage of the likely presence or absence of *T. palustris* on these sites. Each model prediction was performed on the 20% of mangroves not used to train the model.

Finally, the effect of age and gender on the ability to recognize *T. palustris* by the respondents was tested by a Chi<sup>2</sup> test of independence. Analyses were performed using the Sphinx IQ3 software.

### 3. Results

#### 3.1 Distribution on the island of Mayotte

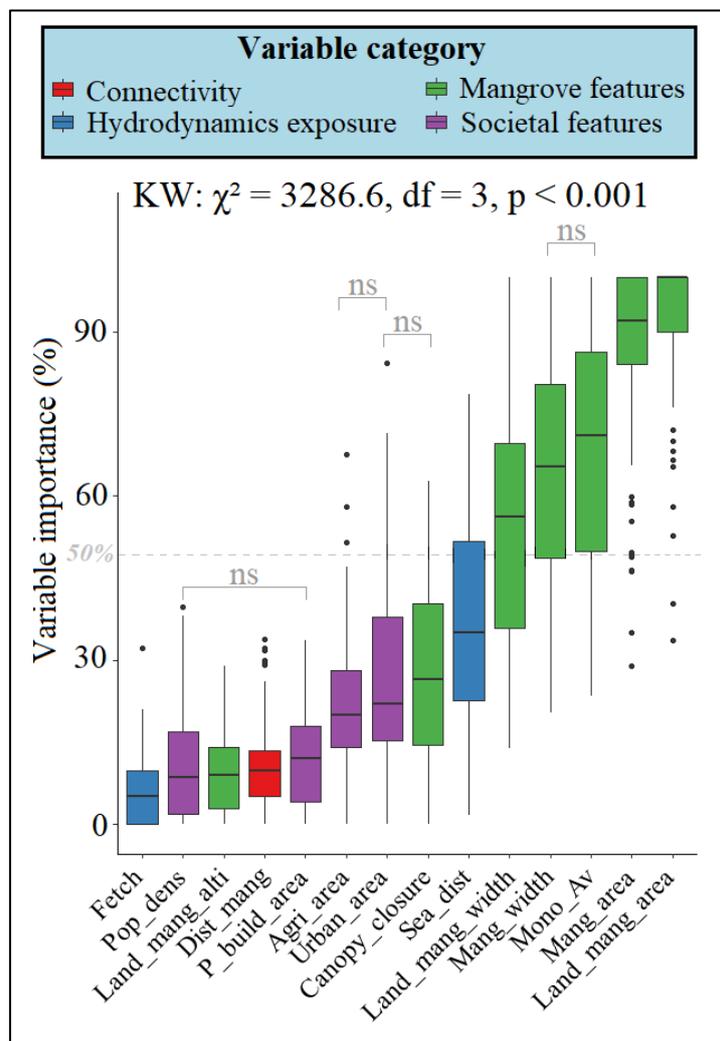
The mapping campaign of the presence of *Terebralia palustris* at the scale of the island revealed that the species was present within 12 of the 29 mangroves in 2021 (**Figure 3**). Nevertheless, during the questionnaire survey in 2022, an inhabitant of Poroani mentioned a very small patch of current *T. palustris* presence in the Bouéni Bay mangrove. After field verifications, the count of mangroves of presence was raised to 13 (**Figure 3**).



**Figure 3:** Distribution of *Terebralia palustris* in the mangroves of Mayotte in 2022 indicating the presence (green) or absence (red) of *T. palustris*.

### 3.2 Importance of variables

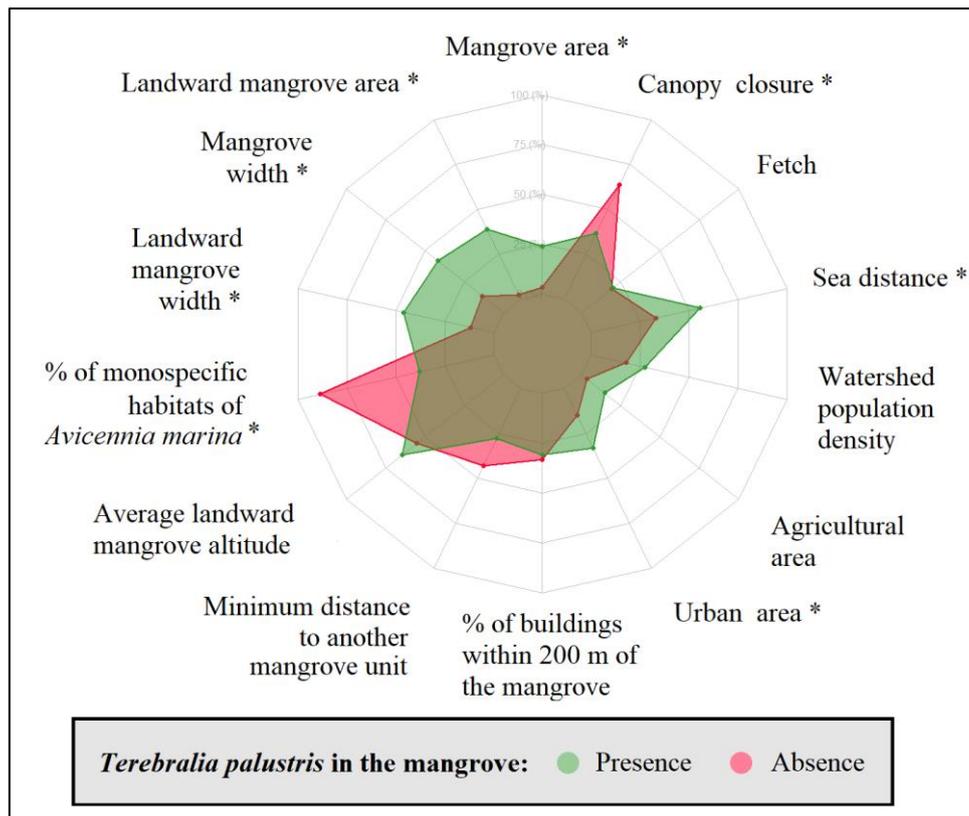
The importance of variables in the Random-forest model was calculated from 100 RF (**Figure 4**). All the variables explaining more than 50% of the model are variables characterizing mangrove features. The surface of the landward mangrove ( $92.9 \pm 12.8\%$ ) and of the entire mangrove ( $87.1 \pm 16.8\%$ ) are the most important criteria in explaining the presence/absence of *T. palustris*. Percentage of surface occupied by monospecific habitats of *Avicennia marina* comes next ( $68.1 \pm 22.0\%$ ) followed by mangrove width ( $65.3 \pm 21.2\%$ ) and landward mangrove width ( $53.4 \pm 20.4\%$ ). All other variables were found to be irrelevant to explain the presence of *T. palustris* in mangroves.



**Figure 4:** Boxplot (rectangles) with median value (black line) showing the importance of variables explaining the presence of *Terebralia palustris* in mangroves by machine learning modeling (Random-forest;  $n = 100$ ,  $mtry = 4$ ;  $ntree = 200$ ). Only variables not significantly different from each other by Wilcoxon test are displayed with the symbol "ns". All other comparisons are significantly positive.

### 3.3 Realized niche

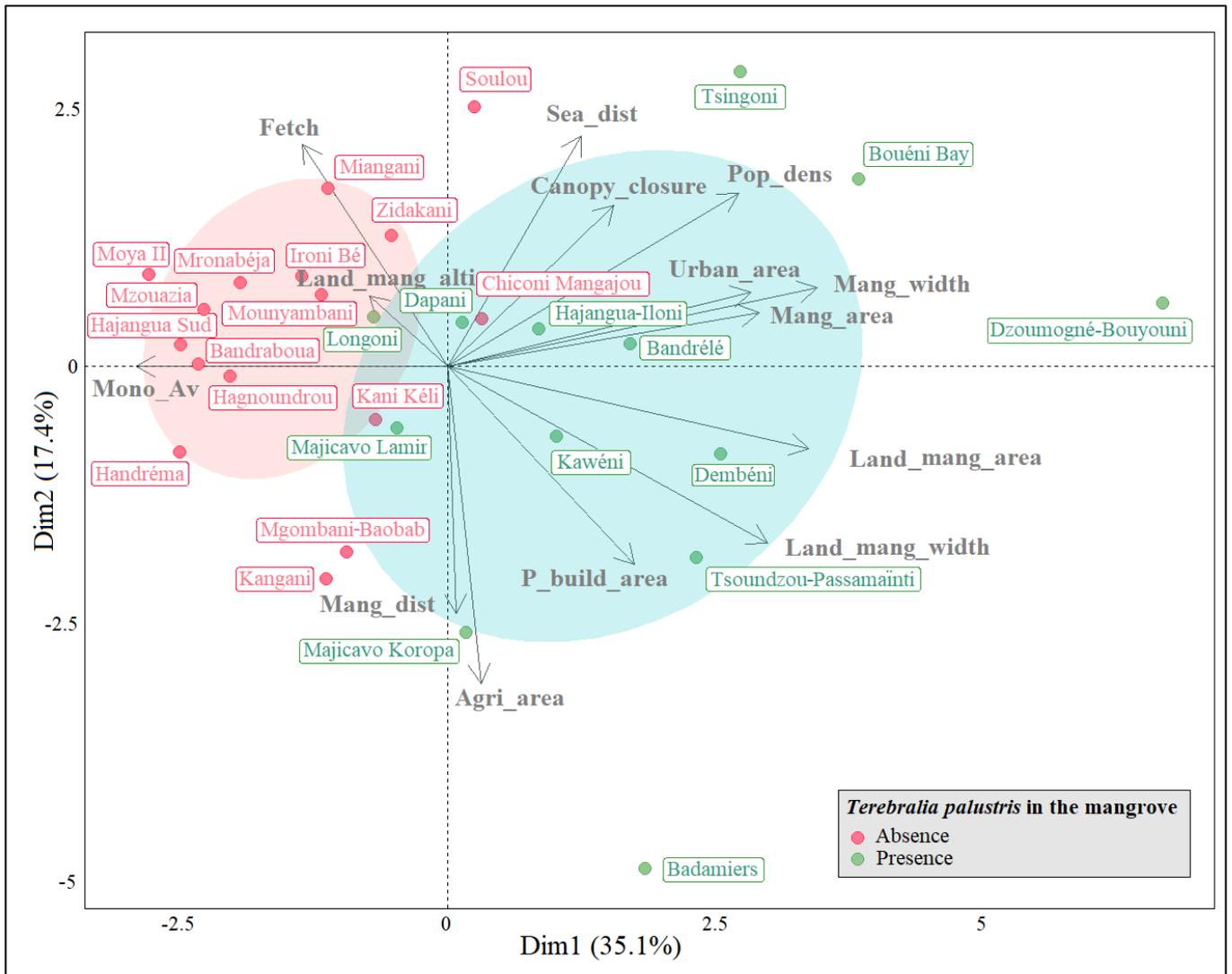
Variable-by-variable differences were tested between sites with and without *T. palustris* (**Figure 5**). The landward mangrove area is significantly greater in stands with *T. palustris* ( $14.6 \pm 12.1$  ha) than without ( $0.9 \pm 1.2$  ha) (Wilcoxon test:  $W = 5$ , p-value  $< 0.001$ ). The area of mangroves with *T. palustris* ( $43.7 \pm 47.4$  ha) is also significantly greater than that without *T. palustris* ( $6.6 \pm 4.9$  ha) ( $W = 7$ , p-value  $< 0.001$ ). The proportion of *A. marina* in the landward mangroves of the presence sites ( $56.5 \pm 17.7\%$ ) is significantly lower than in those of the absence sites ( $91.9 \pm 15.5\%$ ) ( $W = 191$ , p-value  $< 0.001$ ). The width of mangroves with *T. palustris* ( $158.8 \pm 67.8$  m) is also significantly larger than without ( $69.9 \pm 42.1$  m) ( $W = 16$ , p-value  $< 0.001$ ) and the landward mangrove width is also significantly larger in mangroves with *T. palustris* ( $72.1 \pm 42.2$  m) than without ( $24.4 \pm 14.8$  m) ( $W = 15$ , p-value  $< 0.001$ ). Similarly, the distance from the centroid of the landward mangrove to the sea is significantly longer in mangroves with *T. palustris* ( $553.6 \pm 221.2$  m) than without ( $353.3 \pm 146.4$  m) (t test,  $t = -2.8$ ,  $df = 20.0$ , p-value  $< 0.05$ ). Canopy closure in the landward mangrove of presence sites ( $59.4 \pm 14.4\%$ ) is significantly reduced compared to that of absence sites ( $76.5 \pm 18.7\%$ ) ( $t = 2.8$ ,  $df = 27.0$ , p-value  $< 0.01$ ). In addition, the urban area is significantly larger in mangroves with *T. palustris* ( $84.4 \pm 70.5$  ha) than without ( $38.1 \pm 68.8$  ha) ( $W = 48$ , p-value  $< 0.05$ ). None of the other variables studied display significant differences between mangroves with and without *T. palustris*.



**Figure 5:** Modeling of realized niche of *Terebralia palustris* at the scale of Mayotte based on average MSES-related characteristics. Average values taken by sites of presence (green) or absence (red) of *T. palustris*. A significant difference ( $\alpha < 0.05$ ) via a Wilcoxon test or a t-test between the presence and absence mangroves is represented by an asterisk (\*).

### 3.4 Discrimination of mangroves with and without *Terebralia palustris*

The 14 different considered variables significantly discriminate sites with and without *T. palustris* (PERMANOVA,  $F_{1,27} = 10.8$ ,  $R^2 = 0.3$ , p-value  $< 0.001$ ). Axis 1 of PCA (**Figure 6**), explaining 35.1% of the variance, discriminates the sites with and without *T. palustris* on the basis of the ecological components of the MSES. Axis 2 of PCA (**Figure 6**), explaining 17.4% of the variance, is mostly explained by societal components of the MSES and hydrodynamics variables. This axis displays most of the intra-group dispersion.



**Figure 6:** Principal component analysis of the characteristics of the 29 mangroves of the island of Mayotte. Ellipse containing 60% of sites of presence (green) or absence (red) of *Terebralia palustris*. Abbreviations: Mang\_dist = minimum distance to another mangrove unit; Mang\_area = mangrove area; Land\_mang\_area = landward mangrove area; Mang\_width = average mangrove width; Land\_mang\_width = average landward mangrove width; Mono\_Av = percentage of area occupied by monospecific habitat of *Avicennia marina*; Canopy\_closure = percentage of area covered by trees in landward mangrove; Land\_mang\_alti = average elevation of the landward mangrove; Sea\_dist = average distance to the sea of the landward mangrove; Fetch = fetch; Pop\_dens = watershed population density; P\_build\_area = percentage of area occupied by buildings within 200 m of the mangrove; Urban\_area = urban area; Agri\_area = agricultural area.

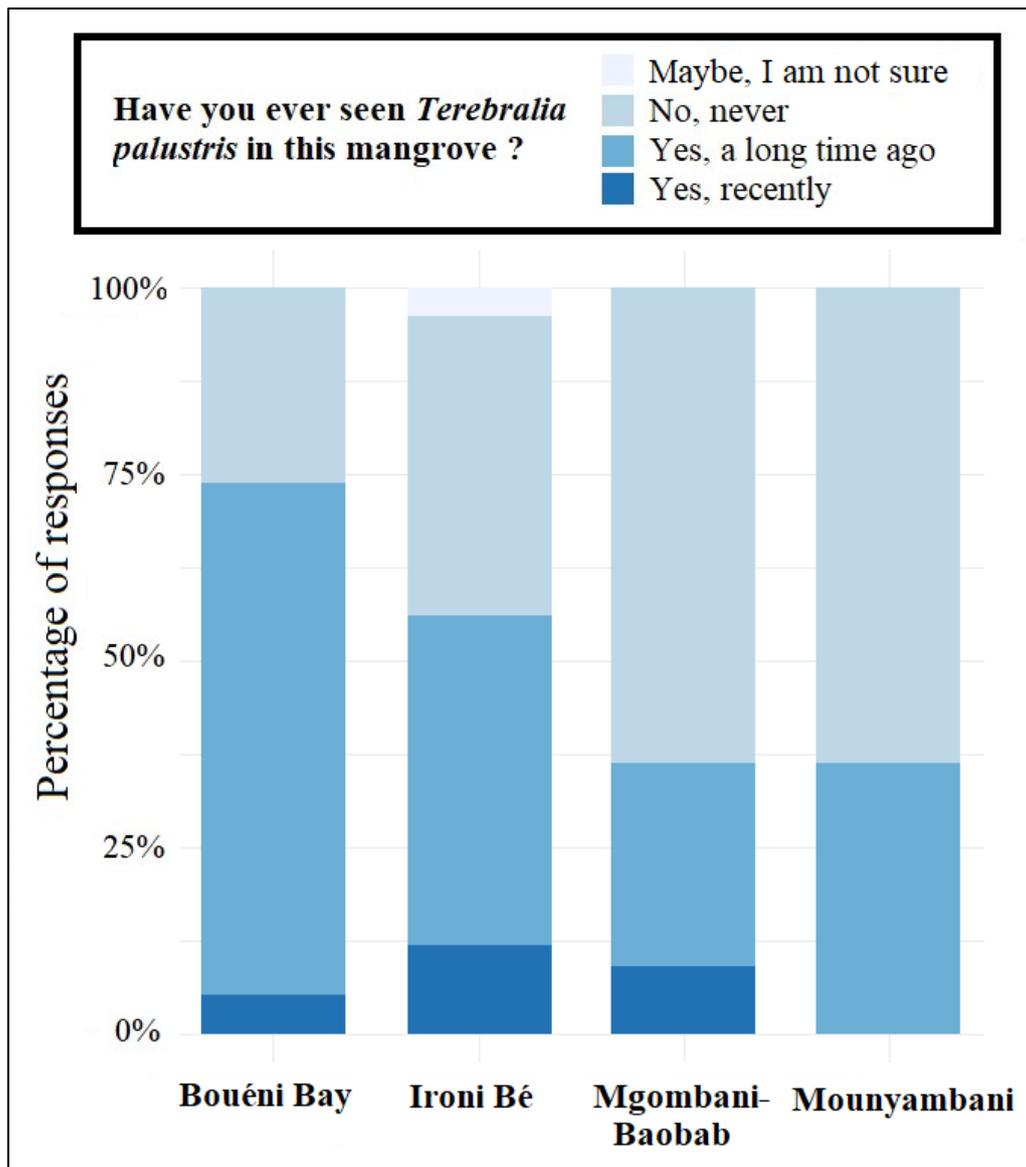
### 3.5 Some inconsistent stands

According to the model predictions by Random-forest, some mangroves emerge as being suitable for the presence of *T. palustris* while it was not observed during the 2021 field survey. This is the case of the mangrove of Kani Kéli, which has been estimated as mangrove of presence in 100% of the RF models. The mangrove of Soulou has also been estimated as a site of presence in 23% of the RF models. On the contrary, Dapani (30%), Longoni (100%), Majicavo Lamir (9%) were partly predicted as mangroves of absence of *T. palustris* and yet varying numbers of individuals were observed during the field survey. All other sites agree between the ground reality and the model predictions.

### 3.6 Results on past presence from the questionnaire survey

The questionnaire was completed by 203 inhabitants living near the four targeted mangroves (77 for Mgombani-Baobab, 60 for Ironi Bé, 39 for Bouéni Bay and 27 for Mounyambani). Most respondents were between 30 and 49 years old (53.2%) with a majority of women (57.6%). People over 50 years old were significantly overrepresented among those with knowledge of *T. palustris* (53.7%) (Chi<sup>2</sup> test,  $\chi^2 = 10.64$ ,  $df = 2$ , p-value < 0.005). A large part of the respondents frequenting the targeted mangroves recognize *T. palustris* (50.8%) (**Figure 7**). It is impossible here to identify whether surveyed people who do not recognize *T. palustris* do so because the species is really absent from the mangrove they frequented, because users do not explore specific areas of presence, or because they do not pay attention to the species. Thus, to evaluate the presence or not of *T. palustris* in the targeted mangrove, within respondents who recognize *T. palustris*, we compared those who could locate it in the targeted mangrove from those who could not.

More respondents reported having seen *T. palustris* in the mangroves of Bouéni Bay (14 *versus* 5) and Ironi Bé (14 *versus* 11) than not (**Figure 7**). Finally, more respondents reported the absence of *T. palustris* in the mangroves of Mounyambani (4 *versus* 7) and Mgombani-Baobab (8 *versus* 14). It should be noted here that for Mounyambani, we had difficulty finding people who had lived in the village for more than 5-10 years.



**Figure 7:** Percentage of response (n = 77, response rate = 100%) of respondents who recognize *Terebralia palustris* to the question “Have you ever seen *T. palustris* in this mangrove?”

## 4. Discussion

The presence of *Terebralia palustris* in Mayotte remained very little documented and its detailed distribution at the scale of all mangrove units on the island was not known before. This survey of the 29 mangroves of Mayotte showed that this species was present in 13 of them, all but two presence sites being on the northern and eastern coasts.

Surprisingly, throughout the distribution range of *T. palustris*, there is a lack of information regarding factors explaining its presence or absence on a larger scale than a mangrove unit.

Previous studies have described the habitat of *T. palustris* in terms of environmental factors within a mangrove (e.g. FRATINI ET AL., 2004; PAPE ET AL., 2008). However, our study is the first one to account for the realized niche of the species on a larger scale (i.e. all the mangroves of Mayotte Island) by considering broader factors based on socio-ecological systems. Our results indicate that the environmental variables mainly influence its realized niche, while human-related factors have little influence at the studied scale.

#### 4.1 The importance of the ecological components of MSES

The results of the *Terebralia palustris* niche modeling indicate a higher influence of features specific to the ecological subsystem. The probability of encountering populations of *T. palustris* in a mangrove appears to be linked to the size and the quality (defined below) of the suitable habitat.

*T. palustris* is found in larger (2 to 1 ratio), wider (4 to 1 ratio) mangroves where the landward mangrove is also more developed (size and width of the landward mangrove being correlated with those of the total mangrove). Numerous studies have shown that small habitat size influences extinction risk by reducing carrying capacity (GRIFFEN AND DRAKE, 2008). However, it is difficult to explain the precise impact of these factors on species presence, as area may also indirectly correlate with other factors that directly affect species richness like habitat diversity, which is often assumed to increase in direct relation to area (KOHN AND WALSH, 1994).

In most cases, habitat heterogeneity increases with the size of the ecosystem, due to a greater variety of microhabitats (CONNOR AND MCCOY, 1979). Although mangroves are structurally simpler habitats, with a floristic homogeneity, they often display considerable structural and biogeochemical heterogeneity along intertidal gradients (ALONGI ET AL., 1992; LUGO AND SNEDAKER, 1974). So, the larger the mangrove, the more likely the complexity of the mangrove forest, which results for example from a higher variability in tree and canopy density, ground topography, or abiotic conditions. The percentage of surface occupied by monospecific habitats of *Avicennia marina*, as well as canopy closure, were found to explain the absence of *T. palustris* in the mangroves of Mayotte. Contrary to our initial assumption based on field observations, it is sometimes possible to find the gastropod agglomerated around *C. tagal* or *Lumnitzera racemosa* within the landward mangroves of Mayotte (field verifications). Stands of *A. marina* that are too dense and have canopies particularly closed limit the penetration of light necessary for biofilm development, but also for the development of smaller tree species

like *C. tagal*. *T. palustris* feeds on leaves of *A. marina*, *R. mucronata* or *C. tagal*, occasionally on propagules or root bark (FRATINI ET AL. 2004) but also on organic matter and biofilm that can be found in more topographically diverse areas (GONTHARET ET AL., 2014). The species needs a sufficiently heterogeneous habitat to develop, which can be explained by a variety of trophic requirements, including those limiting the competition with crabs of different diets. In addition, the snail could also be found on the edge of the salt pans of some sites. These hypersaline areas are nearly devoid of trees (LEBIGRE, 1983), providing little or no shade and litter. The resources that *T. palustris* finds in this habitat have not been clearly established, but it is highly probable that it feeds exclusively on biofilm. The presence of the species in these treeless areas also contributes to the unexpected result that the species tends to be absent from mangroves dominated by closed canopies. Moreover, differences in elevation of the landward mangrove cannot be used to explain the exclusive presence of the species in the upper part of the shore in Mayotte to further characterize the species' niche. At the scale of several relatively small mangroves that share a common socio-ecological context, the niche of *T. palustris* remains complicated to define when based on parameters that interact at different spatial scales such as canopy closure or elevation on the shore. Further characterization implies studying the effects of these factors at the scale of the habitat.

Hydrodynamic variables had small (sea distance, which correlates with mangrove width) or no (fetch) influence on the presence of *T. palustris* in mangroves. The species is found in mangroves with the greatest distance between landward mangrove and the sea. The energy of the waves arriving in landward mangrove is thus more attenuated, through the friction of the sedimentary bottom and the resistance generated by the mangrove trees, favoring the deposition and accumulation of fine sediments (MAZDA ET AL., 1997B). Finer mud particles have a greater capacity to adsorb organic matter, enabling the species to find more food resources (PENHA-LOPES ET AL., 2009). Furthermore, the species requires a low-hydrodynamic environment for its continued movement and feeding at high tide (FRATINI ET AL., 2001). Finally, low hydrodynamics are needed to limit the resuspension of microalgae and avoid strong leaching of the litter on which *T. palustris* feeds.

On the contrary, it is interesting to note that *T. palustris* is relatively absent from mangroves on the west and south coasts of the island, which are undergoing significant surface erosion, especially due to the joint effect of hydrological conditions and exposure to swell and waves (JEANSON ET AL., 2014). These surface losses under the influence of local hydrodynamics could also explain the distribution of the species on the island. Yet, *T. palustris* is only found in the

landward mangrove in Mayotte, not subjected to the negative influence of this local hydrodynamic. Instead, we should be interested in the temporal dynamics of this habitat rather than the mangrove as a whole. Further studies should thus test the effect of the landward mangrove surface dynamics in future models.

Connectivity features did not have much influence in our *T. palustris* distribution model. The distribution of the species observed in the field revealed an apparent opposition between the two sides of the island, with an almost total absence on the west coast (**Figure 3**), where there are only a few small, isolated areas of presence. *T. palustris* has a free-swimming larval stage (RAO, 1938) but its duration is still unknown. *Cerithidea rhizophorarum*, another gastropod of the Potamididae family, has a planktonic larval life estimated between 12 and 20 days (KOJIMA ET AL., 2006). According to the phylogeographic study of *T. palustris* populations in the western Indian Ocean, connections exist between populations in western Madagascar, Kenya and Tanzania (RATSIMBAZAFY AND KOCHZIUS, 2018), suggesting that larval lifespan is not limiting for the colonization of nearby mangroves in Mayotte. However, the mangroves of Tsingoni and Bouéni Bay resulting in a presence of the species on the western coast of the island (**Figure 3**) are relatively isolated from the other mangroves of presence, which could be explained by (1) oceanographic barriers within the lagoon and/or by (2) the inability of these mangroves to act as sources for neighboring mangroves. The lack of detailed knowledge on the circulation within the lagoon and the potential presence of oceanographic barriers does not allow us to conclude on this point. The recent modeling of the hydrodynamics of the lagoon of Mayotte (Parc Naturel Marin de Mayotte, *pers. comm.*) should help unravel connectivity between mangroves around the island. Either or both of these hypotheses could explain the case of the mangroves of Soulou and Kani Kéli, two mangroves of absence predicted by the simulation as favorable habitat zones on the western and southern part of the island (**Figure 3**). The mangroves of Tsingoni and Bouéni Bay are favorable habitat zones where the species is confined to very small areas with only a few individuals, which can be missed during the field survey. This happened at Tsingoni, where a small population was only found during a second visit on site, and Bouéni Bay, where scattered patches were found thanks to the LEK/SM survey. In both cases, these populations are extremely narrowly distributed (~ 0.1 ha) as compared to the landward mangrove area (6.4 and 33.7 ha respectively). This low presence can be explained either by the fact that these mangroves are no longer supplied by old sources, or that they are no longer capable of containing larger populations due to other factors. The hypotheses raised here need to be clarified by studying the genetic diversity of the species at the island scale.

## 4.2 The limited effects of societal components of MSES

In our study, land use variables had little role in explaining the distribution of the species. In fact, *T. palustris* was found to be present both on sites where urban influence is considered the highest (e.g. Tsoundzou-Passamaïnti or Badamiers) and the lowest (e.g. Dapani or Hajangua-Iloni), illustrating the low influence of the degree of urbanization and soil permeabilization of the watershed through the considered human occupation-related variables.

Across its range, responses of *T. palustris* to the effects of urbanization vary according to the context. *T. palustris* is known to disappear when human sewage pollution is too high (CANNICCI ET AL., 2009; MACHIWA AND HALLBERG, 1995). Studies in mesocosms revealed that *T. palustris* have a high tolerance to severe sewage inputs but showed that the species is still stressed by low sewage concentrations (~ 20%), resulting in reduced growth and behavioral changes (PENHA-LOPES ET AL., 2010). Over time, the hypoxic conditions created by this anthropogenic pollution lead to a reduction in reproductive capacities (CHEUNG ET AL., 2008) and a potential decline in populations. Considering the aforementioned literature background, the lack of influence of urbanization through the chosen indicators in our study is not so surprising. Pollution in the mangroves of Mayotte can be of industrial, agricultural, automotive or domestic origin. Contaminations from effluents vary both as a function of the system and of the properties of the effluents (BRANOFF, 2018). Mayotte watersheds are relatively small, with little to no industries, subsistence farming for the most part, and urbanization mostly localized along the coastline (**Figure 1**). Agricultural pollution is mainly due to the uncontrolled use of pesticides in Mayotte. In addition, the wastewater treatment system in Mayotte is dysfunctional, which leads to the discharge of wastewater directly into the mangroves, resulting in excess nutrients and eutrophication (DE GRANDCOURT, 2016). Large sewage inflows tend to be restricted to specific areas and problems of excessive nutrient inputs are therefore more likely to explain localized distributions within mangroves. Indeed, *T. palustris* is generally not observed at the vicinity of wastewater outlets (R.B., personal observation).

Beyond anthropogenic inputs, humans can also affect coastal ecosystems through direct exploitation. Although *T. palustris* harvesting is increasing significantly in some parts of the world, such as Zanzibar (FRÖCKLIN ET AL., 2014), and recent shell middens were observed in Mayotte (field survey observations), the current use of *T. palustris* remains restricted to a small number of people in Mayotte (DUPONT ET AL. *IN PREP.*). During our inhabitant survey on mangroves of current absence, the species was mostly recognized by people over 50 years old,

which may reflect several aspects. Firstly, the species may have disappeared some time ago in the studied mangroves, not allowing the younger generations interviewed to recognize it. Secondly, younger generations may be less likely to frequent the mangrove than older generations. Indeed, harvesting of *T. palustris* for food or as bait for fishing is a decreasing practice in Mayotte (DUPONT, 2022) and is thus diluted in the total population, which invalidates the use of inhabitant density as a proxy for the degree of exploitation in our model. This current state of practice is unlikely to cause overexploitation currently. In the past, harvesting was more important in some mangroves (DUPONT ET AL. *IN PREP.*), which could explain, in combination with other processes, the current distribution of the species via the past disappearance of certain populations, later unable to be recolonized from other source populations.

Human influence on mangroves can induce destruction or fragmentation of all or part of *T. palustris* favorable habitat. Felling is an important threat to mangrove ecosystems, creating forest fragments too small to sustain viable populations and increasing "edge effects" (HARRIS, 1984). This process does not emerge in our study through societal proxies. Although it is possible to observe branches being cut occasionally, this practice has become scarce in Mayotte since it was banned in 1998 (LONGÉPÉE ET AL., 2021). Most of the major development work that has been responsible for the loss of mangrove area on the island took place in the early 2000s (port of Longoni, roads around Mamoudzou). Nowadays, deforestation pressures are due either to the illegal extension of villages (Bandrélé, Dembéni) or to agriculture (Dapani) on the landward mangrove (JEANSON ET AL., 2014). Nevertheless, residents living near mangroves have reported the destruction or degradation of habitat of *T. palustris* in the past, which has been linked to the disappearance of the species from these mangroves (DUPONT ET AL. *IN PREP.*). Despite the Random-forest model assigning the mangrove of Ironi Bé as non-favorable habitat, most people being familiar with *T. palustris* reported the presence of the species in the past. The construction of a road on a bush track through the mangrove of Ironi Bé in the 1980s increased habitat fragmentation and pollution from road traffic, which has potentially negatively impacted this population over the years. The disappearance of *T. palustris* within a mangrove is complex and requires a site-specific examination including a deeper questioning of SM on the evolution of *T. palustris* and the evolution of the mangrove.

### 4.3 Inconsistencies between predictions and field evidences

Random-forest modeling identified sites where the presence/absence of *T. palustris* disagreed with field evidence. Two different configurations are encountered here: actual presence sites predicted as unfavorable habitat and actual absence sites predicted as favorable habitat.

Three mangroves of actual presence of *T. palustris* were mostly predicted as mangroves of absence. These sites seem indeed to differ from other mangroves of presence, characterized either by very small, hardly detectable patches of *T. palustris* (Longoni and Dapani), or by an absence of adults (Majicavo Lamir). Closer examination of the "small patch site" configuration reveals the percentage of landward mangrove surface occupied by *T. palustris* is very low (less than 3% compared with an average  $18.1 \pm 27.7\%$  for the remaining mangroves). These two mangroves have experienced major declines, including from their landward part, between 1950 and the present day (JEANSON ET AL., 2019). It is possible that these former areas, which have now disappeared, were favorable and provided habitat for the species in the past. In Majicavo Lamir, the prolonged absence of adults (observations made at 8-month intervals during the study period) suggests that the juveniles found on this site likely originate from another population through a "source-sink dynamics" process (PULLIAM, 1988). Young *Avicennia marina* trees were observed in the field, which would seem to show an expansion of the landward mangrove and then of the favorable habitat of *T. palustris*. It is possible that the colonization of this site is relatively recent (less than 10 years based on the time it takes to reach adulthood: see WELLS AND KEESING, 2019), in line with increasingly favorable conditions.

LEK provide valuable information to understand species occurrence and habitat use for elusive or hard to observe species (e.g. BEAUDREAU AND LEVIN, 2014). LEK are held by regular and frequent environmental observers who, unlike a one-time scientific survey, are integrated in terms of space and time (THORNTON AND SCHEER, 2012). The study of LEK on past distribution by the SM provides a more complete understanding of biogeographic changes and evolution of species over time, especially in poorly studied zones (AZZURRO ET AL., 2019). In our case, future studies could rely on LEK retained within the SM from all the mangroves of the island to ensure a comprehensive report of very small areas of current presence. Additional evidence of past presence of the species would further refine the modeling of its past niche, thus improving predictions of its future distribution under various management and conservation scenarios. In particular, questioning the LEK of the inhabitants living in the vicinity of the mangroves discussed above for which there is a disagreement between the presence/absence observed and

predicted could serve two purposes. On the one hand, in mangroves of absence identified by the model as favorable, LEK could help verify the current absence and potential past presence thus improving our understanding of the factors limiting the dynamics of the species' distribution. On the other hand, it would be a question of evaluating the temporal evolution of the distribution in the “model-unfavorable but presence” mangroves in order to understand whether the species' abundance has decreased following a loss of habitat. Finally, it would also be interesting to conduct participatory mapping workshops with local residents to establish the link between the species' distribution and the state of the habitat, based on old aerial images of the evolution of the landward mangrove over the last few decades.

## 5. Conclusion

In this study, we intended to implement a comprehensive approach to SDM by considering the question of *T. palustris* distribution at the scale of Mayotte Island through the prism of the social-ecological system. Since the mangrove ecosystem and society are interdependent and as humans can influence species' distribution through means that are not reflected by environmental variables, we believe that this approach is promising to understand the distribution of species in anthropized systems.

In Mayotte, *Terebralia palustris* is only located in the landward mangrove, i.e. high on the shore, contrary to other places in its range where it is present in the mangrove in its entirety (e.g. FRATINI ET AL., 2004 or NISHIHIRA ET AL., 2002). At the scale of the island, the realized niche of *T. palustris* in Mayotte appeared to be mostly explained by environmental variables, and little by human-related drivers as defined for this study. The gastropod is mainly found on large and wide mangroves where the landward mangrove is relatively well developed, where *A. marina* is not the only species of mangrove tree. This stresses the interdependencies between large, heterogeneous mangrove forests and animal populations inhabiting mangroves in Mayotte. Beyond the specific case of *T. palustris*, complex and heterogeneous habitats are known to host higher biodiversity and more resistant and resilient assemblages, and should be considered as conservation targets in mangrove conservation and restoration (LEUNG, 2015). Even though societal features were not found to significantly affect the presence/absence of *T. palustris* at the scale of the island, this result is likely scale-specific. Human influence is diverse and can be localized within mangroves, and induce small-scale consequences on the populations of *T. palustris*. Such small scale effects were not assessed in the present study. Ecological patterns result from the interaction of various drivers, each one operating at a

specific spatial and temporal scale, and generating a pattern that can be expressed at another scale (LEVIN, 1992). Consequently, although environmental variables considered here explained significantly the distribution of *T. palustris* at the island scale, inferring human influence might have involved addressing this topic at a finer spatial scale. It therefore seems necessary to study its distribution within mangroves to gain a complete understanding of its realized niche, and thus to change the scale of study within the SES.

Our approach can be adapted and used to study and predict the effects of future changes in MSES on the species distribution over a given area. The future pressures of habitat loss resulting from natural or anthropogenic causes on a spatially and temporally dynamic area like Mayotte should be assessed to understand the future distribution of a key species of the mangrove ecosystem. In some parts of the world, such as South Africa, populations of *T. palustris* have been declining over the past three decades (RAW ET AL., 2014). The present approach could be developed and adapted to such sites, thus contributing to identifying the causes of the species' disappearance at a local level. Although this would require substantial fieldwork and would involve apprehending other variables, further comparisons of different configurations along the East African coast would help identifying the mechanisms at the scale of different MSES (more urbanized or less urbanized) that influence the presence of the species in an area that appears to be genetically connected (RATSIMBAZAFY AND KOCHZIUS, 2018).

Finally, it was shown that the contribution of LEK retained within the SM has been essential in determining the presence of the species on sites of low presence. The presence being well known to some experts indicates that the presence is not anecdotal. In addition, relying on SM has made it possible to access information on the temporal dynamics of a species' distribution in an area and period with scarce and missing data respectively. The combined approach of scientific survey and inhabitant observation of the species and knowledge of the sites is relevant and complementary to understand the changes in distribution over time.

## **Acknowledgments**

The authors are thankful to all questionnaire respondents who accepted to participate in this study. Additional thanks to Faïka Ahamed Moussa and Moïse Halifa for their translations in the field during interviews.

This work was carried out as part of R. B. PhD thesis, funded by the ‘Office Français de la Biodiversité’, the ‘Centre Universitaire de Formation et de Recherche de Mayotte’ and the ‘Université de Bretagne Occidentale’. It was also supported by a grant from the ‘Fondation de France’ (2018 E-00077998) and the ‘Conservatoire de l’espace littoral et des rivages lacustres’ to the ARESMA project.

## **Author Contributions**

CG, GS and EL were responsible for the development, conceptualization and supervision of the project, with a higher focus of GS on the ecology, EL on both the social sciences and the interdisciplinary framework, and CG for the ecology and interdisciplinary framework. Material preparation and ecology fieldwork were carried out by RB with YM and CG. Mapping analysis was carried out by RB with support from FL. The survey protocol was drawn up and implemented in the field by LD with the help of EL and RB. All statistical analyses were performed by RB. The first version of the manuscript was written by RB, and all the authors corrected earlier versions of the manuscript. All authors read and approved the final manuscript.

## **Conflict of Interest Statement**

The authors have no known conflicts of interest to declare.

## 6. Appendices

Appendix SA1: Survey questionnaire conducted in 2022 on mangroves where *Terebralia palustris* is absent during the field sampling effort of 2021. The questions used in this study were part of a larger questionnaire aimed at understanding changes in the distribution of *T. palustris* in these mangroves as well as better defining the LEK on the species and the profile of the knowledge holders.

ID:

Date:

Location:

Investigator's name:

Language:

Translator's name:

External contribution:

Protocol: Survey questionnaire on mangroves where *Terebralia palustris* is absent during the field sampling effort of 2021

### I. Information about *Terebralia palustris*

[Show shells of *Terebralia palustris* (adult + juvenile)]

- 1) Do you recognize this shell?       Yes       No
- 2) Have you ever seen this species in the mangrove near your village?
  - Yes, recently
  - Yes, a long time ago
  - No, never
  - Maybe, I'm not sure

Complementary information: \_\_\_\_\_

### 2) Information about the respondent

Respondent gender:       Woman       Man

- 1) How old are you?      \_\_\_\_\_ years old
- 2) Do you live in this village?       Yes: since \_\_\_\_\_       No

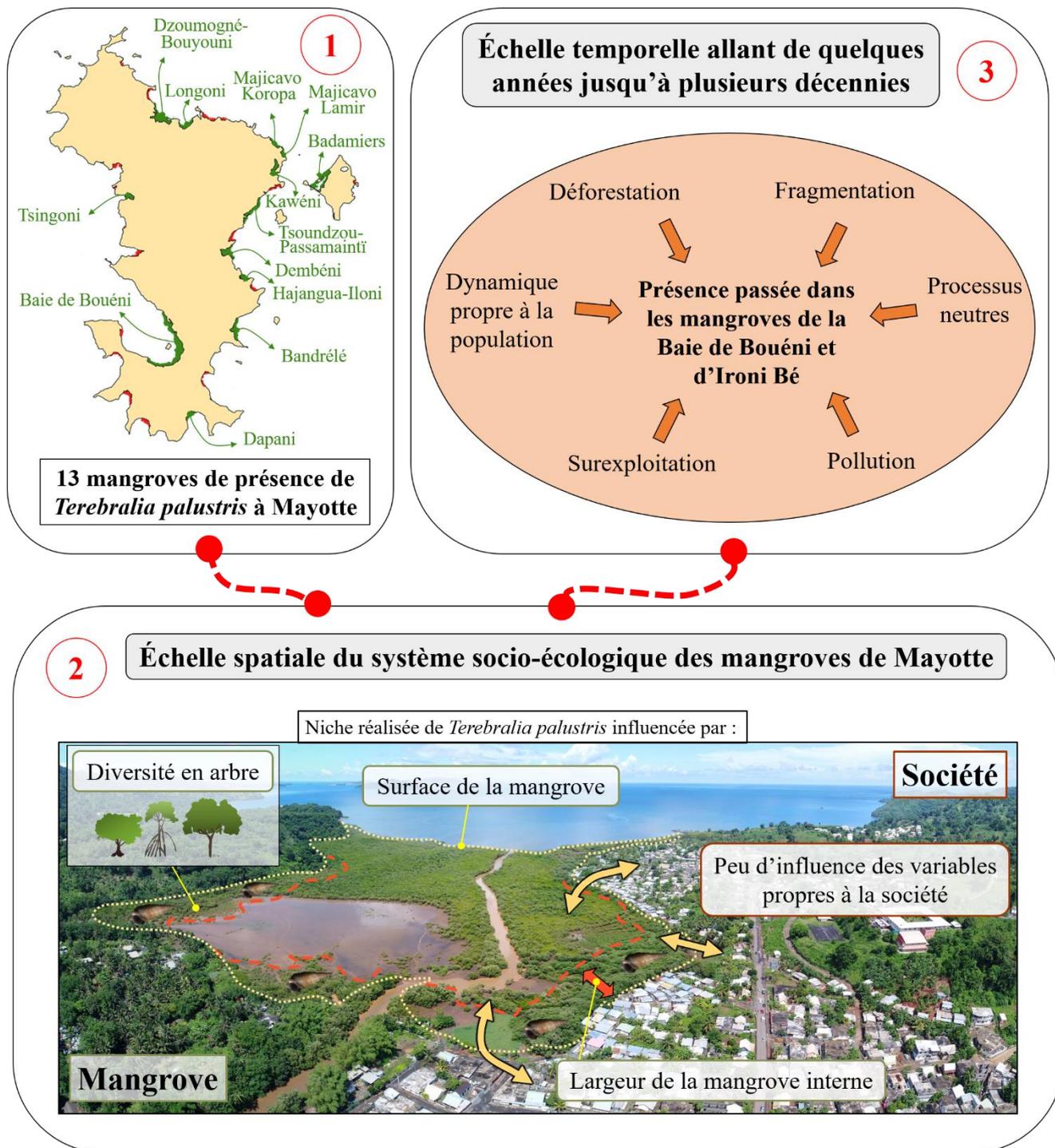
→ If no, what is your relationship with this village? \_\_\_\_\_

- 3) Have you been in or near the mangroves in your village?
  - Yes, in the last 12 months
  - Yes, a long time ago
  - No, never



## PRINCIPAUX RESULTATS

Ce chapitre de thèse a permis dans un premier temps de détailler la distribution de *T. palustris* à l'échelle de Mayotte. En 2021, le gastéropode était présent dans **13 mangroves sur les 29** de l'archipel. De manière assez surprenante, sa distribution était assez hétérogène géographiquement avec peu de mangroves de présence sur la face Ouest de l'île de Grande Terre. L'étude des paramètres liés aux SSEM a mis en avant une **influence plus importante des données propres aux mangroves** par rapport aux données propres à la société mahoraise sur la présence de *T. palustris*. La complexité et **l'hétérogénéité de la mangrove interne** semble jouer un rôle important dans ce processus. La nature, la fréquence ainsi que l'intensité des perturbations anthropiques à l'échelle étudiée semblent être insuffisantes pour agir sur la présence ou l'absence de l'espèce dans une mangrove précise. Cependant, ces perturbations peuvent **agir à une échelle plus fine** et intervenir sur la présence ou l'absence de l'espèce dans certaines zones plus localisées à l'intérieur de la mangrove. De plus, l'étude des SEL à travers la mémoire sociale des mahorais a montré que **l'espèce avait disparu de la mangrove d'Ironi Bé et d'une partie de la mangrove de la Baie de Bouéni** pour des raisons liées semble-t-il à de la fragmentation voir de la perte totale de son habitat par le passé. L'étude des SEL a permis d'obtenir des informations sur les distributions passées de l'espèce et propose ainsi un outil riche pour remonter le temps et obtenir des informations détaillées dans des environnements où les données scientifiques sont peu ou pas développées.



**Figure 17 :** Principaux résultats obtenus lors de l'étude de la distribution de *Terebralia palustris* à l'échelle de Mayotte en ayant pour cadre d'étude le système socio-écologique des mangroves de Mayotte.

# Chapitre 2 : Distribution spatio-temporelle de *Terebralia palustris* au sein des mangroves de présence de l'espèce à Mayotte



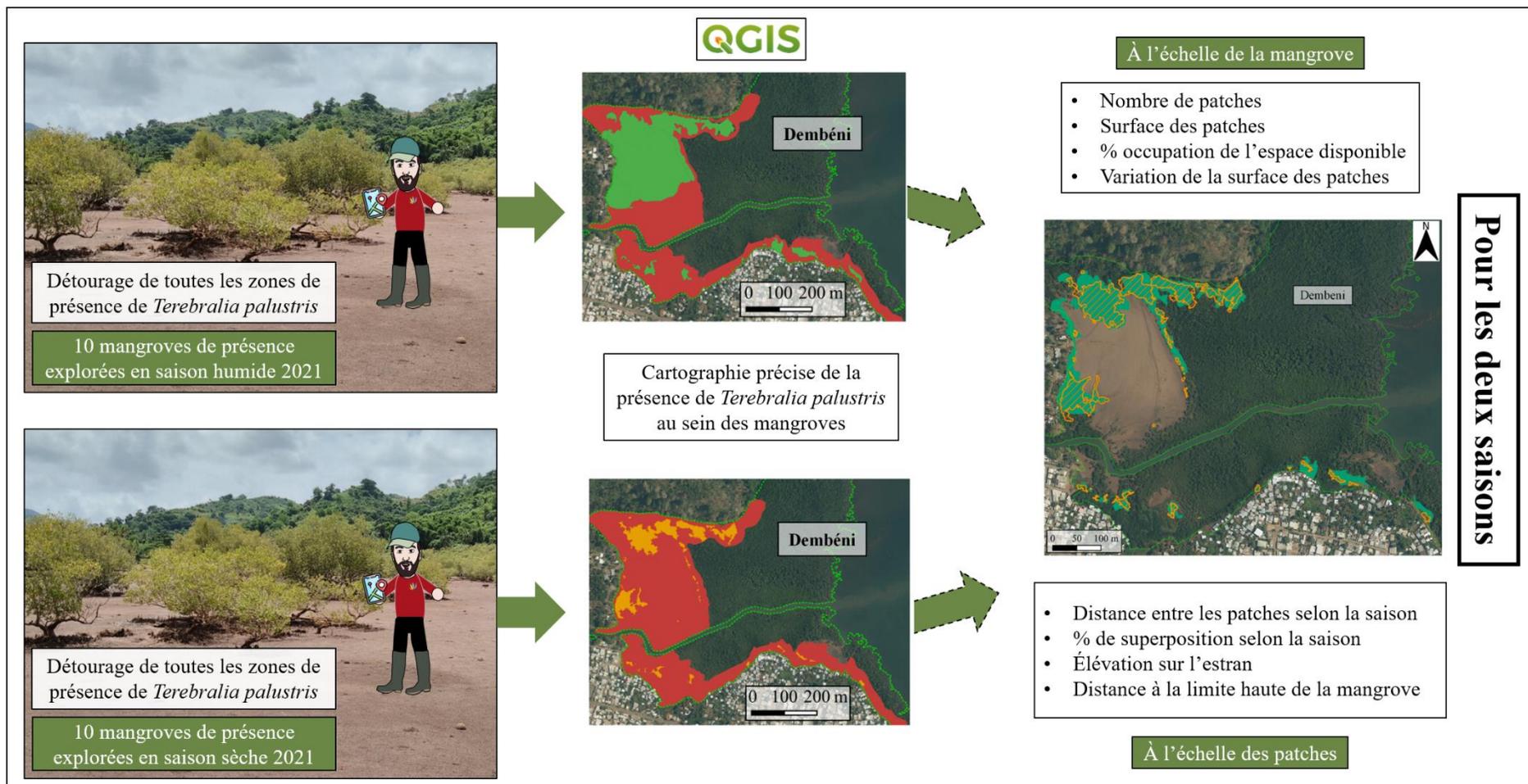
Y. Mercky – mangrove de Dombéni – 2023

Le premier chapitre focalisé sur l'échelle de Mayotte a permis de caractériser la présence de *Terebralia palustris* dans 13 mangroves, essentiellement expliquée par des facteurs propres aux mangroves (taille, largeur, et diversité de l'habitat). Cependant à l'intérieur d'une mangrove, **l'espèce n'est pas retrouvée dans son intégralité**. Il m'a alors paru important de comprendre comment ce gastéropode est réparti au sein des mangroves. Ainsi, ce chapitre ne se focalise plus sur l'occurrence (présence/absence) de l'animal à l'échelle de l'archipel de Mayotte mais plutôt sur sa distribution précise dans les mangroves de présence et cherche donc à établir une **comparaison spatiale entre ces mangroves** en étudiant sa **distribution plus finement** à l'intérieur de celles-ci. De plus, comme il s'agit d'une espèce **mobile**, pouvant être active à marée haute comme à marée basse (VANNINI ET AL., 2008), il est possible que des **déplacements** aient lieu au sein d'une même mangrove, surtout entre deux saisons où les conditions environnementales sont fluctuantes. Ainsi, j'ai également réalisé une **comparaison temporelle de la distribution** de l'espèce au sein des mangroves de présence afin de caractériser **l'effet des saisons**. Le détournement des zones de présence de l'espèce au sein des mangroves a donc été réalisé à la fois lors de la saison humide et de la saison sèche de 2021.

Ce chapitre cherche donc à comprendre la distribution de *T. palustris* au sein des mangroves de présence à Mayotte, à comparer les différentes configurations de présence que l'archipel de Mayotte procure, et à caractériser l'effet de la saison sur cette distribution en répondant à deux grandes questions présentées ci-dessous :

- Comment *Terebralia palustris* est distribué au sein des mangroves de Mayotte ?
- Est-ce qu'une tendance saisonnière semble pouvoir expliquer cette distribution ?

# MÉTHODOLOGIE



**Figure 18** : Protocole méthodologique réalisé au cours de ce chapitre 2 à l'échelle des mangroves de présence de *Terebralia palustris* en saison humide (verte) et sèche (orange) 2021.



# Heterogeneous and patchy distribution of *Terebralia palustris* within the landward mangroves of Mayotte (Indian Ocean, France)

**Brosse Rémi** <sup>1,2\*</sup>, **Golléty Claire** <sup>2,3</sup>, **Mercky Yann** <sup>2</sup>, **Schaal Gauthier** <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France

<sup>2</sup> Centre Universitaire de Mayotte (CUFR), 97660 Dombéni, Mayotte, France

<sup>3</sup> MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, IFREMER, IRD, Montpellier, France

\* Corresponding author: [remi.brosse020@gmail.com](mailto:remi.brosse020@gmail.com)

# 1. Introduction

Understanding species distributions, and influencing factors, has been a major focus of interest in ecology for decades, leading to the emergence of many theories. Niche theory (*sensu* HUTCHINSON, 1957) emphasizes that species not only respond to environmental variations, but actively participate in them (PULLIAM, 2000). Each species occupies its own fundamental ecological niche linked to its habitat, food preferences, activities and relationships with the environment (HUTCHINSON, 1957). Metapopulation theory (*sensu* LEVINS, 1969) considers that the landscape for a species is a set of habitat patches surrounded by a non-propitious matrix (LEVINS, 1969). Neutral theory (*sensu* HUBBELL, 2001) emphasizes the importance of stochastic processes in the structure of ecological communities. These theories all attempt to explain the distribution of species by dealing with aspects of ecology that may be different but not discordant.

Habitat heterogeneity has been highlighted to explain differences in species diversity in ecology, whether expressed on a landscape or global scale (STEIN ET AL., 2014). In fact, habitat heterogeneity acts to increase environmental gradients, the amount of habitat type, and structural and resource complexity (TEWS ET AL., 2004). These effects should make more space available for ecological niches and allow the exploitation of greater environmental resources, contributing to the coexistence of several species (TEWS ET AL., 2004). Heterogeneous zones are also more likely to provide shelter and refuge from adverse conditions that favor the persistence of species (e.g. see FJELDSÅ ET AL., 2012).

In the case of mangrove ecosystems, at the interface between land and sea, environmental conditions are highly fluctuating due to tides, soil type and salinity (AUGUSTINUS, 2004; KATHIRESAN AND BINGHAM, 2001). Despite their adaptations to the highly variable environmental conditions in these ecosystems, the different mangrove tree species are heterogeneously distributed on the shore according to their ecological preferences, which induces a zonation across the mangrove according to the tolerance of each species to environmental conditions (SMITH III, 1992). Mangrove tree species thus form mono- or pluri-specific bands, generally parallel to the coastline and/or rivers and channels (SNEDAKER, 1982). Mangrove tree species also display different morphological adaptations, such as prop-roots, pneumatophores or other types of aerial roots. This variability in mangrove tree composition will thus lead to significant vegetation environmental heterogeneity (*sensu* STEIN ET AL., 2014) within the mangrove landscape: the mangrove is thus a mosaic of different habitats along the

intertidal gradient but also within the various zones. The physical structure of mangrove vegetation, thanks to its canopy and roots, can provide cooler, wetter conditions with shade that ameliorate conditions favorable to the mangrove benthic faunal community (KON ET AL., 2010).

*Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) is a gastropod associated with mangroves in the western Indo-Pacific. Its distribution within its favorable habitat is still somewhat unclear, different studies leading to contradictory results. It seems to be context-dependent, being found both throughout the whole mangrove (e.g. in Kenya within *Avicennia marina* stands and *Rhizophora mucronata* stands interspersed with a few *Ceriops tagal* trees: FRATINI ET AL., 2004; or in Japan within both *A. marina* stands and *Rhizophora stylosa* mixed with *Bruguiera gymnorrhiza* stands: NISHIHIRA ET AL., 2002) or localized only within the landward mangrove (predominated by *R. stylosa* and *A. marina* in Australia: WELLS AND KEESING, 2019) or the seaward mangrove (dominated by *A. marina* stands; in Mozambique: PENHA-LOPES ET AL., 2009). However, references to its distribution in these portions of mangroves are limited both in terms of spatial and temporal scales. No study has yet been carried out to establish the precise environmental composition specific to *T. palustris*, on the scale of the Indian Ocean, in terms of elevation on the shore crossed with the dominant mangrove tree species.

In Mayotte (France, Indian Ocean), the species was found within 13 mangroves on the archipelago in 2021, on the upper part of the mangrove within the landward mangrove dominated by *Avicennia marina* (chapter 1). A study of the factors influencing its presence or absence at the scale of socio-ecological systems showed the important role of habitat heterogeneity through the mangrove tree diversity and the canopy closure (chapter 1). In fact, *T. palustris* is absent from mangroves where stands are dominated exclusively by monospecific habitats of *Avicennia marina*, and where the canopy is relatively closed (chapter 1).

The vegetation environmental heterogeneity of the landward mangrove thus explains the presence of the species across different mangroves, but does this mean that the species is distributed uniformly over this landward mangrove? What is the degree of patchiness of its distribution, how variable is this patchiness with season and how variable is this pattern across sites? The aim of this study is therefore to characterize the distribution of *Terebralia palustris* within the landward mangroves of Mayotte, and to identify some of the factors that might explain its distribution. We studied how the species occupies the landward mangrove on the scale of the Mayotte archipelago, by comparing mangroves where the species is present (10 studied mangroves) with potentially different environmental conditions. In addition, as the

distribution of the species could change between two consecutive seasons due to variable conditions, sampling was carried out both during the wet and dry seasons of the same year to test the effect of seasonality on the species' distribution.

## 2. Methodology

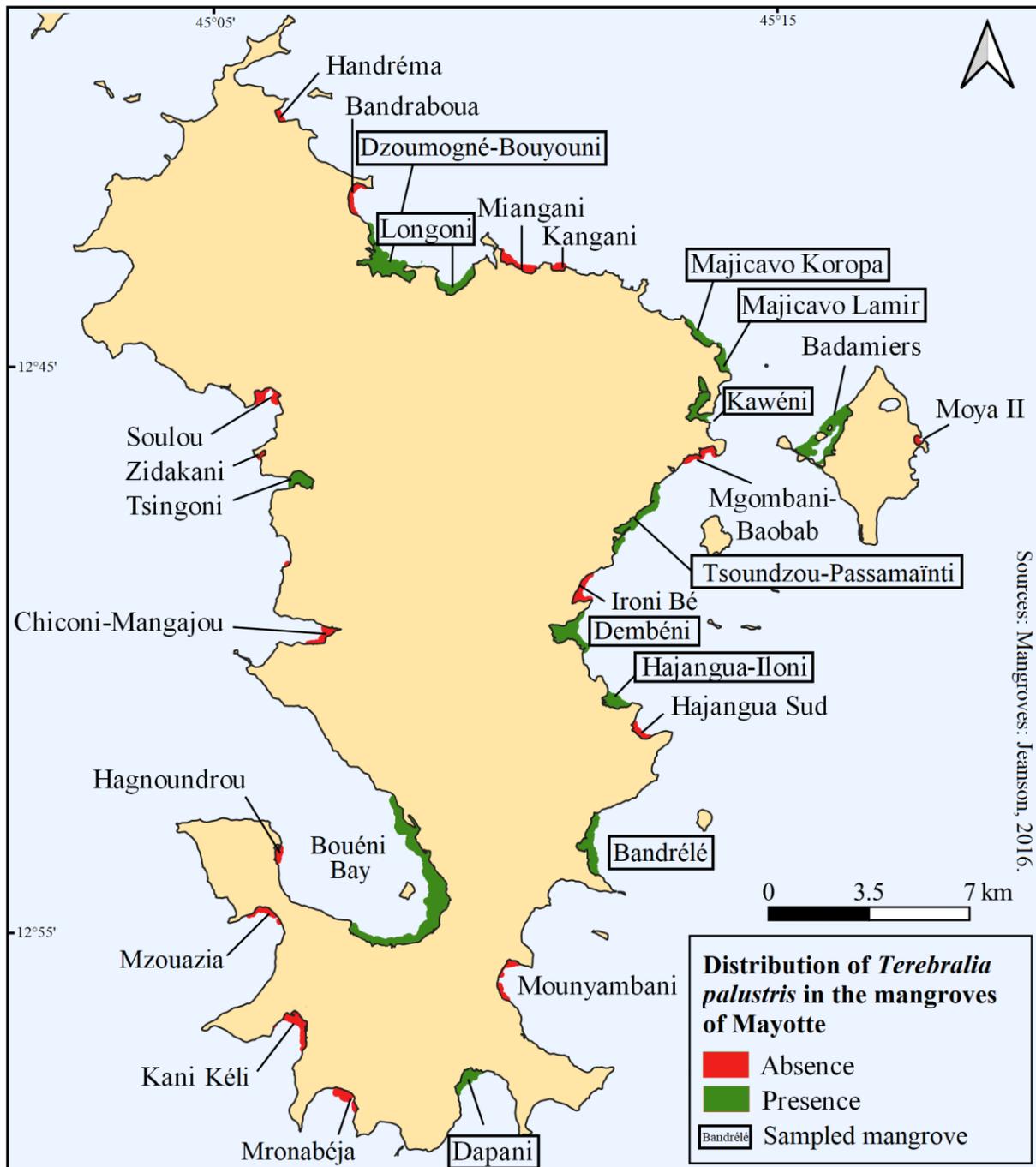
### 2.1 Study area

The Mayotte archipelago (Indian Ocean, Comoros Archipelago) comprises two main islands and some twenty islets in a vast lagoon located in the northern part of the Mozambique Channel. The climate is tropical, with two seasons: hot and humid from November to April, and dry and cooler from May to October. The tidal cycle is semi-diurnal, with a maximum tide amplitude of 4 m in spring tide.

In Mayotte, mangroves are distributed over 29 units of more than 1 ha all around the archipelago (**Figure 1**) (JEANSON ET AL., 2019). These mangroves are characterized by the presence of 8 species of mangrove trees forming a facies structure distributed in three bands: the seaward mangrove, dominated by *Sonneratia alba*, the central mangrove, structured mostly by *Rhizophora mucronata* and then the landward mangrove, more diverse in terms of microhabitats and assemblages, although largely dominated by *Avicennia marina* (see LONGÉPÉE ET AL., 2021 for more details). *Terebralia palustris* is found exclusively within the landward mangroves of Mayotte on the higher elevation on the shore (above high neap tides: BROSSE, 2019). *T. palustris* is present in 13 of the 29 mangrove units of Mayotte (**Figure 1**) (chapter 1).

### 2.2 *Terebralia palustris* data sampling

The sampling effort focused on 10 of the 13 mangroves where *T. palustris* is present, in the landward part (flooded by spring tides or only during exceptional tides) (**Figure 1**) during wet season (February to April) and dry season (August to September) of 2021. The exploration was carried out by two people positioned about ten meters apart, surveying the entire landward mangrove in parallel so as not to miss any presence of the species. As soon as a presence patch was encountered, it was mapped using a mobile Mapper, enabling a georeferenced line to be drawn directly in the field.



**Figure 1:** Location of the 10 mangroves explored (framed in black) in the dry and wet season of 2021, in the context of the archipelago of Mayotte (France, Indian Ocean).

### 2.3 Mapping analysis

For each season, each presence patch was represented on a map, and the number of patches per mangrove and the surface area of each patch were calculated using QGIS 3.10 LTR (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2020). Based on these data, it was possible to calculate the percentage of occupation of the suitable area (landward mangrove) by the species. Landward mangrove areas

of each unit (in m<sup>2</sup>) were calculated directly on QGIS by adapting and updating the polygons of mangrove habitats created during the mapping of the natural habitats of the mangroves of Mayotte (CREMADES, 2010). The coefficient of variation of patch size by mangrove and season was also calculated.

The percentage of patches covered between the dry and wet seasons was calculated using the following formula:

$$\% \text{ shared surface} = \frac{\text{shared surface}}{(\text{dry surface} + \text{wet surface} - \text{shared surface})} \times 100$$

Finally, the centroid of each patch was plotted using the geometry tool of QGIS. The distance between centroids of the same patch between the wet and dry seasons was then calculated. The elevation on the shore of these centroids was computed from the BDALTI MNT (IGN, 2013) on QGIS. The distance between these centroids and the upper limit of the mangrove (terrestrial domain) was measured manually on QGIS on the axis parallel to the intertidal gradient.

## 2.4 Data analysis

All data were analyzed on R (R CORE TEAM, 2022). For each variable, a Shapiro-Wilk test and a Levene's test were performed to test the normality and homogeneity of variances respectively, which are prerequisites for a subsequent parametric test using these data.

At mangrove scale, Paired Wilcoxon tests were performed to test the differences between seasons regarding the number, the size of patches, the variation of the size within a same mangrove and the percentage occupancy of *T. palustris*. To test the null hypothesis of absence of correlation between these variables and the areas of mangrove or landward mangrove from chapter 1, a Pearson's test or a Kendall's test were carried out depending on the conditions tested previously.

At patch scale, differences in distribution of *T. palustris* in terms of elevation and distance from the upper limit of the mangrove among seasons (wet and dry) nested within sites (10 surveyed sites) were compared using permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) using the "adonis2" function of the "vegan" package (OKSANEN ET AL., 2022) followed by a Wilcoxon pairwise test to characterize the identified differences. Kruskal Wallis tests were used to compare differences between sites in centroid distance and percentage of overlap between patches of both seasons.

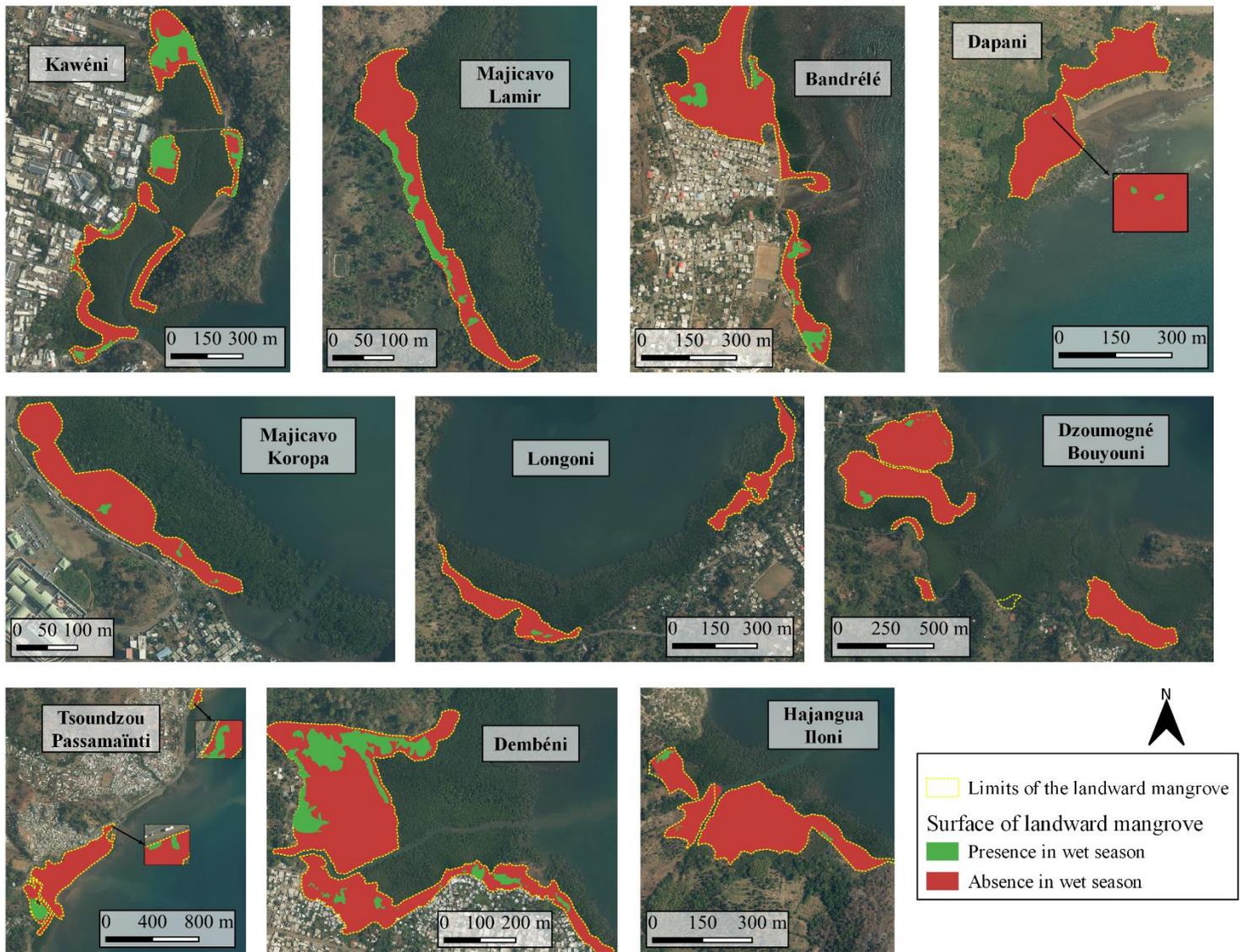
### 3. Results

The *Terebralia palustris* mapping campaign revealed that the species has both a patchy and heterogeneous distribution within the landward mangroves of Mayotte (**Figures 2 & 3**).

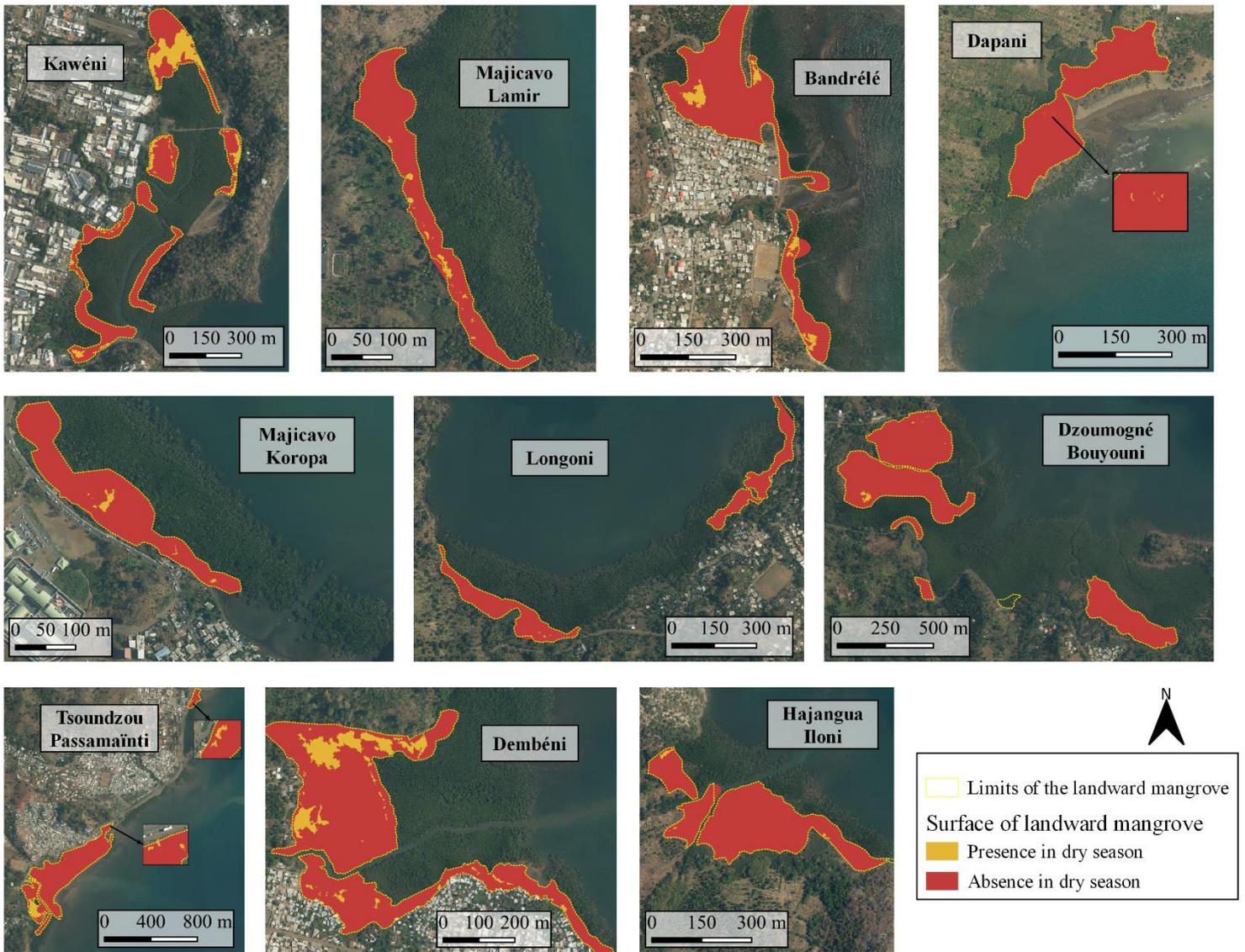
#### At the mangrove scale

The number of patches within mangrove forests across Mayotte was significantly greater in the dry season (total of 114 patches) than in the wet season (total of 59 patches) (Paired Wilcoxon test:  $V = 0$ ,  $p\text{-value} < 0.001$ ; **Figures 2 & 3** and **Table 1**). This number of patches varies greatly between mangroves in both the wet (from 2 to 15) and dry seasons (3 to 29; see **Table 1**). A significant decrease in the size of patches was observed during the dry season ( $V = 1483$ ;  $p\text{-value} < 0.001$ ) (**Figure 4**). The total surface area occupied by *T. palustris* was variable between the studied mangroves (**Table 1**). In fact, the mangrove of Dembéni hosted a much larger area than the other mangroves for both seasons (**Table 1**). The size of these patches within the same mangrove could also be highly variable, with both large and small patches observed (e.g. in Kawéni, patch size varies from 0.0016 ha to 1.9687 ha) (**Figures 2 & 3**). Patch size is significantly more variable in dry season than in wet season ( $V = 7$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ; **Table 1**). Some mangroves only hosted small patches of presence (e.g. Dapani:  $0.0031 \pm 0.0006$  ha) (**Figures 2 & 3**). The occupation of the available space was significantly lower in the dry than in the wet season (Paired Wilcoxon test:  $V = 53$ ,  $p\text{-value} < 0.01$ ) with variations ranging from 0.08% in Dapani to 54.3% in Dembeni in wet season (**Table 1**).

The number of patches (Kendall test:  $z = 2.0357$ ,  $\tau = 0.35$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ) and the surface area of patches ( $z = 3.0659$ ,  $\tau = 0.51$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ) where *T. palustris* is present per mangrove were significantly positively correlated with the surface area of the landward mangrove. Similarly, the number of patches was significantly positively correlated with the area occupied by *T. palustris* ( $z = 2.3848$ ,  $\tau = 0.40$ ,  $p\text{-value} < 0.05$ ). The percentage of occupancy was not significantly correlated with either the surface area of the landward mangrove ( $z = 1.5004$ ,  $p\text{-value} = 0.13$ ) or that of the entire mangrove ( $z = 1.8918$ ,  $p\text{-value} = 0.06$ ), neither with the number patches ( $z = 1.8621$ ,  $p\text{-value} = 0.06$ ).



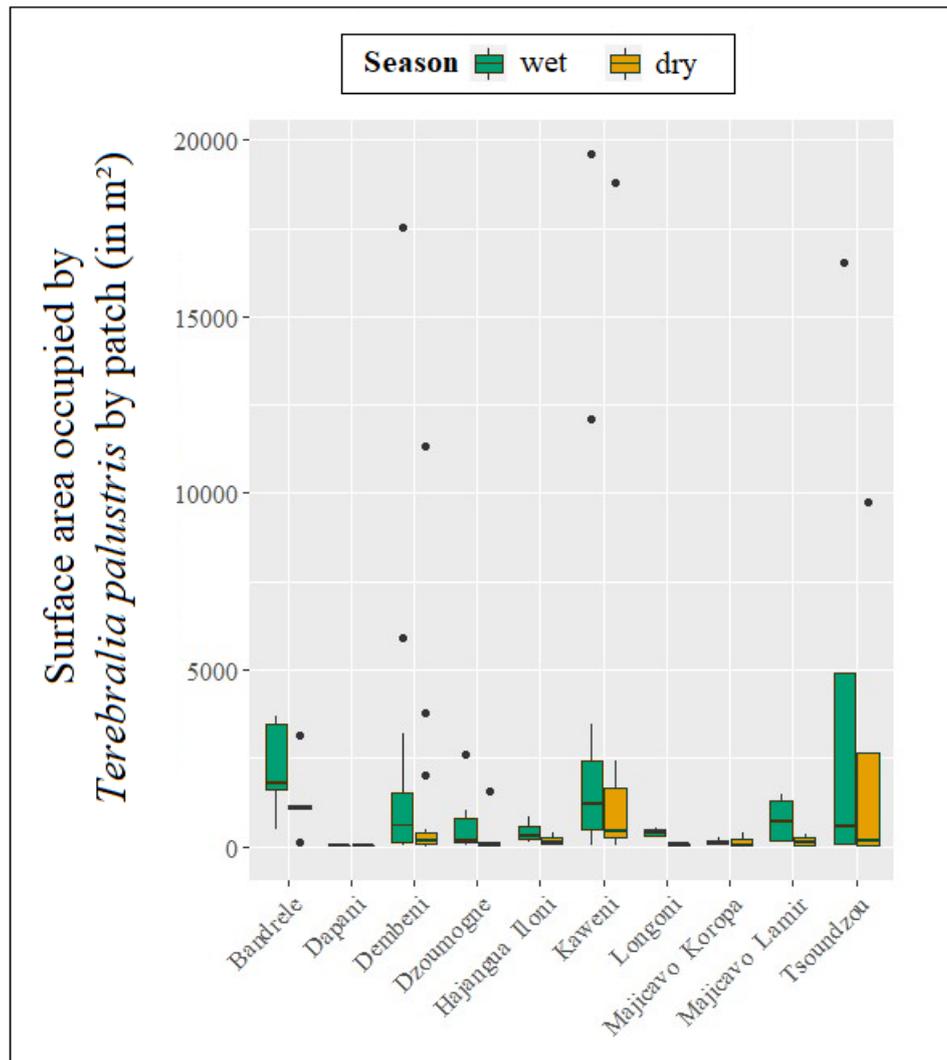
**Figure 2:** Location of all the patches (in green) where *Terebralia palustris* was present within the landward mangroves (yellow dotted line) of the 10 mangrove forests studied in the Mayotte Archipelago (France, Indian Ocean) during the wet season of 2021.



**Figure 3:** Location of all the patches (in orange) where *Terebralia palustris* was present within the landward mangroves (yellow dotted line) of the 10 mangrove forests studied in Mayotte Archipelago (France, Indian Ocean) during the dry season of 2021.

**Table 1:** Parameters of the distribution of *Terebralia palustris* within the landward mangroves where the species occurs in Mayotte during the wet and dry seasons of 2021. Significant differences between seasons (mean season value) and sites are identified by indicating minimum (underlined) and maximum (**bold**) values. Total mangrove and landward mangrove surface area extracted from chapter 1 are provided for comparison.

Measurement scale	Data measured in this study								Data from chapter 1	
	Number of patch		Surface area of presence of <i>T. palustris</i> (ha)		Coefficient of variation of the surface area of the patches within the same mangrove		% occupation by <i>T. palustris</i>		Total mangrove surface area (ha)	Surface area of the landward mangrove (ha)
	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season	Wet season	Dry season		
Dzoumogné-Bouyouini	6	10	0.4	0.2	148.2	208.1	1.1	0.5	<b>101.0</b>	<b>37.8</b>
Dembéni	<b>15</b>	<b>29</b>	<b>9.6</b>	<b>3.6</b>	<b>203.6</b>	208.0	<b>54.3</b>	<b>20.1</b>	43.4	17.7
Kawéni	14	26	4.1	2.7	169.3	<b>227.0</b>	30.2	19.6	42.5	13.6
Bandrélé	5	5	1.1	0.7	61.1	84.3	10.1	6.1	36.2	10.9
Tsoundzou-Passamaïnti	4	6	1.8	1.0	182.9	192.2	11.2	6.4	34.5	15.7
Longoni	<u>2</u>	<u>3</u>	0.1	0.01	50.1	43.1	2.7	0.4	22.0	2.9
Hajangua Iloni	3	7	0.1	0.1	87.1	92.4	1.4	0.7	16.0	9.4
Dapani	<u>2</u>	5	<u>0.01</u>	<u>0.002</u>	<u>20.3</u>	<u>1.6</u>	<u>0.08</u>	<u>0.03</u>	12.3	8.0
Majicavo Lamir	4	17	0.3	0.1	92.3	99.8	14.6	3.2	11.9	2.1
Majicavo Koropa	4	6	0.04	0.1	70.6	131.3	2.3	2.6	<u>11.7</u>	<u>1.9</u>
Mean ± standard deviation	<u>5.9</u> ± 4.7	<b>11.4</b> ± 9.6	<b>1.8</b> ± 3.0	<u>0.8</u> ± 1.6	<u>109.0</u> ± 62.8	<b>132.0</b> ± 81.1	<b>12.8</b> ± 17.3	<u>6.0</u> ± 7.7	33.1 ± 26.3	12.0 ± 10.4

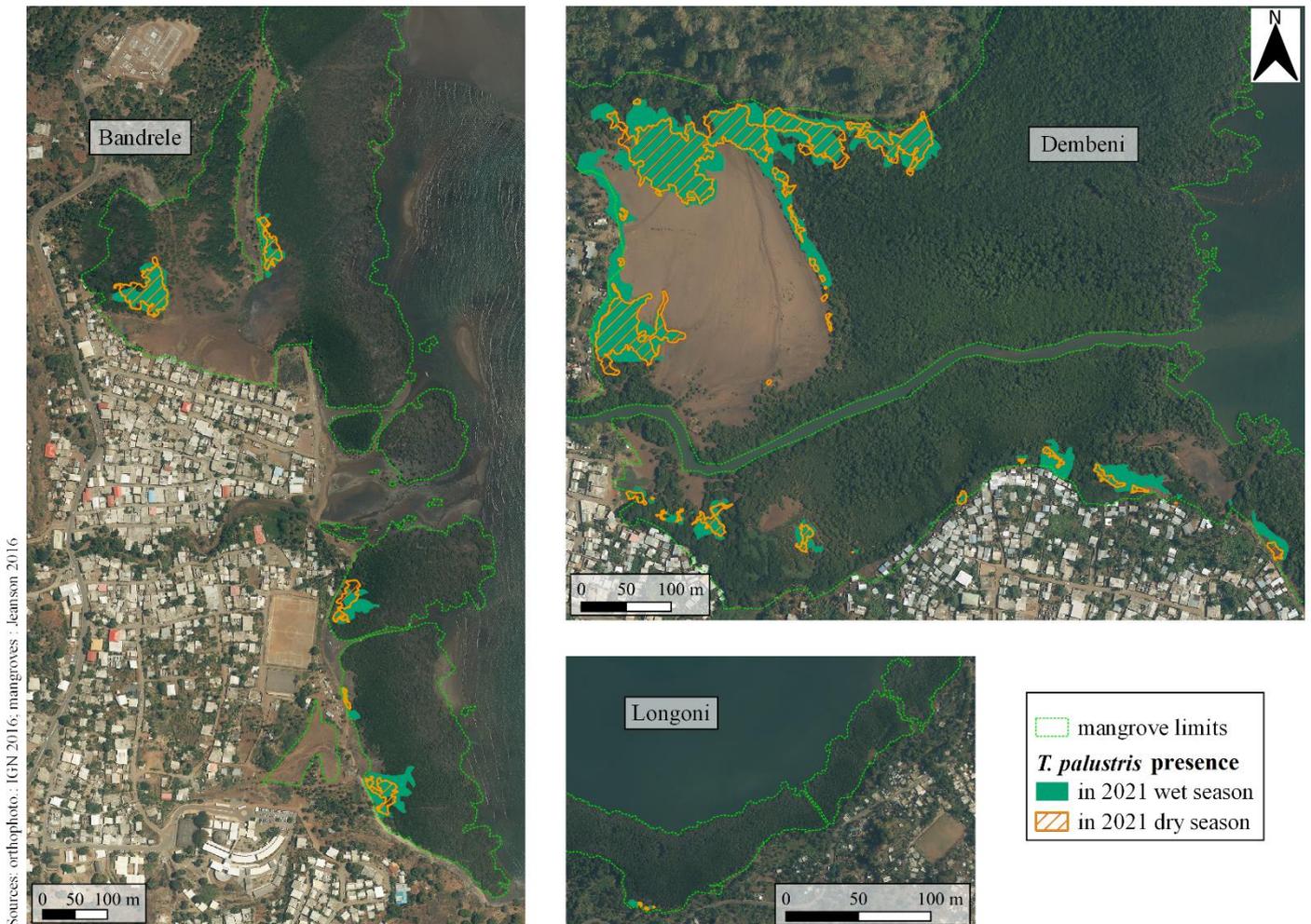


**Figure 4:** Surface area of patches of presence of *Terebralia palustris* in the wet (green) and dry season (orange) within the 10 mangroves of Mayotte studied in 2021.

### At the patch scale

*T. palustris* was found at similar locations during both seasons (**Figure 5**). The distance between the centroids of patches of both seasons was not significantly different between mangroves (Kruskal Wallis test:  $\chi^2 = 7.81$ ,  $df = 10$ ,  $p$ -value = 0.65; **Table 2**). Similarly, the percentage of overlap between patches of both seasons was not significantly different between the sites ( $\chi^2 = 10.42$ ,  $df = 10$ ,  $p$ -value = 0.41; **Table 2**). Some patches from the wet season appeared split into several smaller patches in the dry season (e.g. in Dembéní, **Figure 5**). We found no difference

in elevation on the shore of patches between the two seasons (PERMANOVA:  $F_{10, 90} = 0.135$ , p-value = 0.999), yet the elevation on the shore of patches varied among sites ( $F_{9, 90} = 3.800$ , p-value < 0.001; **Table 2**). Finally, the distance to the upper limit of the forest from the patches was not significantly different between seasons ( $F_{10, 90} = 0.028$ , p-value = 1.00), but across sites ( $F_{9, 90} = 4.406$ , p-value < 0.001; **Table 2**).



**Figure 5:** Distribution of *Terebralia palustris* in three mangroves (Bandrélé, Dembéni and Longoni) during the wet (solid green) and dry seasons (hatched orange) of 2021.

**Table 2:** Mean  $\pm$  standard deviation patch characteristics of the presence of *Terebralia palustris* within the landward mangroves of presence of the species. Different superscript letters indicate significant differences between sites given by a Wilcoxon pairwise post-hoc test. No significant differences were observed for the distances between centroids and for the percentage of overlap.

Sites	Distance between the centroids of patches between both seasons (m)	% of overlap between patches of both seasons	Elevation on the shore of patches (m)	Distance to the upper limit of the forest from the patches (m)
Dzoumogné-Bouyouni	7.4 $\pm$ 6.6	14.9 $\pm$ 20.3	1.2 $\pm$ 0.2 <sup>b</sup>	71.2 $\pm$ 60.4 <sup>b</sup>
Dembéni	8.5 $\pm$ 9.1	23.6 $\pm$ 21.8	1.3 $\pm$ 0.3 <sup>bc</sup>	23.4 $\pm$ 17.6 <sup>ad</sup>
Kawéni	9.3 $\pm$ 6.4	33.6 $\pm$ 22.4	1.3 $\pm$ 0.7 <sup>ab</sup>	21.1 $\pm$ 22.7 <sup>a</sup>
Bandrélé	7.8 $\pm$ 5.1	37.3 $\pm$ 15.2	1.5 $\pm$ 0.2 <sup>ac</sup>	29.3 $\pm$ 25.8 <sup>ad</sup>
Tsoundzou-Passamaïnti	10.9 $\pm$ 7.4	27.9 $\pm$ 24.0	1.4 $\pm$ 0.3 <sup>ab</sup>	20.1 $\pm$ 22.8 <sup>aef</sup>
Longoni	9.7 $\pm$ 7.6	15.4 $\pm$ 14.7	1.6 $\pm$ 0.1 <sup>a</sup>	4.3 $\pm$ 2.7 <sup>cf</sup>
Hajangua Iloni	6.6 $\pm$ 3.8	29.4 $\pm$ 10.6	1.2 $\pm$ 0.2 <sup>bc</sup>	8.2 $\pm$ 2.8 <sup>ce</sup>
Dapani	3.3 $\pm$ 4.6	6.5 $\pm$ 9.3	1.0 $\pm$ 0.1 <sup>bd</sup>	30.7 $\pm$ 10.0 <sup>a</sup>
Majicavo Lamir	11.8 $\pm$ 9.9	13.7 $\pm$ 4.5	0.9 $\pm$ 0.2 <sup>bd</sup>	15.2 $\pm$ 10.3 <sup>de</sup>
Majicavo Koropa	6.0 $\pm$ 6.2	28.9 $\pm$ 18.4	0.6 $\pm$ 0.2 <sup>d</sup>	15.2 $\pm$ 8.2 <sup>de</sup>
Mean $\pm$ standard deviation	9.5 $\pm$ 7.7	27.5 $\pm$ 23.1	1.2 $\pm$ 0.4	29.8 $\pm$ 35.9

## 4. Discussion

The study of the distribution of *T. palustris* within the mangroves of Mayotte has shown that, within the landward mangroves, its distribution is very patchy and uneven across mangroves (**Table 1**). Throughout its range, studies have shown that the species can be highly localized in small areas (e.g. in Australia: WELLS, 1980 with 48 stations spaced 200 m apart in the landward and seaward margins of the mangrove), while in other places, the species can occupy a wide non-uniform area within the mangrove (e.g. in Kenya: FRATINI ET AL., 2004 with 14 and 13 quadrats every 20 m along a sea-land transect). In Mayotte, the distribution of the gastropod is highly site-dependent: it is present on small or large surfaces, in a small number of patches or in a multitude of patches and at different elevation on the shore and distances from the landward margin of the mangrove depending on the site. The comparison between sites is therefore highly complex and varies from one variable to another highlighting the notion of environmental heterogeneity at the scale of the site. In addition, the larger the landward mangrove, the greater

the area covered by *T. palustris* and the greater the number of patches. Similarly to what has been shown at the scale of social-ecological systems to explain the presence or absence of the species across mangroves (chapter 1), habitat size also contributes in explaining both patchiness and likelihood of encountering the species.

The high variability in the number and size of patches from one mangrove to another, and even within the same mangrove could be explained by several processes, either separately or synergistically: (1) the species is highly mobile and the observed patchy distribution reflects a one-off observation at a given time that will not be the same at another time, (2) its distribution is governed by stochastic processes in the absence of well-marked environmental factors (i.e. according to the neutral theory *sensu* HUBBELL, 2001), (3) the recruitment within the mangrove is irregular, (4) mangrove is a highly heterogeneous landscape from one site to the other, providing highly variable amounts of favorable combination of environmental conditions (i.e. according to the niche theory *sensu* HUTCHINSON, 1957) from one site to the next.

Although *T. palustris* has been shown to move over relatively short distances in a day (69 cm/day in Australia: WELLS AND LALLI, 2003), it is possible that the observation of distribution in localized patches at one point in time does not reflect the degree of temporal variability. In our study carried out during two consecutive seasons, 7-8 months apart, the subpopulations of *T. palustris* moved very little and the presence patches were found in relatively the same place from one season to the next (observed in **Figure 5** and supported by the absence of differences of elevation on the shore between season, by the overlap percentage between season and the small distance between the centroids of the presence patches). Within patches, *T. palustris* performs basic random movements on a daily basis, but can add to this behavior a strategy of simple targeted movements when feeding on leaves freshly fallen from the tree (VANNINI ET AL., 2008). When a leaf is fragmented by a consumer, it releases chemical cues that attract *T. palustris* (FRATINI ET AL., 2001). This behavior will lead to a concentration of individuals around areas where there is a lot of leaf litter, but this can only explain part of the lack of patch displacement, since large patches have been observed on the saltpans of the mangrove of Dembéni and Kawéni (exclusively in the wet season) where there can be some litter (personal observations). However, when individuals of the species are experimentally placed in an environment directly exposed to irradiance, they move rapidly under the canopy (CROWE AND MCMAHON, 1997). The species therefore seems to find an environmental compromise in the saltpans of Dembéni and Kawéni, these treeless areas, during the wet season when the soil remains moist. The limited size of patches and the presence of various patches per site may be

the result of limited individual movements of the gastropod due to unfavorable environmental conditions: movement could be irregular, limited and obstructed by natural (pneumatophores, trunks, aerial roots, dead tree stumps, etc.) or anthropic obstacles (solid waste) (VANNINI ET AL., 2008). All of these factors limit the movement of populations. It is therefore possible that a patchy spatial distribution in veliger recruitment results in a permanent patchy distribution of the species (VANNINI ET AL., 2008). Nevertheless, there is a lack of information on the animal's life cycle and its dispersal and settlement behavior. Further studies on this subject are needed to better understand the species' current distribution.

While our study showed that *T. palustris* is relatively localized over the same space between the two seasons (**Figure 5**), it also revealed that the superposition of distribution patches is only partial, since just over 27.5% of the area occupied by the populations is identical whatever the season. In fact, the patches of presence are significantly smaller in the dry season (**Figure 4**), indicating a contraction of the distribution of the species. The clear differences observed between seasons could suggest that this is not a stochastic process, but rather that environmental variables, particularly those highly influenced by seasonality, help explain the species' distribution. However, having compared only two consecutive seasons, it is not possible to evaluate how representative is the intensity of seasonal variability measured here. Nevertheless, the differences are so clear and systematic that a pattern appears in spite of variability and possible non-representativity of just two seasons. These processes need to be studied over a number of years, in order to refine our understanding of the temporal heterogeneity.

Unfortunately, it was not possible to determine the orientation of the contractions of the patches during the dry season. They could be either orientated landward or seaward, relatively higher or lower on the shore, depending on the location of patches within each mangrove. Nevertheless, it has been observed in the field (but not tested) that *T. palustris* avoids the drier areas during the dry season (personal observations). Areas where the soil remains moist during the dry season could then be refuges for the species in order to avoid desiccation (CROWE, 1997). Indeed, during the dry season, rainfall is scarce or non-existent, depending on the year. Moist soil is then found predominantly lower in the intertidal gradient, where the shade provided by trees is important and where the micro-topography allows water to accumulate. Arrival of wastewater on the landward edges of the mangrove could also provide *T. palustris* with the moisture they lack in the dry season despite being also a source of pollution. The orientation of the movement of the patch observed in the dry season must then be the result of varying degrees of combinations of all of these factors. This explains why no significant

difference was observed between the two seasons in terms of distance from the upper limit of the mangrove or elevation on the shore. Further characterization of the soil environmental heterogeneity and its impact on distribution of *T. palustris* taking place at a finer spatial scale than the one studied here is needed at habitat and microhabitat levels.

As a result of the reduction in the patch's surface area, suggesting less favorable conditions, the occupation of its potential habitat is in fact very limited, with an average of only  $12.8 \pm 17.3\%$  of the landward mangroves of Mayotte occupied during the wet season and a further reduction to about a half of this occupation in the dry season of 2021 (**Table 2**). *T. palustris* only colonizes a very small part of the landward mangrove. Individuals in a population tend to concentrate in favorable areas and avoid unfavorable ones, probably through their behavior (UNDERWOOD AND CHAPMAN, 1996). The landward mangrove does not therefore appear to be homogeneous in terms of environmental condition. Thus, the landward mangrove acts for *T. palustris* as a large ensemble, i.e. a landscape, where small patches of favorable habitat are embedded in a surrounding matrix. Small patches of favorable habitat are surrounded by a non-favorable matrix echoing the notions of metapopulations (LEVINS, 1969). Many studies have focused on patch size and isolation to understand population viability, but it has been shown that the quality and the properties of the surrounding matrix is also important (PRUGH ET AL., 2008). Studying habitat heterogeneity within the landward mangrove thus seems to be essential to better understand the processes that explain the heterogeneous and patchy distribution of *T. palustris* within the mangrove. These processes may be linked to its diet, its ability to tolerate desiccation, its physico-chemical preferences or its interactions with other species (competition/predation/facilitation).

## 5. Conclusion

In this study, we wanted to examine the distribution of *T. palustris* within the mangroves of Mayotte through both a spatial and a temporal perspective. Spatially speaking, the species is found in the mangroves of Mayotte in different configurations: (1) high occupancy with many various-sized patches; (2) low occupancy with very small patches. Some mangroves are therefore more likely to host the species than others. If the habitat suitable for the species found there were to disappear (naturally or as a result of human impact), these mangroves hosting the species in low occupancy ratios could suffer the extinction of populations of *T. palustris*. These appear to be critical cases to be monitored and surveyed for the purpose of preservation and conservation of the species.

Spatial habitat heterogeneity has been highlighted in many studies as a key factor explaining species distribution (STEIN ET AL., 2014). In our study, in line with what has been shown at the scale of socio-ecological systems (chapter 1), variable inter- and intra-site distribution of *T. palustris* between the 10 studied mangroves shows a certain heterogeneity of the landward mangrove. There is spatial heterogeneity between landward mangroves (differences in surface area occupied, number of patches, elevation on the shore, distance to the upper limit of the mangrove) but also within the landward mangrove (variability of the surface area of patches). There is also temporal heterogeneity within each landward mangrove, but this change in configuration between two consecutive seasons remains limited: no change in location, only contraction of patches and fragmentation of large patches into several smaller ones. This heterogeneity is important for the preservation of the species, but in our study it is the result of interactions and processes acting on a finer scale than the observed mangrove scale. The environmental factors that explain the species' niche within the mangrove will thus have to be studied in greater detail in order to understand the mechanisms that explain the species' distribution.

Moreover, this patched distribution is relatively localized between the wet and dry seasons of the same year. Sub-populations of *T. palustris* are relatively static within the mangrove, highlighting the direct or indirect effect of variations in the environmental conditions of microhabitats rather than the effects of biological relationships such as stochastic processes.



## PRINCIPAUX RÉSULTATS

Ce deuxième chapitre de thèse a permis de caractériser la distribution de *T. palustris* au sein de ses mangroves de présence à Mayotte. Sa **distribution** est en réalité très **parcellaire** à l'intérieur même des mangroves internes. Le gastéropode est retrouvé **concentré dans plusieurs zones de présence** par mangrove interne mais n'**occupe** en outre **qu'une faible proportion de l'habitat** de mangrove interne potentiellement favorable. De plus, sa **distribution** d'une mangrove à l'autre est en réalité très **inégaie**. Certaines mangroves abritent un faible nombre de patches tandis que d'autres en abritent beaucoup. La **taille** de ces **patches** peut être **très variables entre les mangroves** mais également au **sein même d'une mangrove**. De même la hauteur sur l'estran des patches de présence et leur distance à la marge supérieure de la mangrove sont très variables selon les sites. Toutes ces observations mettent en avant **l'hétérogénéité spatiale des mangroves internes** entre les différents sites de l'archipel de Mayotte mais également à l'intérieur de chacune d'entre elles. Enfin, la distribution de *T. palustris* est également **variable** au sein de la mangrove interne **en fonction des saisons**. Cette variabilité s'exprime par **une contraction des zones de présence** de l'espèce **en saison sèche** et par endroit par une fragmentation de grandes zones en plusieurs petites, dues très certainement à la variabilité des conditions environnementales liées aux saisons. Cette **hétérogénéité temporelle** ne s'exprime par contre pas par un changement de configuration, les **zones de présence étant retrouvées relativement au même endroit** entre les deux saisons consécutives étudiées.

1

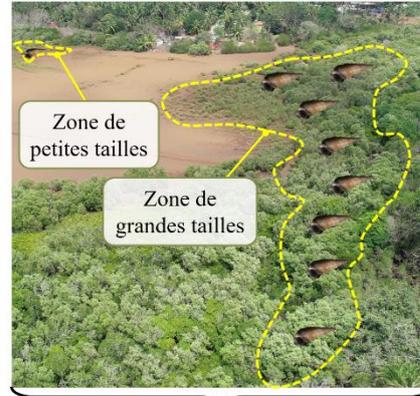
### Échelle spatiale :

10 mangroves de présence de l'espèce à travers l'archipel de Mayotte

Distribution parcelleire au sein des mangroves internes : des configurations différentes...



Beaucoup de zones de présence  
Faible occupation de l'habitat potentiel



Zone de petites tailles  
Zone de grandes tailles  
Peu de zones de présence  
Forte occupation de l'habitat potentiel

2

### Échelle temporelle : Saison

Variabiles réponses	Saison humide 2021	Saison sèche 2021
Nombre de patches	59	114
Surface moyenne des patches de présence (en ha)	1,8 ± 3,0	0,8 ± 1,2
% occupation moyen	12,8 ± 17,3	6,0 ± 7,7

Comparaison de la surface occupée par *T. palustris* entre la saison humide et la saison sèche en 2021

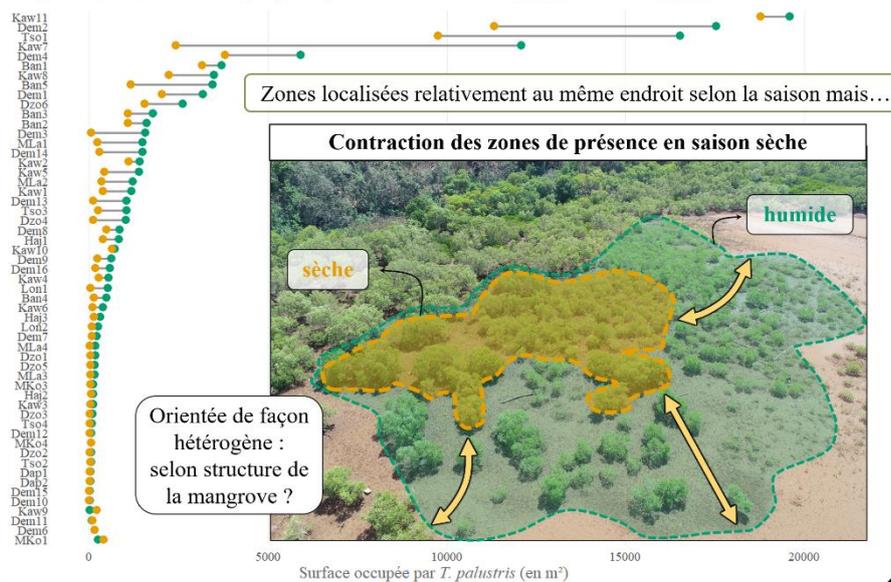


Figure 19 : Principaux résultats obtenus lors de l'étude de la distribution de *Terebralia palustris* au sein des mangroves de présence à Mayotte en saison humide et sèche 2021.

# Chapitre 3 : Niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* à l'échelle de la mangrove interne de Mayotte



R. Brosse – mangrove de Tsoundzou – 2022

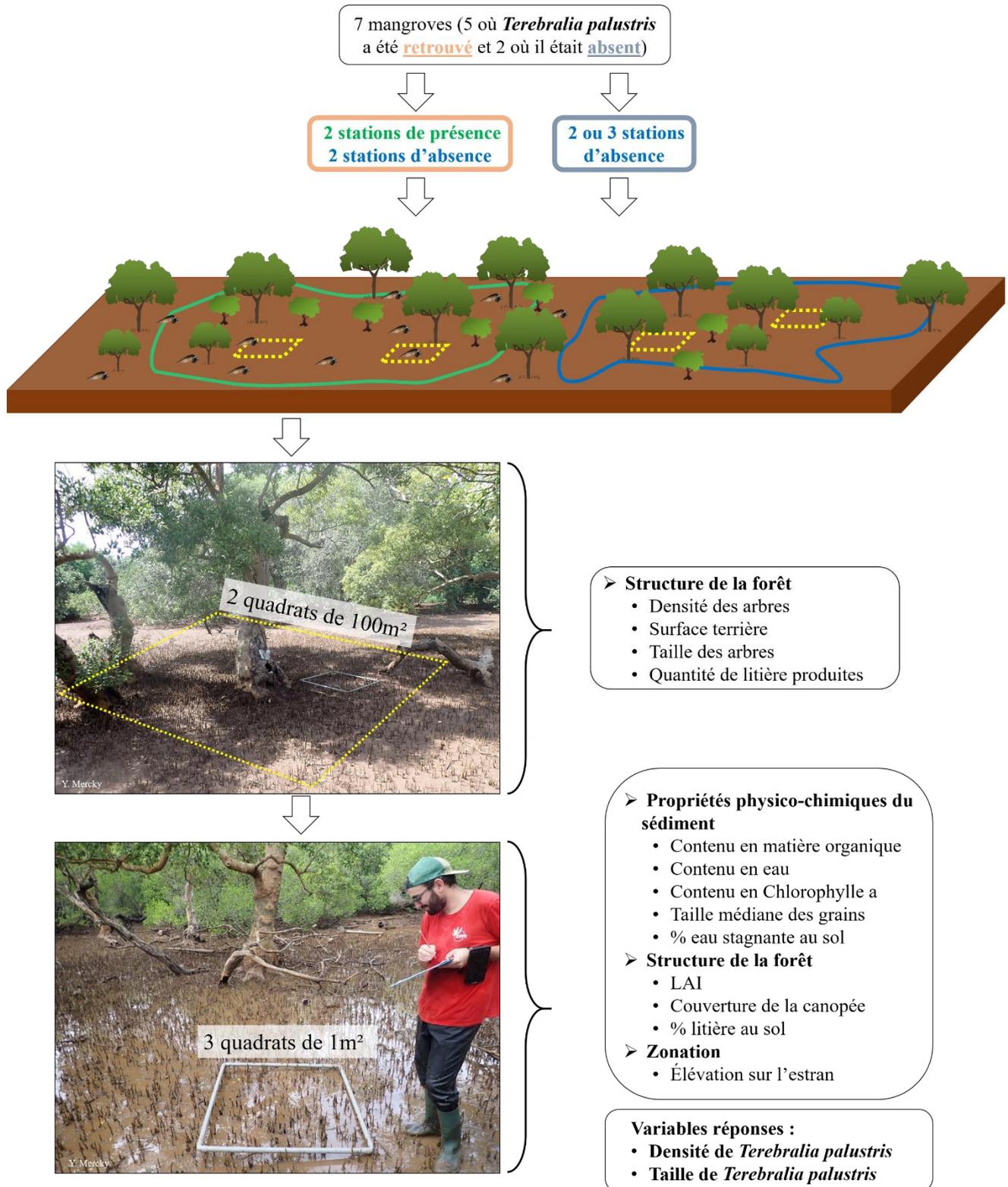
Le chapitre précédent a montré que la **distribution** de l'espèce au sein des mangroves de Mayotte est **hétérogène**. *T. palustris* est retrouvé concentré sous forme de patches dans des zones pouvant être étroites et distantes entre elles ce qui m'a amené à me demander quels étaient les processus qui régissent cette distribution à l'intérieur des mangroves internes de Mayotte. Ce chapitre cherche donc à **définir la niche écologique réalisée de *T. palustris*** dans le contexte spécifique de la **mangrove interne** « typique » de Mayotte. La distribution à l'intérieur de cette mangrove peut être régie par différents processus propres à l'espèce ou encore à l'habitat. Ici, le focus porte sur la **notion d'habitat** à l'échelle de la mangrove interne et l'étude des **facteurs environnementaux** qui expliquent la niche réalisée de *T. palustris* en s'affranchissant des autres filtres tels que les processus neutres, la compétition, la prédation, la dynamique des populations ou encore les facteurs anthropiques.

Ainsi, j'ai souhaité étudier l'impact de ces facteurs environnementaux sur deux paramètres liés aux patches de *T. palustris* étudiés dans différentes mangroves de l'archipel : la **densité en individus** et la **taille moyenne** de cet ensemble d'individus. Pour ce faire, j'ai réalisé un échantillonnage de différents facteurs environnementaux (présentés ci-après) sur des stations de présence de l'espèce mais également des stations d'absence caractérisées par une proximité géographique et une ressemblance visuelle *a priori* avec les stations de présence. Comme il était dorénavant clair que la saison module la surface occupée par *T. palustris* au sein des mangroves (voir chapitre 2), il a donc paru essentiel de tester si la saison et la marée n'influencent pas la structure (densité et taille moyenne) des populations de *T. palustris* étudiées à travers des potentiels changements environnementaux. L'échantillonnage a donc été réalisé durant la saison humide et la saison sèche mais aussi durant un cycle de marée de vive-eau et un cycle de marée de morte-eau pour les deux saisons considérées.

Ce chapitre cherche donc à comprendre quelles sont les réponses de *T. palustris* au contexte environnemental de la mangrove interne de Mayotte, et ce, en répondant aux trois grandes questions suivantes :

- Quelle est l'influence de la saison et du cycle de marée sur la niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* en mangrove interne à Mayotte ?
- Quels sont les facteurs environnementaux liés à l'habitat (structure de la forêt, composition physico-chimique du sédiment, zonation) qui influencent la niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* en mangrove interne à Mayotte ?
- Existe-t-il différentes compositions d'habitat favorables à *T. palustris* en mangrove interne à Mayotte ? Si oui, lesquelles ?

# MÉTHODOLOGIE



**Figure 20 :** Protocole méthodologique du chapitre 3 intervenant à plusieurs échelles emboîtées (site/station/quadrats de 100 m<sup>2</sup>/quadrats de 1 m<sup>2</sup>).



# Several different worlds for *Terebralia palustris* within the landward mangrove of Mayotte (Indian Ocean, France)

**Brosse Rémi** <sup>1,2\*</sup>, **Golléty Claire** <sup>2,3</sup>, **Mercky Yann** <sup>2</sup>, **Schaal Gauthier** <sup>1</sup>

<sup>1</sup> Univ Brest, CNRS, IRD, Ifremer, UMR 6539, LEMAR, Plouzané, France

<sup>2</sup> Centre Universitaire de Mayotte (CUFR), 97660 Dembéli, Mayotte, France

<sup>3</sup> MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, IFREMER, IRD, Montpellier, France

\* Corresponding author: [remi.brosse020@gmail.com](mailto:remi.brosse020@gmail.com)

# 1. Introduction

Habitat heterogeneity is one of the most important factors explaining species diversity in ecology (STEIN ET AL., 2014). It can act by increasing the available ecological niche space through the increase of environmental gradients, habitat configurations and structural complexity (DUFOUR ET AL., 2006). Habitat can be characterized on several scales, from a single host plant (e.g. LAWTON, 1983), to a landscape (e.g. BOHNING-GAESE, 1997). Besides, the notion of habitat varies from one species to another: each species uses its habitat at different scales depending on its mobility and life history. This different use leads to what is perceived as habitat heterogeneity for one species, and habitat fragmentation for another (e.g. ØKLAND, 1996). Habitat heterogeneity can thus generate different responses depending on the scale studied (e.g. BROSE, 2003). Understanding the scale at which habitat heterogeneity affects niche differentiation and the interactions between the different spatial scales involved in defining a species' ecological niche is therefore essential to understanding its habitat.

At the land-sea interface, intertidal environments are subject to significant environmental gradients due to tidal action. Mangroves, located at this interface, are complex and dynamic environments that form a mosaic of different habitats at different spatial scales. The structure and distribution of tree species within the ecosystem are driven by a complex set of biotic and environmental factors (SMITH III, 1992). Macrofauna also follow a complex pattern of zonation in space and time within the forest (KATHIRESAN AND BINGHAM, 2001). Species are therefore under the influence of a multitude of environmental factors, which involves that understanding the distribution of a species in a mangrove requires a multi-factor and multi-scale approach. Yet for a long time they have been studied through single factors approaches (KATHIRESAN AND BINGHAM, 2001).

Characterizing and understanding how mangrove macrofauna is distributed is a major challenge for evaluating the structuring and functioning of these ecosystems. This compartment has only recently been examined (CANNICCI ET AL., 2008) and these issues have yet to be clarified. The giant mangrove whelk, *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767; Potamididae, Gastropoda) has been studied over the last two decades, throughout its range (Indo-Pacific), mainly because of its role in organic matter recycling (FRATINI ET AL., 2004; SLIM ET AL., 1997) and bioturbation (CARLÉN AND OLAFSSON, 2002). In Mayotte (France, Indian Ocean), it was shown that the presence of *T. palustris* within the mangroves at the scale of the archipelago was strongly related to mangrove structure (chapter 1). Two of the variables that best explained the presence

or absence of the species were the landward mangrove tree diversity and canopy closure (chapter 1). More specifically, mangrove stands dominated by monospecific habitats of *Avicennia marina* and displaying a high degree of canopy closure were not very suitable to *T. palustris*. In addition, it has also been shown that the distribution of the gastropod within these mangroves is heterogeneous (chapter 2). A patchy distribution is observed within the mangroves of Mayotte, with the number and surface area of patches varying greatly between mangroves but also within the same mangrove (chapter 2). This patchy distribution is relatively identical between two consecutive seasons, although there is a contraction of presence zones in the dry season, probably due to higher desiccation at low tide (chapter 2). This patchy distribution seems to reflect niche processes, which are influenced by variable environmental conditions within the landward mangrove (chapter 2).

The aim of our study is therefore to understand the distribution of the species within the landward mangroves of Mayotte in relation to environmental factors, and to characterize the habitat heterogeneity (degree and nature) from the species' point of view at this finer scale. Environmental variables related to sites of absence and presence of *T. palustris* were characterized to determine the main factors driving both its presence or absence in an area and its population structure (density and size) within the landward mangrove of Mayotte.

## 2. Methodology

### 2.1 Study area

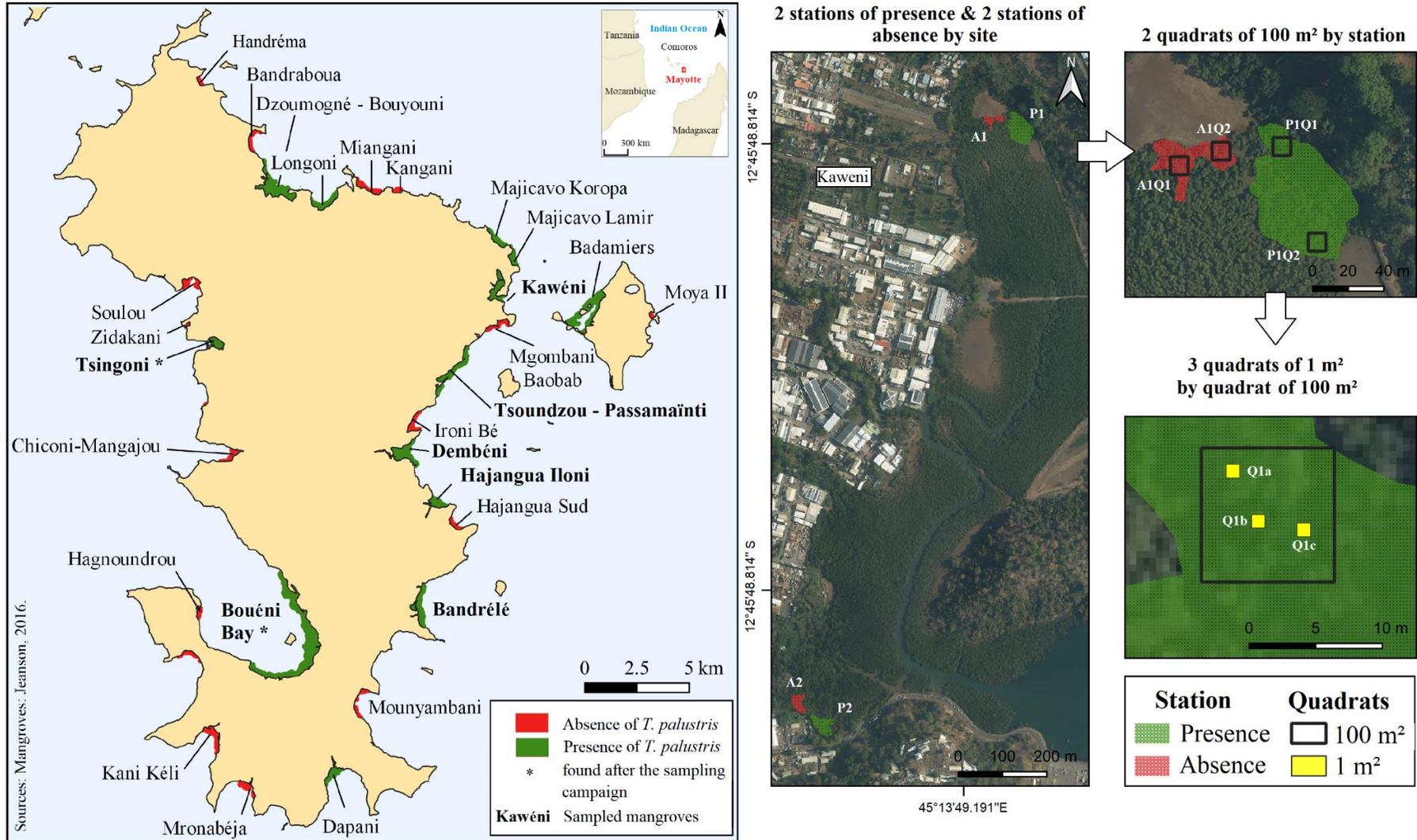
The archipelago of Mayotte is located in the Mozambique Channel (Indian Ocean, Comoros archipelago) and is surrounded by a 157 km long reef (**Figure 1**). The climate is humid and tropical with a wet season from November to April and a dry season from May to October. The tide is semi-diurnal with a maximum tide amplitude of 4 m in spring tide.

Mangroves of Mayotte are found on 29 sites (ranging from 0.8 to 180 ha) that cover more than 29% of the coastline (total surface area of 694 hectares) (JEANSON ET AL., 2019). They are structured by three consecutive forest belts along the shore (for more detail see LONGÉPÉE ET AL., 2021): (1) a seaward fringe, (2) a central mangrove, and (3) a landward mangrove. In Mayotte, *Terebralia palustris* is present only within the landward mangroves of 13 mangroves (**Figure 1**) (chapter 1).

## 2.2 Study sites and sampling strategy

Sampling was carried out within 7 landward mangroves of Mayotte, considered here as replicates of presence (5 sites: Bandrélé, Dembéni, Hajangua-Iloni, Kawéni and Tsoundzou-Passamaïnti) and absence sites (2 sites: Tsingoni and Bouéni Bay; a dozen individuals of *T. palustris* were later found in these two mangroves, but far from the study areas, respectively two and eight months after the beginning of the sampling campaign) (**Figure 1**). Within each mangrove of presence, the protocol was implemented at two stations where *T. palustris* is present (north and south), and at two stations relatively close to the presence zones and *a priori* resembling a suitable habitat for *T. palustris* but where the species was absent. Presence patches were selected randomly among patches over 100 m<sup>2</sup> that overlapped more than 50% between seasons (chapter 2). For the two absence sites, only two and three stations were sampled at the mangroves of Tsingoni and Bouéni Bay respectively, due to the configuration of the mangrove and the presence of few areas that could potentially host the species.

Sampling consisted in recording biotic and abiotic environmental parameters within two 100 m<sup>2</sup> quadrats per station, each comprising three 1 m<sup>2</sup> quadrats (**Figure 1**), while quantifying density and size of *T. palustris*. Each quadrat (100 m<sup>2</sup> and 1 m<sup>2</sup>) is distributed haphazardly within the stations according to a random plan previously designed in QGIS 3.10 LTR (QGIS DEVELOPMENT TEAM, 2020). As some of these variables can vary according to season and tidal cycle, sampling was carried out during neap tide and the consecutive spring tide, both during the wet (January to April) and dry (August to October) seasons of 2022. Measurements of the forest structure parameters, not varying during the year, were carried out in November 2022.



**Figure 1:** Location of the 7 sampled mangroves (in bold) in the context of the archipelago of Mayotte (France, Indian Ocean) and sampling plan of environmental variables in the landward mangrove of Kawéni. Presence (in green) and absence (in red) of *T. palustris* in each mangrove forest were noted (from chapter 1).

## 2.3 Environmental variables

Environmental variables that are known to affect the presence and distribution of the species in relation to feeding (FRATINI ET AL., 2004), or shading (CROWE, 1997) were measured over two nested spatial scales (100 m<sup>2</sup> and 1 m<sup>2</sup> quadrats). The statistical unit studied and compared is the 1 m<sup>2</sup> quadrat (n = 600). Thus, for the three 1 m<sup>2</sup> quadrats present in the same 100 m<sup>2</sup> quadrat, they are assigned the same value for the environmental variable sampled at this larger scale.

Within the 100 m<sup>2</sup> quadrats, each tree was measured for height using a clinometer (Suunto©) and basal area using a tape measure according to the method of Cintron and Novelli (1984). Average tree size (in m) and average tree basal area (in m<sup>2</sup>) were then calculated for each 100 m<sup>2</sup> quadrat. The number of trees found within these quadrats was used to calculate tree density (in numbers.100 m<sup>-2</sup>). These variables, which are specific to forest structure, were sampled only once, since forest structure varies very little over the studied period. The biomass of leaf litter produced over a tidal cycle (14 days) (in g.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>) was measured by deploying, within the 100 m<sup>2</sup> quadrats, a 1 m by 1 m net at a height of around 1.70 m to collect falling leaves and fruits (**Figure 2**). These nets were deployed only once per season.



**Figure 2:** Litter trap (1 m by 1 m net) set at a height of 1.70 m within the mangrove of Kawéni (KawA2Q2). Photograph taken on February 8, 2022.

Within the 1 m<sup>2</sup> quadrats, percentage cover of stagnant water and litter on the ground were estimated from visual observations. Three soil cores (2.5 cm deep and 0.7 cm in diameter) distributed haphazardly were also collected from these quadrats and frozen. Organic matter and water contents (expressed as a percentage of total dry sediment weight), chlorophyll a content (in  $\mu\text{g}\cdot\text{g}_{\text{sed}}^{-1}$ ) (following the method presented by VAN LEEUWE ET AL., 2002) and particle size analysis, based on the median phi parameter (in  $\mu\text{m}$ ), were carried out in the laboratory on each core. These six variables were sampled for each temporal condition (i.e. two tide cycles within both seasons). Mangrove tree canopy cover (in %) was determined from photographs taken at the center of 1 m<sup>2</sup> quadrats where the portion of the sky hidden by the tree was estimated. Leaf area index (LAI, no unit) calculations were carried out by measuring PAR (Photosynthetically active radiation) on the ground of each 1 m<sup>2</sup> quadrat (AccuPAR LP-80 ©). Elevation on the shore (in m) has been computed from the BDALTI MNT (IGN, 2013; controlled accuracy of 1 m) using QGIS from the GPS coordinates of the center of the 1 m<sup>2</sup> quadrat. Finally, mangrove canopy cover, LAI and elevation on the shore were measured only once, since these parameters vary very little over the time scale studied.

## 2.4 *Terebralia palustris* population structure

In each 1 m<sup>2</sup> quadrat, a picture was taken in the center of the quadrat at the experimenter's bust height (~ 1.3 m). All individuals of *T. palustris* were then counted and measured<sup>5</sup> from the anterior siphonal canal to the apex using ImageJ software. A pre-test (n = 716) comparing measurements with a caliper and measurement on ImageJ showed good agreement between the two methods, enabling photographic measurements to be validated. The average size of individuals was then calculated per 1 m<sup>2</sup> quadrat. It has been shown that adult size is generally reached at around 51 mm (PAPE ET AL., 2008), so this threshold value was used to differentiate between juvenile and adult stage.

---

<sup>5</sup> Quadrat-by-quadrat distributions for each site are not presented here in the results section. However, they are given in Appendix SB1 as a visual baseline for further potential monitoring.

## 2.5 Data analysis

All data were analyzed on R (R CORE TEAM, 2022). Normality and homogeneity of variance were tested for each explanatory and response variable using a Shapiro-Wilk or Levene's test respectively. These preliminary tests enabled us to verify assumptions for the use of the tests subsequently carried out on these variables, i.e. parametric or non-parametric.

To test the influence of season (wet and dry) and tide (neap and spring) nested within season on the environmental variables, density and average size of *T. palustris*, permutational multivariate analyses of variance (PERMANOVA) using the "adonis2" function of the "vegan" package (OKSANEN ET AL., 2022) were performed on Bray-Curtis transformed data with 999 permutations. In cases where significant differences were found, Tukey HSD post-hoc tests were conducted to identify differences between the different levels of each factor and their interactions. To test the null hypothesis that there is no correlation between each environmental variable and the response variables, a Pearson test or a Kendall test were conducted depending on the previously tested conditions. The variability at the scale of the 1 m<sup>2</sup> quadrats (n = 600) was represented and explained by a Principal Component Analysis (PCA) using the "FactoMineR" package (LÊ ET AL., 2008) on the basis of the environmental variables. A classification by UPGMA was created, using the "FactoMineR" package (LÊ ET AL., 2008), in order to visualize the different microhabitats that exist in landward mangroves. The percentage of each cluster present at each site was thus obtained and compared. Kruskal-Wallis tests followed by Dunn tests with a Benjamini & Hochberg correction adjustment method were performed to compare UPGMA-classified groups for each environmental variable and response variable. Finally, to understand which environmental variables have the greatest influence on the density or on the average size of the species, a Random-forest (RF) algorithm (BREIMAN, 2001) was performed with the package "randomForest" (LIAW AND WIENER, 2002). The importance of each environmental variable was assessed by performing 100 RF models to minimize noise. The RF analysis of average individual size was carried out only at stations where *T. palustris* was present.

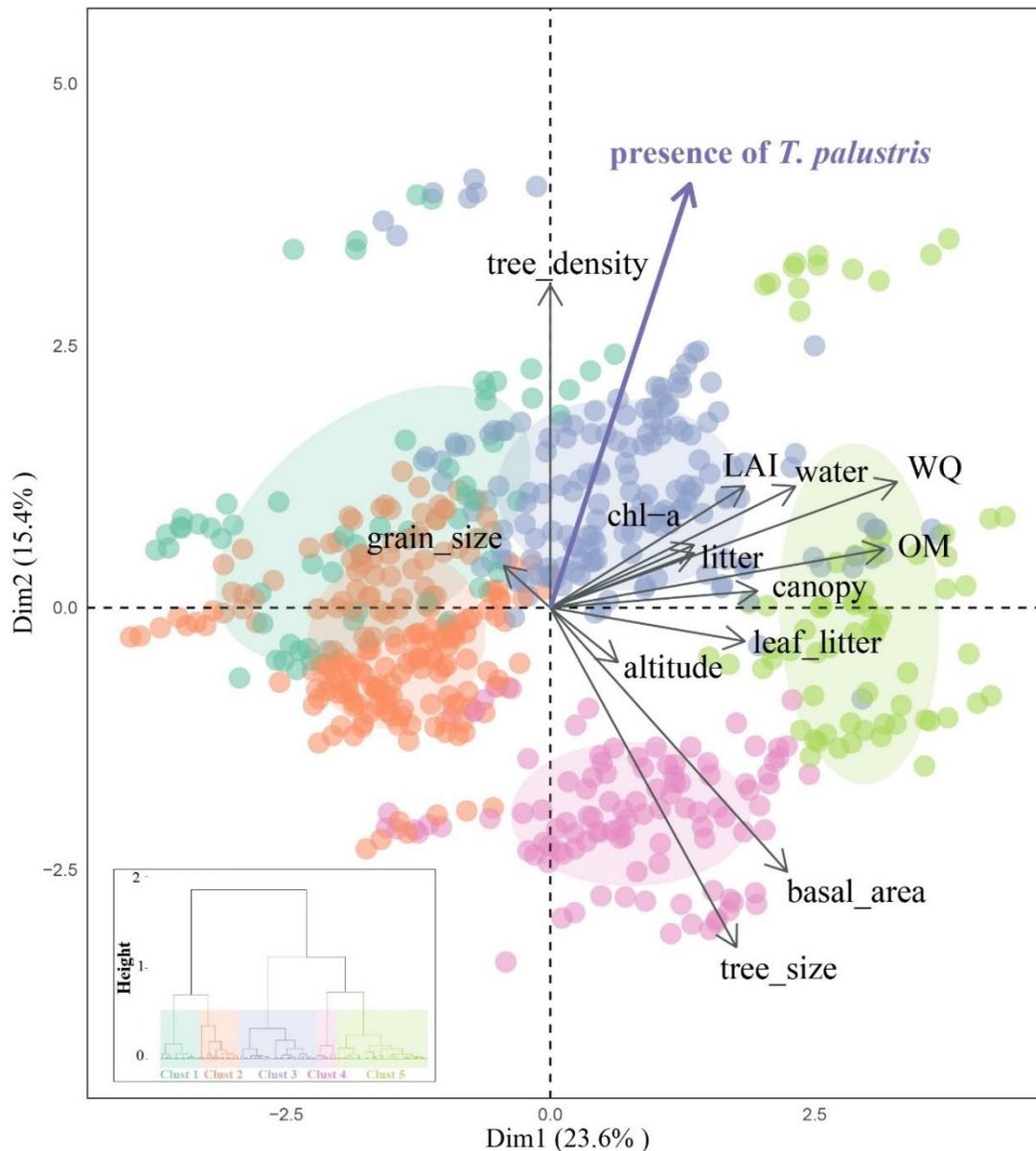
## 3. Results

### 3.1 Multiscale temporal variability

Some environmental parameters did vary according to season and tidal cycle. The percentage of stagnant water on the ground was significantly lower during the neap tide in the dry season ( $8.4 \pm 23.1\%$ ) than in other conditions ( $33.1 \pm 33.8\%$ ; PERMANOVA followed by a Tukey HSD test:  $p$ -value  $< 0.001$ ). Similarly, significantly more litter on the ground was observed on the ground during the dry season ( $17.4 \pm 21.9\%$ ) than the wet season ( $9.3 \pm 12.5$ ;  $p$ -value  $< 0.001$ ) as well as for chlorophyll a contents in sediment (respectively  $1.6 \pm 1.6$  and  $1.1 \pm 1.3 \mu\text{g}\cdot\text{g}_{\text{sed}}^{-1}$ ;  $p$ -value  $< 0.001$ ). Sediment was significantly finer in neap tides ( $94.9 \pm 61.5 \mu\text{m}$ ) than in spring tides ( $106.0 \pm 71.6 \mu\text{m}$ ;  $p$ -value  $< 0.001$ ). The water and organic matter contents in the sediment were not significantly different whatever the seasonal or tidal conditions ( $p$ -value  $> 0.05$ ). Finally, the density of *Terebralia palustris* (season:tidal cycle:  $F_{2, 596} = 0.85$ ,  $p$ -value = 0.45; season:  $F_{1, 596} = 0.21$ ,  $p$ -value = 0.67) and the average size of individuals per quadrat (season:tidal cycle:  $F_{2, 223} = 0.4001$ ,  $p$ -value = 0.68; season:  $F_{1, 223} = 0.0006$ ,  $p$ -value = 0.98) did not vary significantly within the temporal scale studied here.

### 3.2 Various favorable habitat compositions

Environmental characteristics provided a good discrimination between quadrats of absence and presence of *T. palustris* irrespective of sites (**Figure 3**). Axis 1 of PCA (**Figure 3**), which explains 23.6% of the variance, supports a variation among stations based on LAI, stagnant water, water content, canopy coverage, leaf litter biomass produced during a tidal cycle, organic matter content but also basal area and tree size. Axis 2 of PCA (**Figure 3**), which explains 15.4% of the variance, discriminates these sites on the basis of tree density, size and basal area.



**Figure 3:** Principal component analysis of the characteristics of the 7 studied landward mangroves ( $n = 600$ ) of the archipelago of Mayotte based on environmental variables (black arrows) with representation (different colors) of the hierarchical classification (UPGMA,  $k = 5$ ; represented on the bottom-left corner) defined by their environmental structure. Presence of *T. palustris* is represented by a blue arrow. Clusters 2 and 4 correspond mainly to areas where *T. palustris* is absent while clusters 1, 3 and 5 correspond mainly to areas with *T. palustris*. Abbreviations: tree\_density: Tree density; basal\_area: Average tree basal area; tree\_size: Average tree size; leaf\_litter: Leaf litter biomass produced during a tidal cycle; water: Cover of stagnant water on the ground; litter: Cover of litter on the ground; canopy: Percentage of canopy coverage on photographs; LAI: Leaf area index; altitude: Elevation on the shore; grain\_size: Median grain size of surface sediment; OM: Organic matter content of surface sediment; WQ: Water content of surface sediment; chl-a : Chlorophyll a content of surface sediment.

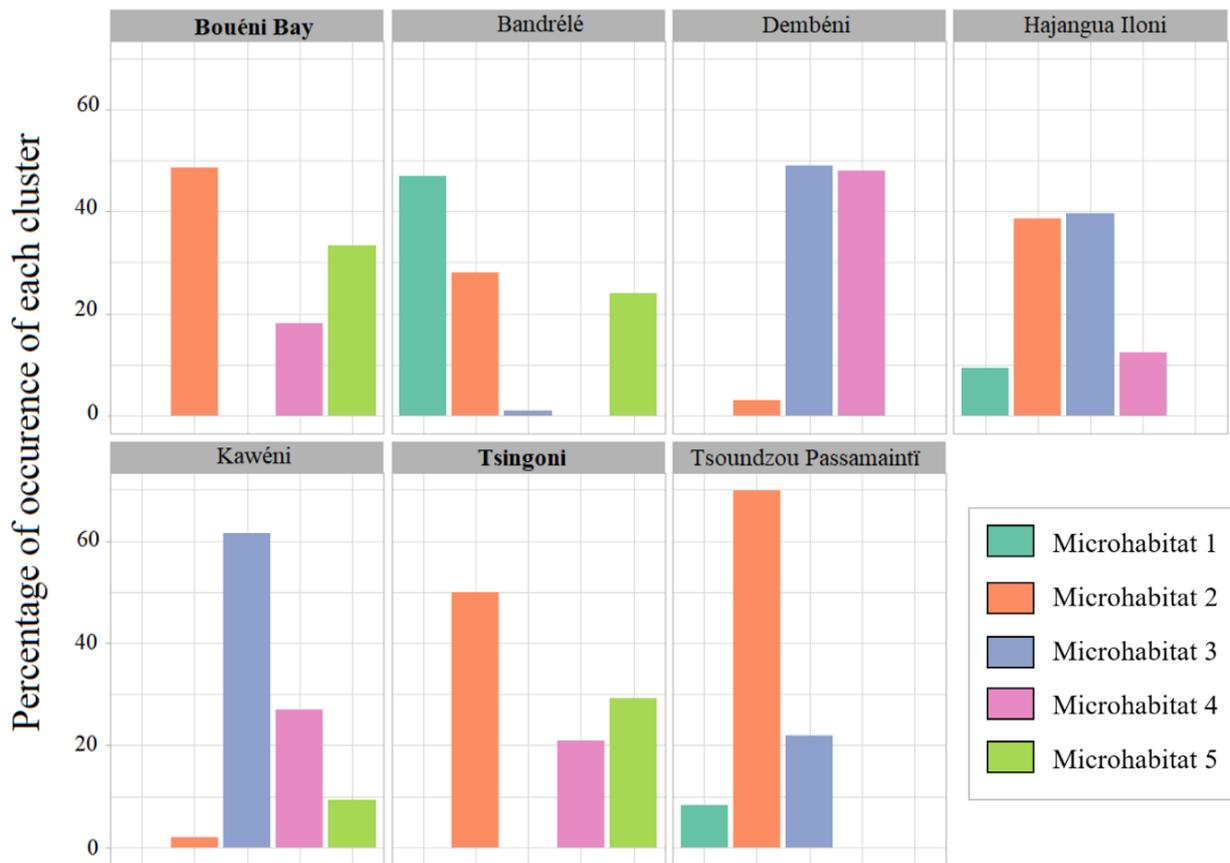
The hierarchical classification based on the environmental structure of the studied sites allows separating stations into five groups which differ in their environmental conditions (**Figure 3**, **Table 1**). These different microhabitats are not all present in the same landward mangrove, but at least three of them can be found per mangrove ( $3.45 \pm 0.54$  microhabitats per site: **Figure 4**). Microhabitats 2 and 3 are the most frequently encountered in the studied landward mangroves (with microhabitats 1 and 5 at the other extreme: table 1). Microhabitats 1 and 3 account for a greater proportion of presence sites of *T. palustris*, while microhabitat 4 is found almost exclusively on absence sites (**Table 1 & Figure 4**).

Microhabitat 4 (in pink, **Figure 3**) is characterized by the lowest densities ( $6.2 \pm 2.5$  trees.100 m<sup>-2</sup>) and largest trees ( $7.9 \pm 1.4$  m) of the surveyed areas, with large basal areas ( $3.4 \pm 1.1$  m<sup>2</sup>) and high litter production ( $1.5 \pm 0.8$  g.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>). Microhabitat 5 (in light green, **Figure 3**) is the highest microhabitat on the shore ( $2.1 \pm 0.3$  m), with the highest canopy cover ( $75.3 \pm 9.5\%$ ) and LAI ( $2.5 \pm 1.4$ ), the most litter produced by trees over a tidal cycle ( $1.5 \pm 0.9$  g.m<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup>), the richest sediment in organic matter ( $25.0 \pm 4.6\%$ ), chlorophyll a ( $2.5 \pm 2.1$  µg.g<sub>sed</sub><sup>-1</sup>) and water ( $64.5 \pm 6.2\%$ ), and the most litter on the ground ( $18.9 \pm 20.6\%$ ) and stagnant water ( $58.7 \pm 29.5\%$ ) covers. Microhabitat 1 (in dark green, **Figure 3**) and microhabitat 3 (in blue, **Figure 3**) have the highest tree density ( $25.8 \pm 21.9$  trees.100 m<sup>-2</sup>) and the densest canopy ( $72.8 \pm 13.1\%$ ). They are both absent from the two sites of absence of *T. palustris*. Microhabitat 2 (in orange, **Figure 3**) is characterized by the lowest values in most of the environmental variables studied (**Table 1**).

There is a significant difference (Kruskal-Wallis test:  $\chi^2 = 186.2$ , p-value < 0.001) in density of *T. palustris* between these five clusters. There are significantly (**Table 1**) more *T. palustris* in microhabitat 3 ( $36.2 \pm 40.3$  ind.m<sup>-2</sup>; n = 166) than in microhabitats 1 and 5 ( $18.9 \pm 34.9$  ind.m<sup>-2</sup>; n = 132) than in microhabitat 2 ( $6.8 \pm 17.6$  ind.m<sup>-2</sup>; n = 195) than in microhabitat 4 ( $0.2 \pm 2.1$  ind.m<sup>-2</sup>; n = 107). Similarly, individuals of *T. palustris* are significantly different in size according to the microhabitat ( $\chi^2 = 17.8$ , p-value < 0.01): they are longer in microhabitat 5 ( $6.5 \pm 1.9$  cm) than in microhabitats 1 and 3 ( $5.1 \pm 2.3$  cm) (**Table 1**).

**Table 1:** Mean  $\pm$  standard deviation of all environmental variables of the five microhabitat within the landward mangroves of Mayotte. Different letters indicate a significant difference ( $p < 0.05$ ) between the five microhabitats for each variable obtained by a Dunn test with a Benjamini & Hochberg correction adjustment method after a Kruskal-Wallis test. The significantly larger value across habitat types is shown in bold.

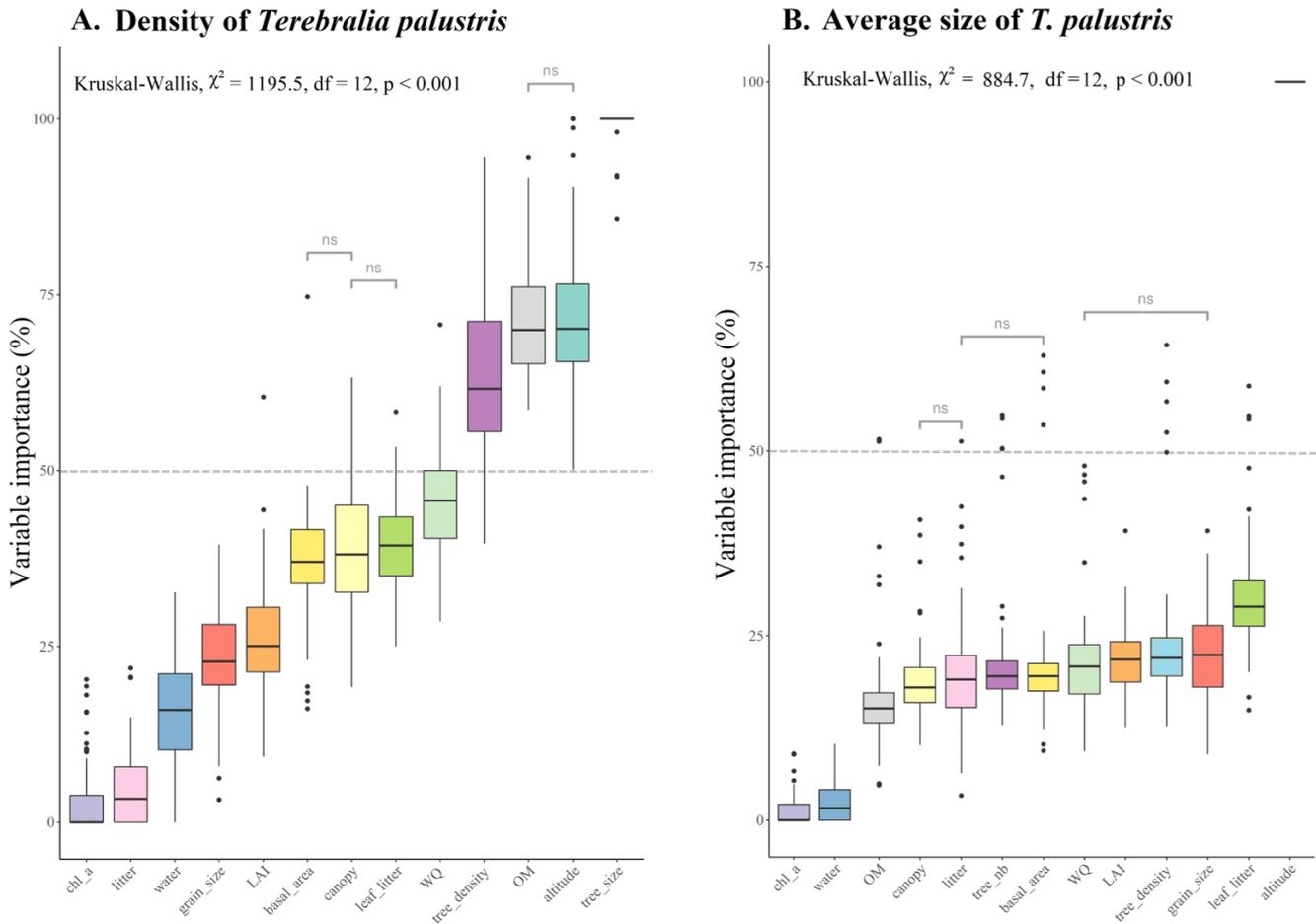
					
Tree size	3.3 $\pm$ 0.6 (a)	4.2 $\pm$ 1.1 (b)	3.8 $\pm$ 1.0 (c)	<b>7.9 <math>\pm</math> 1.4 (d)</b>	5.7 $\pm$ 1.3 (e)
Tree basal area	1.0 $\pm$ 0.4 (ab)	1.1 $\pm$ 0.7 (a)	1.2 $\pm$ 0.5 (b)	<b>3.4 <math>\pm</math> 1.1 (e)</b>	<b>3.0 <math>\pm</math> 1.2 (e)</b>
Tree density	<b>32.6 <math>\pm</math> 26.1 (a)</b>	9.3 $\pm$ 5.6 (b)	<b>23.3 <math>\pm</math> 19.6 (a)</b>	6.2 $\pm$ 2.5 (c)	20.2 $\pm$ 22.7 (d)
Canopy cover	70.7 $\pm$ 13.2 (acd)	51.0 $\pm$ 23.3 (b)	73.6 $\pm$ 13.0 (acd)	69.4 $\pm$ 15.4 (c)	<b>75.3 <math>\pm</math> 9.5 (d)</b>
LAI	2.1 $\pm$ 1.0 (ad)	1.1 $\pm$ 0.8 (b)	1.7 $\pm$ 0.7 (ac)	1.5 $\pm$ 0.6 (c)	<b>2.5 <math>\pm</math> 1.4 (d)</b>
Height on the shore	1.7 $\pm$ 0.4 (a)	1.5 $\pm$ 0.3 (b)	1.2 $\pm$ 0.3 (c)	1.5 $\pm$ 0.3 (b)	<b>2.1 <math>\pm</math> 0.3 (d)</b>
Organic matter	10.3 $\pm$ 3.2 (a)	14.3 $\pm$ 2.3 (b)	19.7 $\pm$ 3.6 (c)	16.2 $\pm$ 3.3 (d)	<b>25.0 <math>\pm</math> 4.6 (e)</b>
Water content	32.1 $\pm$ 9.4 (a)	38.8 $\pm$ 6.6 (b)	55.8 $\pm$ 7.1 (c)	43.9 $\pm$ 8.7 (d)	<b>64.5 <math>\pm</math> 6.2 (e)</b>
Stagnant water	9.4 $\pm$ 20.0 (a)	12.8 $\pm$ 23.5 (ab)	40.8 $\pm$ 35.5 (c)	20.7 $\pm$ 30.5 (b)	<b>58.7 <math>\pm</math> 29.5 (d)</b>
Litter on the ground	15.5 $\pm$ 16.6 (ac)	3.5 $\pm$ 5.7 (b)	<b>21.0 <math>\pm</math> 22.1 (e)</b>	14.3 $\pm$ 18.2 (a)	18.9 $\pm$ 20.6 (ac)
Leaf litter produced	0.9 $\pm$ 0.7 (a)	0.7 $\pm$ 0.6 (b)	1.2 $\pm$ 0.9 (c)	<b>1.5 <math>\pm</math> 0.8 (d)</b>	<b>1.5 <math>\pm</math> 0.9 (d)</b>
Chlorophyll-a content	0.7 $\pm$ 0.8 (a)	1.0 $\pm$ 1.5 (a)	<b>1.6 <math>\pm</math> 1.2 (b)</b>	1.0 $\pm$ 1.0 (a)	<b>2.5 <math>\pm</math> 2.1 (b)</b>
Sediment grain size	<b>227.0 <math>\pm</math> 84.2 (a)</b>	67.0 $\pm$ 35.5 (b)	91.0 $\pm$ 43.3 (c)	97.5 $\pm$ 54.5 (cd)	108.0 $\pm$ 46.5 (d)
n =	62	195	166	107	70
% sites of presence	51.6	22.6	73.5	1.9	41.4
<i>T. palustris</i> density	27.5 $\pm$ 43.4 (a)	6.7 $\pm$ 17.6 (b)	<b>36.2 <math>\pm</math> 40.3 (e)</b>	0.2 $\pm$ 2.1 (d)	11.3 $\pm$ 23.1 (a)
<i>T. palustris</i> average size	5.0 $\pm$ 2.0 (a)	<b>5.9 <math>\pm</math> 2.6 (ab)</b>	5.1 $\pm$ 2.4 (a)	5.0 $\pm$ 0.5 (a)	<b>6.5 <math>\pm</math> 1.9 (b)</b>



**Figure 4:** Distribution of the different microhabitat within the 5 studied mangroves where *T. palustris* is present and the 2 studied mangroves where *T. palustris* is absent (in bold).

### 3.3 Variation in density and average size of *Terebralia palustris* as a function of environmental variables

The importance of variables in the Random-forest model was calculated from 100 RF for density (**Figure 5A**) and average size (**Figure 5B**) of *T. palustris*. Tree size was the most important criteria in explaining the density of *T. palustris* ( $99.7 \pm 1.8\%$ ). Elevation on the shore ( $71.7 \pm 10.6\%$ ) and sediment organic matter content ( $71.2 \pm 7.5\%$ ) came next followed by tree density ( $63.5 \pm 11.6\%$ ). Other variables were not considered relevant to explain the density of *T. palustris* as they did contribute less than 50%. The second RF model (**Figure 5B**) showed that elevation on the shore is by far the most important variable ( $100 \pm 0\%$ ) in explaining average size of *T. palustris*. All other variables contributed less than 30%.



**Figure 5:** Boxplot (rectangles) with median value (black line) showing the importance of variables explaining: A- the density and B- the average size of *T. palustris* in the quadrats within the 5 landward mangroves of Mayotte by machine learning modeling (Random-forest;  $n = 100$ ,  $mtry = 4$ ;  $ntree = 200$ ). Variables not significantly different from each other by Wilcoxon test are displayed with the symbol "ns". All other comparisons between variables show a significantly positive difference. Abbreviations: see Figure 3.

## 4. Discussion

### 4.1 Temporal heterogeneity

The mangrove is a complex ecosystem where environmental conditions can vary according to seasons and/or tidal cycle (e.g. fluxes of organic and inorganic materials: BOTO AND WELLINGTON, 1988). In our study, there is much less stagnant water on the ground during neap tide in the dry season than in other conditions. In fact, this tidal condition basically reflects a lower tidal amplitude and therefore relatively longer exposition on the upper part of the shore

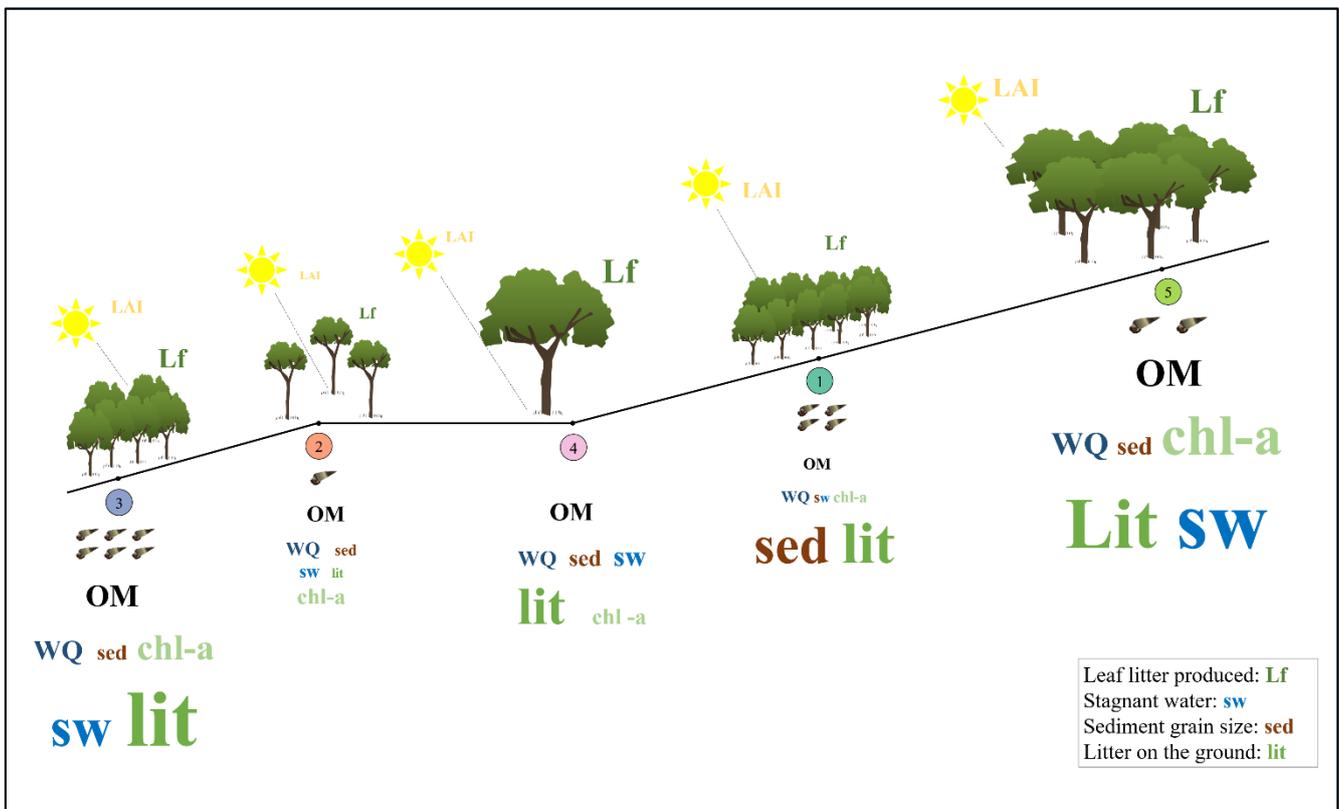
where *T. palustris* is present. Add to this the fact that in the dry season rainfall is very scarce or even absent and constant wind more frequent leading to faster evaporation on the sediment surface, stagnant water on the ground is very poor in dry-season neap tides. There is also more litter on the ground and more chlorophyll a in the sediment during the dry season than in the wet season. The greater dryness during the dry season likely leads to greater mangrove leaf fall (OCHIENG AND ERFTEMEIJER, 2001; WAFAR ET AL., 1997), and therefore to more litter on the ground during the dry season. Sediment is finer during neap tide, which can be explained by the fact that hydrodynamics allow the finest particles to settle (MAZDA ET AL., 2007).

The areas of species presence expand and contract depending on whether the season is wet or dry, notably due to sediment moisture at the scale of the landward mangrove (chapter 2). However, in our study, sampling did not reveal any difference in the density or size of *T. palustris* according to season and tidal cycle. Firstly, as we carried out this study over a single year, the magnitude of changes measured over the studied year may not be sufficient (year of low seasonal variation) to cause a significant difference. Secondly, we established observations on fixed quadrats in zones where *T. palustris* was found all over the year (based on chapter 2), which eliminates zones where seasonal differences would be more likely to be found. We thus adapted our protocol to identify strong spatial trends, which meant focusing on the heart of the species' distribution and therefore probably missing the most variable zones over time. In particular, at the scale of the landward mangrove, it has been shown that drier conditions can lead to patch size fragmentation and reduction in certain sites (chapter 2). It is thus possible that the temporal variability of *T. palustris* distribution is dependent on the scale at which it is observed.

## 4.2 Spatial heterogeneity

Unlike other areas in its range (FRATINI ET AL., 2004), *T. palustris* is confined to the landward mangroves in Mayotte, on the upper shore (BROSSE, 2019). Our results confirm that the habitat of *T. palustris* within the landward mangrove is highly heterogeneous. Yet the species exhibits a marked preference for some microhabitats. We showed that the landward mangroves of Mayotte are home to five microhabitats, four of which are potentially suitable for *T. palustris* (**Figure 6**). These microhabitats are distinguished from each other mainly by differences in tree

configuration (height, density, and basal area), shore elevation and sediment organic matter content (**Figure 3**).



**Figure 6:** Relative environmental characteristics (proportionally represented, see the different applied tests on table 1) to the different microhabitats (clusters of the hierarchical classification) present within an artificial landward mangrove in Mayotte (the 5 microhabitats were not found within the same mangrove).

The results of the Random forest modeling indicate a higher influence of the forest structure through the average tree size and tree density to explain the density of *T. palustris* within the landward mangrove of Mayotte. *T. palustris* is only rarely found (in 1.9% of microhabitat 4 sites) where mangrove stands are characterized by the tallest trees ( $7.9 \pm 1.4$  m) with high basal area ( $3.4 \pm 1.1$  m<sup>2</sup>). Tall trees occupy a large space, leaving little opportunity for other trees to grow around them, which implies a low tree density in these areas, and therefore localized shading in patches under each tree, leaving many areas under the direct influence of sun exposure. *T. palustris* is found most frequently in microhabitats where trees are few ( $8.1 \pm 3.7$  trees.100 m<sup>2</sup>), medium-sized ( $5.7 \pm 1.3$  m) but with the second largest basal area ( $3.0 \pm 1.2$  m<sup>2</sup>), such as microhabitat 5, but also where trees are smaller ( $4.1 \pm 1.3$  m) and much more numerous ( $24.5 \pm 22.2$  trees by 100 m<sup>2</sup>), such as microhabitats 1 and 3 (microhabitats absent from sites

where the species is absent). These microhabitats provide sufficient shade to prevent desiccation, but not too much to allow biofilm production and growth of surrounding trees (largest LAI where *T. palustris* is more found: microhabitats 1 & 5, **Table 1**).

Elevation on the shore also plays an important role and implies a bimodal response, as *T. palustris* is found lower (microhabitat 3:  $116 \pm 29$  cm) and higher (microhabitat 5:  $210 \pm 32$  cm) on the shore within the landward mangroves of Mayotte. These different configurations may be linked to the distribution of the animal at different life stages. Indeed, as in many other places over its range (PAPE ET AL., 2008; PLAZIAT, 1984; SLIM ET AL., 1997; SOEMODIHARDJO AND KASTORO, 1977; WELLS, 1980), a spatial segregation between juveniles and adults is observed at our sites. Elevation on the shore explains all or part of the differences in average size of *T. palustris* according to the Random-forest model (**Figure 5B**). In fact, the higher the shore, the greater the shell length of *T. palustris* observed (low positive correlation, Kendall test:  $z = 28.862$ ,  $\tau = 0.23$ , p-value < 0.001). Microhabitats 1 & 3, lower on the shore, are colonized by smaller individuals ( $5.1 \pm 2.3$  cm) while microhabitat 5, higher on the shore, is colonized by larger individuals ( $6.5 \pm 1.9$  cm). Only the mangroves of Kawéni and Bandrélé host at least two of these microhabitats within the same mangrove, and microhabitats 3 and 5 were even found within the same station in Kawéni. The presence of juveniles lower on the shore may help them avoid the stress associated with desiccation (PENHA-LOPES ET AL., 2009; SLIM ET AL., 1997). Lower microhabitats offer a greater immersion period to smaller individuals that are less resistant to desiccation due to a higher surface-to-volume ratio. Moreover, they are found in a microhabitat where the trees are dense (**Figure 6**), allowing limited sunlight penetration and avoiding excessive evaporation of stagnant water. Trees thus act as a facilitating species (*sensu* BULLERI ET AL., 2016) for *T. palustris*, providing both a refuge to avoid desiccation and a food source with their leaves. However, as we have just seen, zones with large, relatively isolated trees (microhabitat 4) are barely colonized by *T. palustris*, suggesting a threshold under which desiccation stress is no longer ameliorated.

Organic matter also plays an important role (**Figure 5A**) in explaining higher densities of *T. palustris*. In fact, 58% of sites have a low or even null density of *T. palustris* accompanied by low organic matter content (low positive correlation:  $z = 8.667$ ,  $\tau = 0.26$ , p-value < 0.001). A change in diet has been demonstrated for this species, paralleling the anatomical development of the radula (HOUBRICK, 1991). Juveniles are either detritivores or filter feeders while adults are grazers (FRATINI ET AL., 2004; PAPE ET AL., 2008; SLIM ET AL., 1997). Thus, dependence on soil organic matter is much greater for juveniles, which feed largely on it, while adults depend

mainly on plant materials (FRATINI ET AL., 2004; SLIM ET AL., 1997). Juveniles are mostly found within microhabitats characterized by high levels of organic matter and chlorophyll a in the sediment, the basis of their diet (PAPE ET AL., 2008; SLIM ET AL., 1997). Adults are found higher on the shore, where the trees are taller and produce more litter (**Figure 6**). This segregation with age, linked to the change in diet, allows the species to find more favorable conditions for feeding on plant matter at adult stage, but also to avoid too much intra-specific competition: adults still feed to a lesser extent on organic matter on the ground.

In fact, not all microhabitat types were observed at the studied stations within the same landward mangrove, but at least two of the most suitable microhabitats were observed at our sites (except at Dembéni, where only habitat 3 was observed). The study of the distribution of *T. palustris* within these mangroves showed a large number of patches of presence and a high percentage of occupation of the landward mangrove by the species at Dembéni (chapter 2). Sampling patches of presence was therefore certainly not comprehensive in this mangrove and it is possible that microhabitat 5 is found higher on the shore than on the studied stations (chosen by random sampling).

Habitat heterogeneity established by vegetation structure, physico-chemical properties of the sediment, topography and zonation within the landward mangroves of Mayotte enables *T. palustris* to find different favorable microhabitats within its environment. The species is found where biotic (tree size and density) and abiotic (zonation, sediment physico-chemical parameters) environmental conditions are conducive to its survival. These favorable conditions are reflected in several different microhabitats within the landward mangrove of Mayotte at a scale ranging from 1 m<sup>2</sup> to 100 m<sup>2</sup>. This means that the species is not dependent on a single microhabitat, but can accommodate several possible habitat compositions within a relatively heterogeneous ecosystem which may improve its resilience to habitat modification.

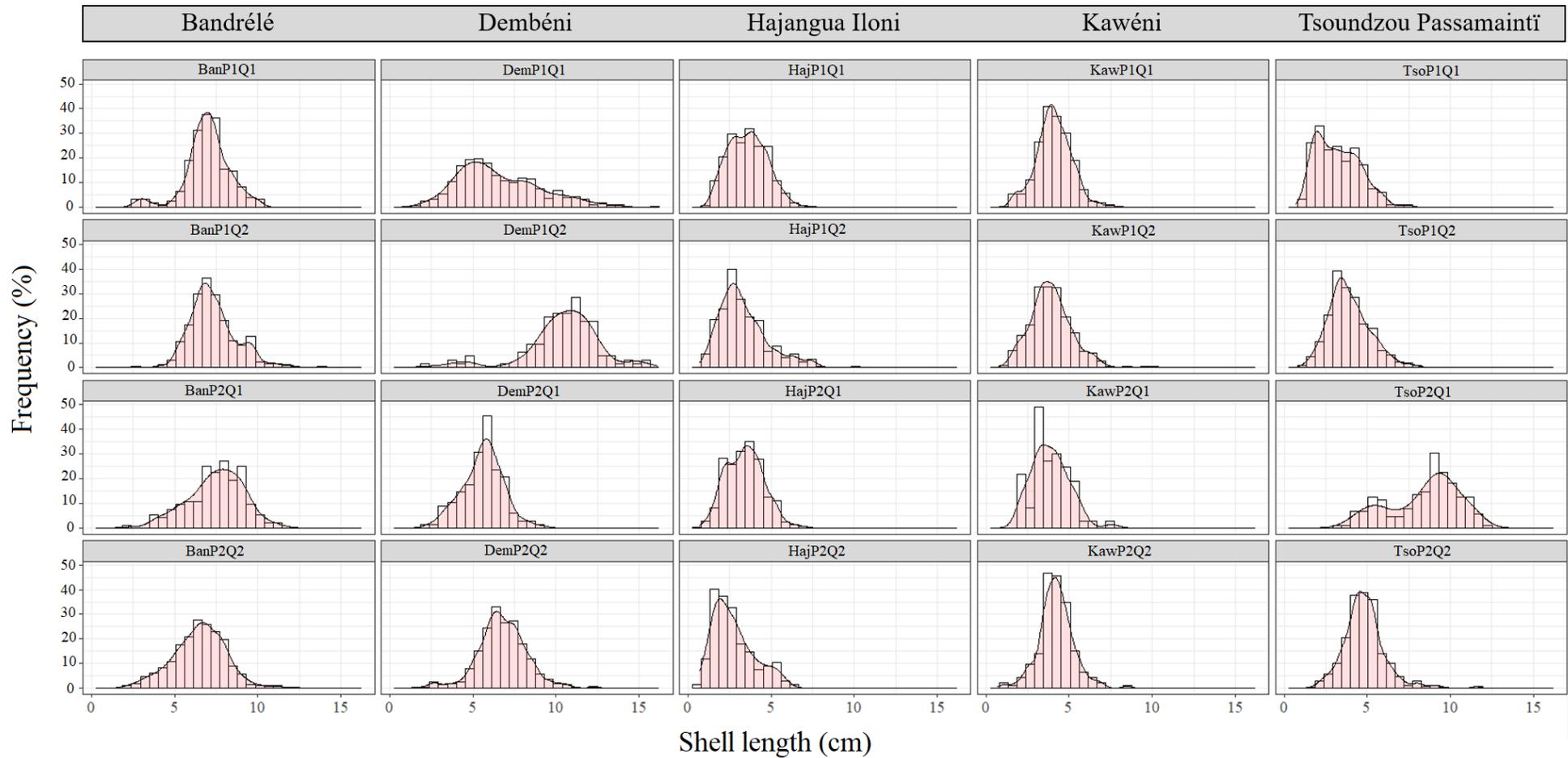
The landward mangroves of Bouéni Bay and Tsingoni, where the species was absent, are divided into three microhabitats, with around 70% of microhabitats not suitable for *T. palustris* (microhabitats 2 and 4: **Figure 4**). The microhabitats where the species lives in greatest density (microhabitats 1 and 3) are absent. Thus, 30% of the quadrats sampled on these sites are represented by a microhabitat that could host the species at relatively low densities (microhabitat 5) but the species is not found there. Other processes seem to explain the absence of the species, such as potentially anthropic factors (wastewater has been observed in the vicinity of these stations) or connectivity problems limiting migration and therefore the establishment of populations on these sites.

## 5. Conclusion

The different microhabitats present in the landward mangroves of Mayotte have different characteristics that can be conducive to the presence of *T. palustris* in different ways (**Figure 6**). This is partly due to the size segregation, which widens the species' ecological niche and avoids excessive intra-specific competition between juveniles and adults for resources (adults feed preferentially on plant matter but can also feed on microphytobenthos) and space. Juveniles are thus found lower on the shore in greater densities than adults higher up. The importance of tree size, soil organic matter content and elevation on the shore are put into perspective with notions directly or indirectly linked to the species' diet and its ability to avoid desiccation. Habitat heterogeneity between the 1 and 100 m<sup>2</sup> scale is therefore essential for the development of *T. palustris* within the mangroves of Mayotte. Habitat heterogeneity and, more specifically, the different environmental composition of forest structure and sediment composition and their spatial configuration (particularly along the intertidal gradient) should be taken into account in aspects relating to mangrove conservation and management.

## 6. Appendices

Appendix SB1: Shell length-frequency distributions of *Terebralia palustris* individuals observed in the stations of the 5 studied mangroves of Mayotte where the mollusk is present.





## PRINCIPAUX RÉSULTATS

Ce chapitre de thèse a permis de montrer dans un premier temps que la **mangrove interne**, habitat favorable à *Terebralia palustris*, était en fait un **habitat hétérogène** temporellement. En effet, les conditions environnementales varient au sein de la mangrove interne sous l'influence de la saison et du cycle de marée notamment concernant l'humidité au sol qui est plus faible en saison sèche et en morte-eau. Cette variabilité temporelle n'impacte pourtant pas les combinaisons de structure des populations de *T. palustris* étudiées en termes de densité et de taille moyenne dans le cas présent.

De plus, l'**hétérogénéité** de la mangrove interne s'exprime également **spatialement** avec un découpage de l'habitat en **cinq microhabitats différenciés par leurs structures de végétations, la teneur en matière organique du sol** ou encore **leur hauteur sur l'estran**. Sur ces cinq compositions d'habitat, une semble être défavorable à l'espèce et est représentée par de très grands arbres représentant une faible densité et laissant passer les rayons du soleil. Les quatre autres microhabitats hébergent l'espèce dans des proportions variées à des densités et des tailles moyennes différentes. *T. palustris* y est retrouvé car **la végétation procure un ombrage important** nécessaire à l'espèce pour éviter la dessiccation notamment de par la densité des arbres et leur hauteur.

Enfin, une **différence de microhabitat** a été observée **entre les juvéniles et les adultes** basée sur une **différence d'élévation sur l'estran** : les juvéniles étant trouvés plus bas en mangrove interne par rapport aux adultes. Cette ségrégation par la taille est liée directement ou indirectement à des notions d'alimentation et de capacité à éviter la dessiccation.

**1** **Échelle spatiale de la mangrove interne de Mayotte**

Niche réalisée de *Terebralia palustris* influencée par :

Densité en arbre  
Taille de l'arbre  
Quantité de matière organique  
Altitude

**Mangrove interne**

Pas d'influence de la saison et du cycle de marée

**2** **Ségrégation par la taille des sous-cohortes : juvéniles plus bas sur l'estran que les adultes**

Hauteur sur l'estran

**3** **5 configurations d'habitat en mangrove interne à Mayotte : 3 plus propices à *T. palustris***

WQ++++ sed ++ sw++++	lit+++ chl-a++
WQ++ sed + sw+	lit+ chl-a+

LAI ++++  
Lf +++  
LAI ++  
Lf +++  
LAI +++  
Lf ++  
LAI ++++  
Lf +++  
OM ++++  
OM ++  
OM +++  
OM +  
OM ++++

WQ++++ sed +++ sw++++	lit+++ chl-a+++
WQ+++ sed ++ sw++	lit++ chl-a+
WQ+ sed ++++ sw+	lit+++ chl-a+

Figure 21 : Principaux résultats obtenus lors de l'étude de la niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* au sein de la mangrove interne de Mayotte.

# Discussion générale



A. Rojas-Barrantes

Ce travail de thèse s'est attelé à caractériser les déterminants socio-écologiques conditionnant la présence de *Terebralia palustris* dans les mangroves de l'archipel de Mayotte. Compte tenu de son écologie, son abondance et sa biomasse, cette espèce est importante dans le fonctionnement et la bonne santé de ces habitats. Pour cela, trois objectifs avaient été affichés au début de ce projet :

- 1) Documenter de manière exhaustive la présence de *Terebralia palustris* dans tous les systèmes de mangrove de Mayotte de surface supérieure à 1 ha, et caractériser les interactions de cette espèce avec son environnement socio-écologique ;
- 2) Comprendre la distribution spatio-temporelle de l'espèce au sein des mangroves où elle est présente à Mayotte ;
- 3) Définir la niche écologique réalisée de *Terebralia palustris* au sein des mangroves de Mayotte en se focalisant sur les facteurs environnementaux.

Dans cette discussion générale, je vais reprendre et mettre en perspective les résultats obtenus avec les différents objectifs cités ci-dessus. Ces résultats seront également remis dans un contexte plus global via une comparaison avec les données existantes dans la littérature. L'apport de ce travail sera ensuite discuté purement en termes d'écologie en élargissant les questions posées à d'autres espèces, d'autres environnements. La question d'échelle a aussi été au centre de la réflexion de ce manuscrit et sera abordée dans cette discussion, avec un point particulier fait sur les questions de dynamique de l'habitat. Enfin, cette thèse a été pensée et réfléchi également dans un contexte de gestion et de conservation de l'espèce, ainsi des perspectives en ce sens seront annoncées.

# 1. *Terebralia palustris*, une espèce au centre de nombreuses études mais des connaissances toujours limitées voire contradictoires sur sa distribution : apports de l'étude à Mayotte

Pour rappel, l'écologie de *Terebralia palustris* a été étudiée dans de nombreuses mangroves à travers son aire de répartition de l'Afrique du Sud (RAW ET AL., 2017A), à l'Australie (WELLS ET LALLI, 2003), en passant par le Japon (NISHIHIRA ET AL., 2002). Si une grande partie de ces articles ne fait pas référence à la localisation précise du gastéropode dans la mangrove, d'autres font état d'une localisation variée selon la mangrove. En effet, il a pu être retrouvé plutôt en mangrove interne (en Australie : WELLS, 1980), en mangrove externe (au Mozambique : PENHA-LOPES ET AL., 2009) ou dans la globalité de la mangrove (dans des peuplements à *Avicennia marina* mais aussi à *Rhizophora mucronata* en mélange parfois avec quelques *Ceriops tagal* au Kenya : FRATINI ET AL., 2004, ou à la fois dans des peuplements à *A. marina* et d'autres à *Rhizophora stylosa* mélangé avec des *Bruguiera gymnorrhiza* au Japon : NISHIHIRA ET AL., 2002). A Mayotte le gastéropode a été retrouvé seulement en mangrove interne, sur les hauteurs de l'estran, sous la canopée dominée par *A. marina* hormis quelques cas de présence sur des zones dépourvues d'arbres (sur les tannes de Dembéni et de Kawéni mais aussi sur la vasière directement devant la mangrove et à l'arrière de la mangrove aux Badamiers) ou sur des zones débordant dans la mangrove centrale (à Bandrélé).

La présence de *T. palustris* quasiment exclusivement sur les parties proches des terres dans les mangroves de Mayotte implique que, sur ces mangroves, les conditions plus basses sur l'estran ne conviennent pas à l'espèce alors que celles-ci conviennent à l'espèce dans d'autres configurations de mangrove à travers son aire de répartition (bien que la précision des hauteurs sur l'estran ne soit pas clairement établie par les auteurs). Les mangroves internes de Mayotte sont pourtant les zones les plus longtemps émergées et donc les plus soumises aux phénomènes de dessiccation. Sa présence sur le haut de l'estran suggère que le stress lié au phénomène d'émersion/immersion n'est pas aussi contraignant pour l'espèce que sur d'autres sites, tant qu'il y a une canopée lui fournissant l'ombrage nécessaire pour éviter la dessiccation (CROWE, 1997). Par ailleurs, Pape et ses collaborateurs (2008) avancent qu'une absence de *T. palustris* sur la partie basse de la mangrove de la Baie de Gazi au Kenya peut être potentiellement due à une présence accrue de prédation surtout par le crabe carnivore *Scylla serrata*. Il s'agit d'une espèce que l'on retrouve à Mayotte surtout sur la vase devant les mangroves et dans la mangrove

externe (communication personnelle de L. Mégevand, article en cours d'écriture). Il est alors probable qu'une prédation de *S. serrata* sur *T. palustris* plus bas sur l'estran existe. En effet, il a été prouvé que ce crabe se nourrit des espèces du genre *Terebralia* en Australie en brisant leur apex (WELLS ET LALLI, 2003). Les raies, lorsqu'elles remontent en mangrove, peuvent également se nourrir des gastéropodes de mangrove à marée haute mais sont limitées par l'enchevêtrement de racines et pneumatophores (WELLS, 1986). Enfin, une autre explication pourrait être celle de la compétition. *T. palustris* et les crabes Sesarmidae se nourrissent de feuilles de palétuviers et doivent ainsi se partager la même ressource (FRATINI ET AL., 2000 ; SLIM ET AL., 1997). Les différentes espèces de Sesarmidae sont distribuées en mangrove le long du gradient intertidal et occupent chacune une niche différente (DAHDOUH-GUEBAS ET AL., 1999, 1998 ; FRATINI ET AL., 2000). À Mayotte, alors que la plupart des Sesarmidae sont retrouvés plus bas sur l'estran avec des abondances importantes en mangrove centrale, le haut de l'estran est dominé par *Neosarmatium africanum* (De Man, 1887) (THEUERKAUFF, 2018). La forte présence de compétiteurs potentiels tels que *Neosarmatium smithi* (H. Milne-Edwards, 1853), *Parasesarma guttatum* (A. Milne-Edwards, 1869), ou encore *Parasesarma leptosoma* (Hilgendorf, 1869), relativement plus bas sur l'estran pourrait ainsi également limiter la présence de *T. palustris* sur ces zones. Malgré les pistes avancées ci-dessus, cette différence de distribution dans son aire de répartition reste encore à clarifier mais semble s'orienter vers un rôle accru des interactions biotiques. Une comparaison avec les autres sites étudiés dans la littérature, notamment en lien avec d'une part les variables expliquant la distribution établies dans mon étude (largeur de la mangrove, élévation sur l'estran, distribution des palétuviers sur le gradient intertidal) et d'autre part avec celles liées aux distributions des crabes (pour des questions de compétition) permettrait sans doute de clarifier ce sujet.

Comme cité précédemment, l'ombrage semble jouer un rôle essentiel pour que l'espèce évite la dessiccation. En effet, les études réalisées sur les conditions environnementales favorables à *T. palustris* à travers son aire de répartition, bien que focalisées pour la plupart sur un seul site d'étude, semblent concorder pour statuer qu'il leur faut un ombrage important pour subsister (CROWE, 1997 ; SLIM ET AL., 1997 ; WELLS ET LALLI, 2003). Les mesures faites à Mayotte vont bien dans ce sens, en montrant que l'ombrage est bien crucial pour *T. palustris* mais mettent l'accent surtout sur la morphologie des palétuviers (chapitre 3). En outre, la taille des arbres et leur densité<sup>6</sup> jouent un rôle important dans la densité du mollusque. Les palétuviers jouent un

---

<sup>6</sup> Il est important ici de rappeler qu'en mangrove, la densité des palétuviers est un facteur qui correspond ou qui est à minima redondant avec la composition des espèces de palétuviers, leur morphologie ou encore la fermeture de la canopée.

rôle de facilitateurs (*sensu* BULLER ET AL., 2016) pour *T. palustris* en procurant à la fois un abri de la dessiccation et un garde-manger avec ses feuilles et fruits. Mais cette relation taille/ombrage n'est pas forcément linéaire et, à Mayotte, les arbres de trop grandes tailles forment un habitat où le gastéropode est peu voir pas retrouvé. Ces microhabitats sont dominés par de grands arbres espacés (**Figure 22**). Il s'agit donc de microhabitats clairsemés où ces gros arbres forment des îlots d'ombre mais laissant passer le spectre complet des rayons lumineux du soleil tout autour d'eux. A Mayotte, il semble donc plus intéressant pour *T. palustris* que les arbres soient de taille moyenne mais plus nombreux formant ainsi une canopée continue et dense.



**Figure 22** : Vue aérienne sur la partie nord de la mangrove de Dembény. Sur la gauche de la photographie (pointillés jaunes), les palétuviers sont plus grands et plus éparpillés, ils fournissent une canopée imposante mais projetant finalement moins d'ombre à l'échelle du patch que la zone où les palétuviers sont plus petits mais plus denses sur la droite de la photographie (pointillés bleus). *Terebralia palustris* est retrouvé dans ces zones au fond et à droite sur la photographie (traits noirs). Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky.

De manière assez localisée et exceptionnelle, de grands palétuviers peuvent former une canopée dense et fermée où les apports nutritifs sont plus conséquents via les déversements en eaux usées à proximité des habitations (observations personnelles). Ces habitats semblent pouvoir

héberger l'espèce localement sur des surfaces quand même restreintes, relativement éloignées des déversoirs, et où des puits de lumière arrivent à traverser la canopée pour permettre au microphytobenthos de se développer (**Figure 23**). Il s'agit plus d'une exception, et généralement ces microhabitats sont accompagnés d'une pollution de nature diverse (macro-déchets, micro-déchets et polluants liquides), sûrement localement néfaste pour l'espèce (voir PENHA-LOPES ET AL., 2010).



**Figure 23** : Vue aérienne par drone d'un habitat dominé par de grands *Avicennia marina* formant une canopée complètement fermée dans la mangrove interne de Dembéni. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky.

Sa présence sur des zones dégarnies d'arbres, telles que sur les tannes, peut interroger (**Figure 24**). En effet, ces habitats ne fournissent ni ombre ni litière, ressources pourtant importantes pour l'espèce (CROWE, 1997 ; FRATINI ET AL., 2004). Il s'agit néanmoins d'habitats où le microphytobenthos se développe naturellement. Il est à noter que l'observation sur ces zones n'a été faite qu'en saison humide, lorsque les tannes restent relativement humides, limitant ainsi le stress hydrique. L'eau provenant des pluies et écoulements permettrait donc à l'espèce d'occuper cet habitat ponctuellement et ainsi d'agrandir sa niche. *T. palustris* a déjà été observé dans des endroits du monde où il n'y a pas de mangrove, comme dans des canaux d'écoulements

aux Emirats-Arabes-Unis (FEULNER, 2000), ce qui prouve que l'espèce peut subsister en se nourrissant exclusivement d'algues et de débris organiques bien qu'il ne se retrouve pas dans son habitat optimal.



**Figure 24** : Vue aérienne de la mangrove de Dembeni avec son grand tanne, zone sur-salée dépourvue d'arbres, au centre de la photographie. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l'aide d'un drone par Y. Mercky.

Sur l'île d'Europa (sud du canal du Mozambique), *T. palustris* est observé en densité élevée sur des faciès à petits *R. mucronata* très espacés laissant passer toute la lumière du soleil (observations de Claire Golléty). Europa étant à une latitude plus grande (22°21 Sud comparée à 12°52 pour Mayotte), la durée du jour y est plus courte en hiver et le temps du soleil passé au zénith y est plus court induisant une exposition à l'irradiance plus faible qu'à Mayotte. De plus, le sédiment y est d'origine corallienne donnant une couleur très claire et donc captant moins l'énergie des rayons lumineux. Un compromis semble donc se dégager concernant le phénomène de dessiccation à travers ici la variabilité de l'exposition à l'irradiance en fonction de sa localisation géographique (latitude), de la composition physico-chimique du sol (nature du sédiment, température, humidité) et de l'ombrage fourni par les palétuviers agissant comme facilitateurs en filtrant la lumière du soleil.

Un autre aspect contradictoire qui varie selon les sites d'étude dans la littérature est la potentielle distribution séparée entre les juvéniles et les adultes de *T. palustris*. Une ségrégation entre juvéniles et adultes est observée dans de nombreuses mangroves (PAPE ET AL., 2008 ; SLIM ET AL., 1997 ; WELLS, 1980) mais il ne s'agit pas d'une généralité (FRATINI ET AL., 2004). La ségrégation par la taille a été mise en évidence à Mayotte à l'échelle de mes sites d'étude (chapitre 3), montrant que les plus petits individus sont retrouvés plus bas dans la mangrove interne que les plus grands individus. Il faut cependant noter qu'adultes et juvéniles peuvent être retrouvés au même endroit en même temps. Cette ségrégation n'est pas marquée au point d'avoir d'un côté les juvéniles et d'un autre côté les adultes. Dans un patch de présence, il est ainsi possible d'observer des zones occupées uniquement par des adultes, d'autres zones uniquement par des juvéniles et bien souvent des zones de mélange entre les deux stades de vie de l'animal (chapitre 3). Cette répartition différenciée a été expliquée sur d'autres sites par un changement de régime alimentaire et donc une niche écologique différente selon le stade de vie chez cette espèce (FRATINI ET AL., 2004 ; PAPE ET AL., 2008 ; SLIM ET AL., 1997). Le développement anatomique de la radula (HOUBRICK, 1991) permet ainsi à l'adulte de fragmenter les feuilles de palétuviers et donc de les incorporer à leur régime alors que les juvéniles se nourrissent du microphytobenthos (FRATINI ET AL., 2004 ; SLIM ET AL., 1997). J'ai montré qu'à Mayotte les adultes sont généralement plus haut sur l'estran où les arbres sont souvent plus grands et produisent plus de feuilles alors que les juvéniles ont tendance à être plus bas, sur des zones plus souvent recouvertes par la marée leur permettant d'éviter les phénomènes de dessiccation mais également où le microphytobenthos est plus abondant (PENHA-LOPES ET AL., 2009). La migration des adultes vers le haut de l'estran en relation avec ce changement de niche trophique permet ainsi à l'espèce d'éviter une compétition intra-spécifique trop importante et d'optimiser l'usage de la ressource (LOREAU ET EBENHOH, 1994). De plus, les feuilles sont également la ressource principale des crabes de la famille des Sesarmidae qui sont de redoutables compétiteurs (FRATINI ET AL., 2000). Les adultes arrivent à contrecarrer cette compétition en se concentrant à plusieurs sur une même feuille, empêchant les crabes d'accéder à la feuille, de la déplacer et donc de la voler (FRATINI ET AL., 2000). Les jeunes individus, plus petits de taille, ne seraient pas assez lourds et seraient ainsi retournés par les crabes dans leur recherche de feuilles (FRATINI ET AL., 2000). Cette différence de régime alimentaire selon le stade de vie de l'animal permet donc également de limiter la trop forte compétition interspécifique avec les crabes pour les juvéniles.

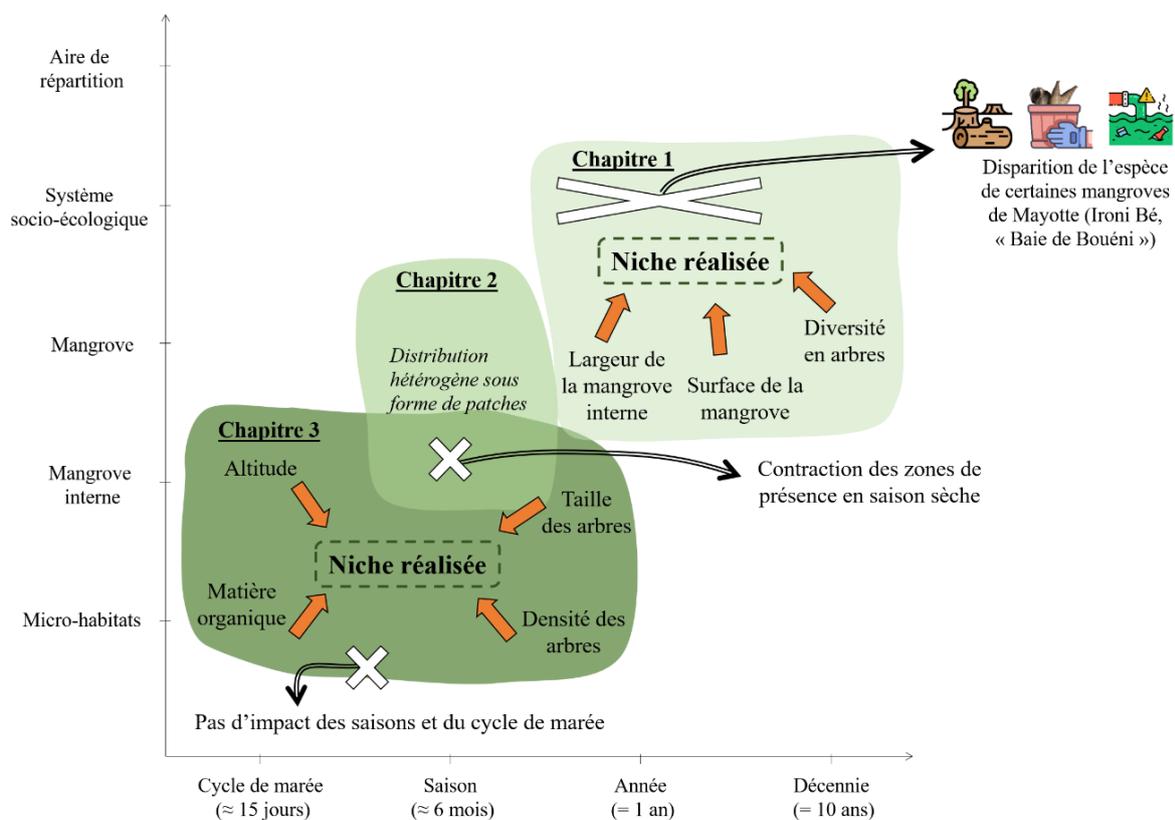
A travers le cas de *T. palustris*, l'étude de sa distribution à différentes échelles spatiales a mis l'accent sur l'hétérogénéité de l'habitat pour expliquer la présence du gastéropode dans son milieu. L'hétérogénéité issue de la composition structurelle de la végétation de la mangrove interne caractérisée par un indice de monospécificité de l'habitat en *Avicennia marina*, a été mise en avant pour son rôle important dans l'explication de la présence ou de l'absence de *T. palustris* dans les mangroves de l'archipel (chapitre 1). Au sein de la mangrove, l'hétérogénéité spatiale observée dans la distribution de l'espèce suggère que le gastéropode était influencé par la variabilité à fine échelle des conditions environnementales (chapitre 2). Enfin, au sein de la mangrove interne, l'étude de *T. palustris* dans son habitat a montré qu'il n'existait pas un seul habitat propice à l'espèce mais plutôt plusieurs microhabitats (chapitre 3). Elle a également permis de mettre en avant un microhabitat non propice pour l'espèce (microhabitat 4 du chapitre 3). L'espèce est ainsi absente (ou vraiment très peu présente : dans 1,9 % des cas) des microhabitats structurés par de très grands palétuviers formant un peuplement peu dense où le sédiment est très pauvre en matière organique. Cet assemblage grand palétuvier/faible contenu en matière organique est d'ailleurs marquant puisque le gastéropode est retrouvé en très faible densité ( $1,2 \pm 8,1 \text{ ind.m}^{-2}$ ) lorsque la taille des palétuviers est supérieure à 3,6 m et que le contenu en matière organique est inférieur à 19,6 %. Tous ces résultats ont mis l'accent sur le fait que la mangrove interne n'est pas un habitat homogène mais plutôt un ensemble de microhabitats différents formant un assemblage varié ouvrant le champ des possibles pour l'espèce en termes d'ombrage, de temps d'immersion, d'alimentation (qualité et quantité), de degré de compétition et de prédation mais également de degré de perturbations anthropiques. L'hétérogénéité de la mangrove interne contribue donc à un élargissement du nombre de microhabitats favorables pour l'espèce. Elle permet à l'espèce d'éviter une compétition trop accrue entre ses différents stades de vie, d'éviter également une compétition exacerbée avec les crabes, ou encore la prédation. Elle laisse place aux capacités de résilience des populations de *T. palustris* pour prospérer dans un ensemble où la perte d'un microhabitat de façon naturelle ou anthropique reste soutenable.

## 2. Des processus émergents à des échelles spatio-temporelles différentes

### 2.1 De l'importance d'observer la nature à la bonne échelle

Le travail effectué dans cette thèse a pu mettre le doigt sur un phénomène essentiel dans la compréhension de l'écologie et de ces mécanismes : la notion d'échelle. En effet, comme Levin l'a introduit en 1992, « les patrons écologiques agissent à différentes échelles spatiales et temporelles et génèrent des modèles à des échelles qui peuvent être différentes de celles auxquelles les patrons agissent ». Ce postulat intime tout écologue souhaitant comprendre un système à étudier les patrons à l'échelle correspondante tout en faisant des liens entre ces échelles (CHAVE, 2013).

Ici, j'ai étudié différentes échelles spatiales, allant de l'échelle de l'archipel de Mayotte (chapitre 1), à l'échelle de l'habitat (chapitre 3), en passant par l'échelle de la mangrove (chapitre 2). Certains patrons observés à une échelle n'ont pas la même résonance à une autre échelle (**Figure 25**).



**Figure 25** : Représentation schématique des différentes échelles observées et étudiées dans cette thèse qu'ils s'agissent d'échelle temporelle (abscisse) ou d'échelle spatiale (ordonnées).

En outre, l'étude de la niche écologique de l'espèce montre des patrons bien définis selon les échelles spatiales et temporelles. La niche réalisée à l'échelle de l'archipel de Mayotte est plus sous l'influence des variables propres à la structure de la forêt que celles du sous-système sociétal liés à l'occupation des sols (chapitre 1). Ces facteurs trouvent leur origine à l'échelle des SSE que cela soit dans le bassin versant (pollution) ou directement en mangrove (collecte, déforestation) mais n'agissent visiblement qu'à une échelle spatiale bien plus fine, très localisées en mangrove et/ou à une échelle temporelle antérieure. Des travaux non présentés dans cette thèse ont pu mettre en évidence une disparité de l'impact anthropique via les eaux usées à l'intérieur d'une même mangrove (étude des isotopes stables de l'azote réalisée et non intégrée à cette thèse). Les exutoires déversant des eaux usées sont par exemple relativement localisés et la charge en eaux usées semble être diluée et lessivée par les marées lorsque l'on s'en éloigne. *T. palustris* incorpore ces nutriments d'origine anthropique à travers son alimentation (feuilles de palétuviers et microphytobenthos), ce qui montre que sa niche trophique n'en est pas impactée. Il est cependant rare d'observer la présence de l'espèce à proximité directe de ces exutoires à l'échelle de l'archipel, montrant que le patron de distribution de l'espèce est impacté par ces eaux usées à une échelle spatiale bien plus fine que celle étudiée. Cependant, à une échelle temporelle plus large, les entretiens réalisés lors du chapitre 1, ont fait émerger des hypothèses sur la disparition de l'espèce de certaines mangroves du fait d'une action accrue de la société (surexploitation, destruction de son habitat et déforestation). La modélisation de la niche réalisée est représentative de l'instant où elle a été mise en place et ne prend pas en compte cette question de temporalité passée. Le complément avec les entretiens a permis d'avoir accès à cette dimension temporelle et de moduler nos propos sur l'impact anthropique à cette échelle spatiale. Par ailleurs, l'hétérogénéité de l'habitat entrevue comme une caractéristique impactant la présence de l'espèce à l'échelle de l'archipel dans le cadre du chapitre 1, s'est révélée être importante à l'échelle de la mangrove (chapitre 2) et à l'échelle de l'habitat (chapitre 3) par d'autres processus (**Tableau 1**). En somme, l'hétérogénéité environnementale à l'échelle de l'archipel se traduit par une présence variable de l'espèce dans les mangroves de Mayotte en lien entre autres avec la complexité de la mangrove interne exprimée ici par la diversité spécifique et structurelle en palétuviers. La compréhension de son impact à cette échelle supérieure a donc été corroborée et complétée par l'étude de cette même caractéristique à micro-échelle. En effet, à l'échelle des mangroves de présence de l'espèce (chapitre 2), la distribution de *T. palustris* est inégale et parcellaire suggérant que la mangrove interne est un habitat hétérogène. La variabilité observée ici de la distribution de l'espèce intervient au niveau spatial (différentes configurations entre les

mangroves de l'archipel mais aussi à l'intérieur d'une même mangrove) et temporel (fragmentation et contraction des zones de présence en saison sèche). Enfin, à l'échelle de l'habitat (chapitre 3), cette hétérogénéité environnementale se traduit par différentes configurations spatiales montrant que la mangrove interne est en fait découpée en cinq microhabitats définis notamment par la composition structurelle de la végétation et impliquant un élargissement du nombre d'habitat potentiellement favorable pour *T. palustris*. Les interactions et processus déterminants à l'échelle de la mangrove interne ont donc une répercussion sur les patrons de distribution de l'espèce à l'échelle de la mangrove puis à l'échelle de l'archipel. Il est ici intéressant de se demander ce qui ressortirait sur des systèmes plus vastes que les mangroves de Mayotte où l'hétérogénéité à micro-échelle peut être plus faible (par exemple, les grands systèmes de mangrove de la côte est africaine).

**Tableau 1** : Diversité des réponses liées à une hétérogénéité spatiale ou temporelle obtenues selon l'échelle étudiée (Archipel de Mayotte, mangrove et habitat) lors de ce travail de thèse

Hétérogénéité	Échelle étudiée		
	Archipel de Mayotte (chapitre 1)	Mangrove (chapitre 2)	Habitat (chapitre 3)
<b>Spatiale</b>	<p><b>13 mangroves de présence (peu à l'ouest) sur 29 au total</b></p> <p>➤ Influence accrue de la diversité en palétuviers : certaines mangroves internes ne sont structurées que par des habitats monospécifique à <i>Avicennia marina</i></p>	<p><b>Différentes configurations de mangrove en fonction de :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Nombre de patch</li> <li>• Surface des patches</li> <li>• Variabilité de la surface des patches</li> <li>• % d'occupation de la mangrove interne par <i>T. palustris</i></li> <li>• Hauteur sur l'estran</li> <li>• Distance à la limite haute de la mangrove</li> </ul>	<p><b>5 micro-habitats différents selon les variations des facteurs environnementaux :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Structure végétale (taille et densité)</li> <li>• Teneur en matière organique du sédiment</li> <li>• Hauteur sur l'estran</li> </ul>
<b>Temporelle</b>	<p>Persistance et déclin dans certaines mangroves au cours des dernières décennies</p>	<p><b>Changement de configuration en saison sèche par rapport à la saison humide :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Diminution de la taille des patches</li> <li>• Diminution du % d'occupation de la mangrove interne</li> <li>• Fragmentation de gros patches en plusieurs petits</li> </ul>	<p><b>Des différences de facteurs environnementaux :</b></p> <ul style="list-style-type: none"> <li>• Faible humidité du sol en marée de morte eau en saison sèche</li> <li>• Plus de litière au sol et des teneurs plus grandes en Chlorophylle a en saison sèche</li> <li>• Sédiment plus fin en morte eau</li> </ul>

## 2.2 L'étude des savoirs écologiques locaux contenus dans la mémoire sociale écologique : une machine à remonter le temps

La notion d'échelle ne se limite pas qu'à sa composante spatiale. Il est essentiel pour comprendre la distribution des espèces, au moment où elle est observée, d'étudier et donc de comprendre son évolution passée. Une comparaison entre les distributions passée et actuelle en lien avec d'éventuels changements de l'écosystème permet en effet d'établir directement des relations potentiellement explicatives de l'élargissement ou de la contraction de l'aire de distribution d'une espèce au sein de son système. Ces données de distribution dans le passé peuvent trouver leur origine dans des suivis scientifiques de longues dates (voir par exemple l'étude '*Continuous plankton recorder*' datant de 1931 : RICHARDSON ET AL., 2006) ou encore dans des collections naturelles historiques provenant de muséums (GRAHAM ET AL., 2004). Dans le cas de Mayotte, comme dans de nombreuses parties du monde où la recherche scientifique est en cours de développement, le manque de données est un frein pour l'étude des distributions d'espèces dans le passé (BEAUDREAU ET LEVIN, 2014).

L'étude des savoirs écologiques locaux (SEL) contenus dans la mémoire sociale écologique (MSE) permet d'accéder à une ressource inaccessible par les méthodes classiques en écologie. Au cours de cette thèse, l'appel aux SEL des habitants vivant aux abords de certaines mangroves d'intérêt a permis de mettre en avant une présence passée de l'espèce dans deux mangroves (Ironi Bé et Baie de Bouéni) mais également une présence actuelle dans la mangrove de la Baie de Bouéni contrairement à ce que j'avais trouvé avec la campagne d'exploration sur le terrain (chapitre 1). Dans la continuité de ce travail d'enquête par questionnaire auprès des habitants de Mayotte, un travail d'enquête par entretien a été réalisé auprès d'usagers de la mangrove connaissant l'espèce (DUPONT, 2022). Ce travail avait pour but de comprendre et caractériser les usages de *T. palustris*, les savoirs des usagers concernant son écologie mais également leurs savoirs de l'évolution des populations de *T. palustris* au sein des mangroves qu'ils fréquentent ou fréquentaient. D'une part, les entretiens ont révélé un savoir des usagers sur les préférences de *T. palustris* pour les milieux ombragés au pied de grands arbres denses où l'humidité du sol persiste, et sur la période de recrutement pendant la saison humide, information cruciale qui jusque-là n'avait pas été traitée dans la littérature. D'autre part, la partie sur la distribution de l'espèce a permis de confronter l'évolution des populations de *T. palustris* au sein des mangroves avec l'évolution de la mangrove elle-même à travers la mémoire et les savoirs des habitants. Les usagers ont ainsi expliqué lors de ces entretiens que l'espèce était en déclin, voire

a même disparu, dans certaines mangroves à cause d'impacts directs sur l'espèce (surexploitation, pollution) ou indirectement à travers la destruction de son habitat (partielle ou totale).

L'utilisation des SEL agit vraiment comme une machine à remonter le temps permettant de décrire un environnement, ses évolutions à travers les âges. Cependant, cette mémoire ne demeure pas intacte dans le temps, elle se perd en parallèle avec la perte de la pratique. De plus, le niveau de référence de la ressource utilisé pour juger de l'état de santé de la population va dépendre de l'âge et du niveau d'expérience de l'usager, celui-ci ayant tendance à considérer comme état initial l'état au moment où il a commencé sa pratique (PAULY, 1995). La récolte de *T. palustris* à Mayotte est une pratique qui se perd petit à petit avec le temps (DUPONT, 2022). La moyenne d'âge des usagers enquêtés était de 62 ans et leurs pratiques remontent pour une grande majorité à plus de 20 ans (DUPONT, 2022). La population mahoraise, de manière générale, s'éloigne des ressources naturelles propres aux mangroves depuis l'essor de la société de consommation et l'apparition sur le marché de nouveaux produits alimentaires (LONGEPEE ET AL., 2021). Cette récolte de *T. palustris* semble donc être restreinte à une infime partie des habitants de Mayotte qui continue à la pratiquer de manière sporadique (DUPONT, 2022) contrairement à d'autres endroits dans son aire de répartition (BOSIRE ET AL., 2016). A Mayotte, l'utilisation des SEL pour comprendre la distribution de l'espèce dans le passé nécessite donc de trouver les personnes ressources ayant des savoirs sur l'espèce à travers leurs usages mais est un outil puissant permettant une analyse poussée des distributions actuelles avec un regard sur les distributions passées en lien avec les facteurs explicatifs des éventuels changements sur un territoire ayant peu ou pas d'archives de ces changements.

### **2.3 La dynamique des mangroves : un point essentiel à prendre en compte**

Les mangroves, comme tout écosystème intertidal, sont des paysages mouvants et très dynamiques. A Mayotte, il existe des cas très différents d'évolution surfacique des mangroves (JEANSON ET AL., 2014). Il est notable que certaines mangroves sont en fort déclin, notamment celles du sud et de l'ouest de l'île de Grande Terre, pour des raisons naturelles liées à l'action de la houle et des vagues, ainsi que celles proches du chef-lieu du département, pour des raisons liées à l'exploitation de l'espace par l'Etat et les collectivités locales (JEANSON ET AL., 2014). D'autres mangroves sont stables, surtout celles du nord de Grande Terre (JEANSON ET AL.,

2014). Enfin, la mangrove de la vasière des Badamiers est en forte expansion puisque celle-ci avait disparu jusqu'en 1950 et occupe désormais 37,3 ha en 2016 (JEANSON ET AL., 2019).

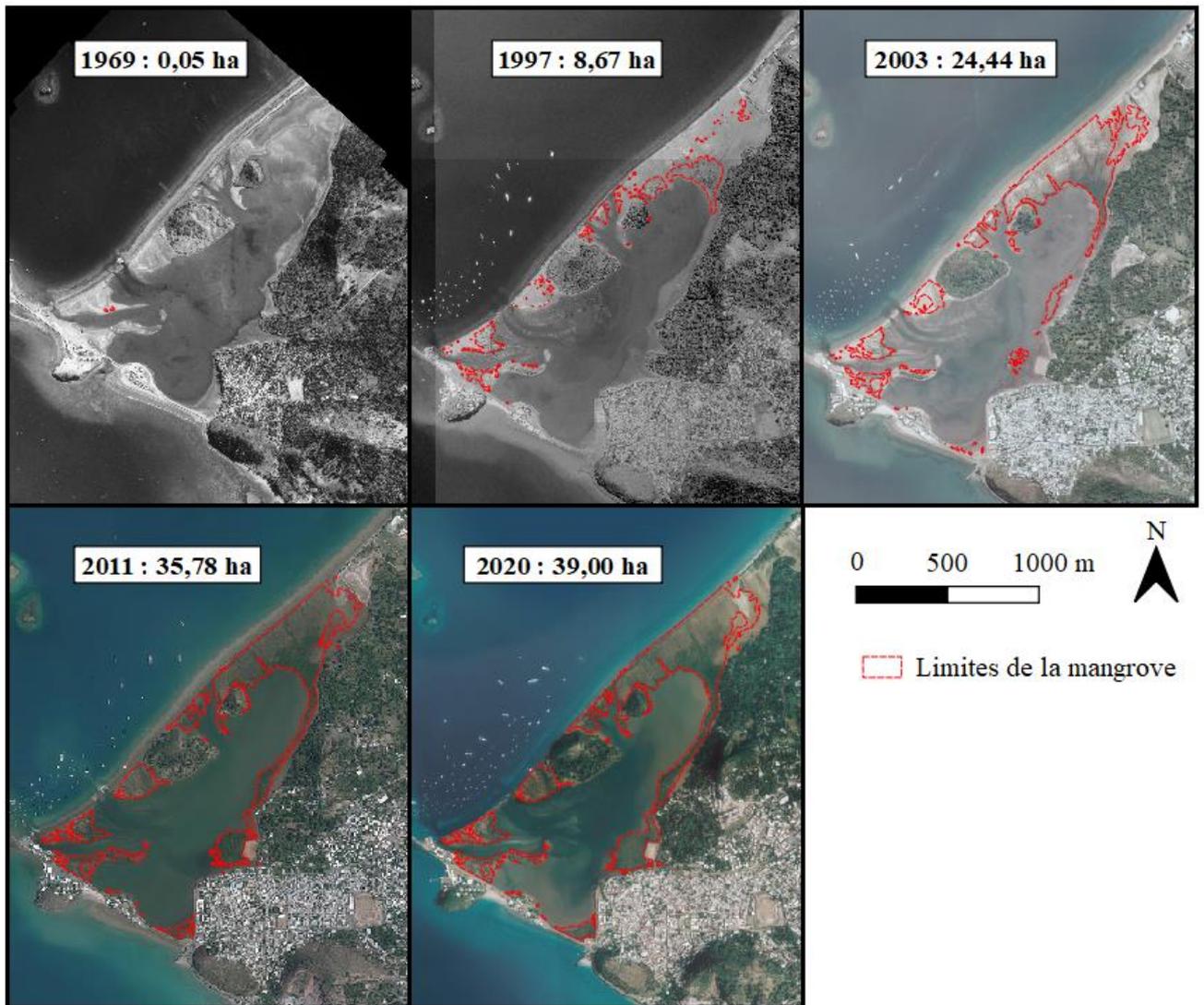
On l'a vu dans le chapitre 1 avec la modélisation de la niche réalisée de *T. palustris* à l'échelle des SSEM de Mayotte, le gastéropode est principalement présent dans des mangroves relativement grandes et larges ayant une mangrove interne bien développée où *A. marina* n'est pas la seule espèce de palétuviers structurante. Le modèle par Random-Forest a mis en évidence des cas d'incohérence concernant la présence ou l'absence de *T. palustris* entre la réalité terrain et les caractéristiques des mangroves censées être propices ou non à l'espèce. En outre, certaines mangroves ont été classifiées comme pouvant théoriquement héberger l'espèce alors qu'en réalité l'espèce n'y a pas été retrouvée et réciproquement. Une des explications possibles à ce résultat pourrait être liée à la dynamique surfacique de la mangrove. Au cours du temps, la portion d'habitat propice à l'espèce peut ainsi disparaître et donc entraîner la disparition de l'espèce à l'intérieur de cette mangrove. Au contraire, de nouveaux habitats propices à l'espèce peuvent se développer et donc permettre à l'espèce de coloniser de nouvelles mangroves si la connectivité le permet. Cette échelle temporelle concernant la dynamique de la mangrove n'a pas été prise en compte dans le modèle mais pourrait être introduite dans le futur en analysant les photographies aériennes des années passées pour caractériser l'évolution surfacique précise de la mangrove interne.

Par ailleurs, sur le terrain, il a été possible d'observer une probable colonisation de certaines zones, auparavant dénuées d'arbres, sur les hauteurs de l'estran et sur les tannes par des petits *Avicennia marina* (**Figure 26**). Il est envisageable que ces zones deviennent des habitats propices à *T. palustris* à l'avenir. La récente subsidence de l'île (AUBRY ET TEMPERE, 2022), liée à la naissance d'un volcan sous-marin au large de Mayotte, en parallèle avec la montée mondiale des eaux, pourrait ainsi permettre une diminution des conditions extrêmes sur les tannes. Ces milieux pourraient en effet connaître une baisse de la sursalure permettant aux palétuviers de s'y développer en étant moins soumis au stress hydrique et à *T. palustris* d'occuper des espaces supplémentaires. La colonisation des zones à l'arrière de la mangrove interne par des jeunes palétuviers d'*A. marina* a pu être observée dans la mangrove de Majicavo-Lamir, mangrove classée comme non propice à *T. palustris* par la modélisation et pourtant hébergeant l'espèce. Sur ce site, le fait qu'aucun adulte n'a été observé sur le terrain indique que la population retrouvée dans cette mangrove est une population relativement jeune, arrivée sur place par colonisation en provenance d'une population source et ayant trouvée des conditions propices pour son développement à travers la création de ce nouvel habitat favorable.



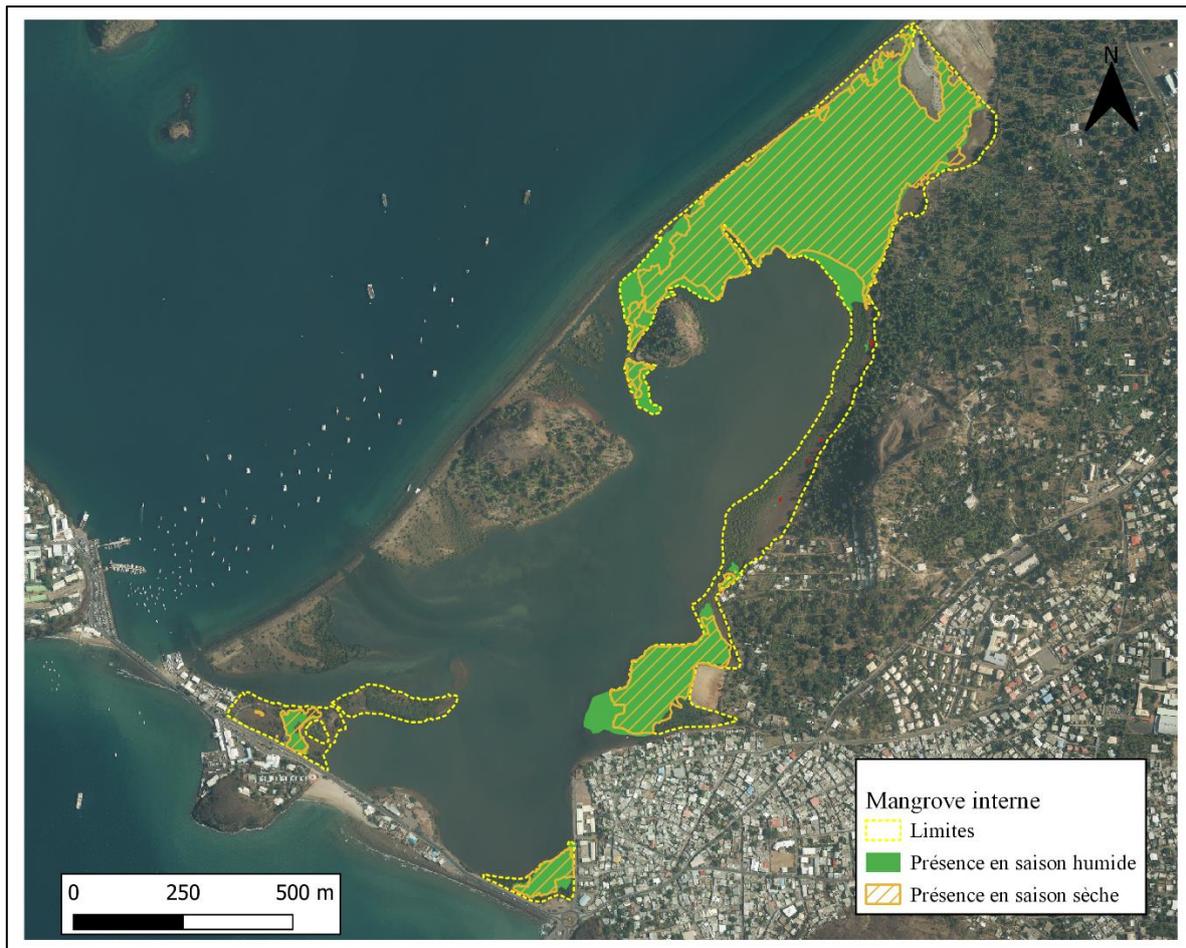
**Figure 26** : Colonisation du tanne de Dembeni par de petits *Avicennia marina* possiblement due aux effets conjoints de la montée mondiale des eaux et du développement de l’agriculture sur le versant nord de la mangrove. Cliché pris le 26 septembre 2023 à l’aide d’un drone par Y. Mercky.

De plus, le cas de la vasière des Badamiers fait exception à Mayotte. Cette mangrove a connu divers cycles d’existence, puisque celle-ci prospérait au début du XIX<sup>e</sup> siècle avant d’être totalement éradiquée dans la moitié du même siècle pour éviter la prolifération des moustiques (Archives Départementales de Mayotte, 2005). Les conditions sont devenues encore plus défavorables avec la construction d’une route et d’une digue en 1848 empêchant l’eau de mer de pénétrer dans la vasière et donc la réinstallation de la mangrove à son emplacement initial (Jeanson et al., 2014). La dégradation naturelle du grès de plage, jouant une barrière naturelle entre la vasière et le lagon, a permis à l’eau de mer de rentrer de nouveau petit à petit dans la vasière permettant ainsi la recolonisation de la mangrove à partir de 1969 (Jeanson et al., 2014). Celle-ci a connu une grande évolution surfacique, surtout à partir des années 2000, avec une augmentation de plus de 282 % entre 1997 et 2003 (Jeanson et al., 2019). Dorénavant, l’évolution de la mangrove des Badamiers se fait côté terre avec une expansion importante de jeunes *A. marina* que l’on voit grandir de façon significative entre deux campagnes terrain (observations personnelles) (**Figure 27**).



**Figure 27** : Évolution surfacique de la mangrove de la vasière des Badamiers entre 1969 et 2020. Travaux réalisés lors de la thèse d’Anliati Ahmed Abdallah (en cours).

De nos jours, *T. palustris* est retrouvé abondamment et de façon relativement homogène dans l’ensemble de la mangrove (**Figure 28**). Il est même retrouvé sur la vase devant les premiers palétuviers mais également sur la vase derrière les derniers palétuviers jusqu’à une dizaine de mètres. Cette mangrove est donc un cas très à part à Mayotte et mériterait d’avoir son propre suivi temporel en termes de dynamique végétale mais également animale.



**Figure 28** : Distribution de *Terebralia palustris* dans la mangrove de la vasière des Badamiers en saison humide (en vert) et en saison sèche (en orange hachuré) 2021.

### 3. Des perspectives de recherche

Au cours de cette thèse, de nombreuses questions ont été abordées, et en ont soulevé bien d'autres qui suscitent un intérêt pour la compréhension de la structure et du fonctionnement de la mangrove à travers la caractérisation de l'écologie de *T. palustris*. Cette partie de la discussion ouvre donc la porte à des perspectives de recherche intéressantes sur l'espèce.

#### 3.1 Compréhension fine du rôle de l'espèce

A travers son aire de répartition, *T. palustris* est connue pour ses capacités à recycler la matière végétale en broutant des feuilles de palétuviers fraîchement tombées au sol ou en se nourrissant sur le microphytobenthos (FRATINI ET AL., 2004). Elle est également connue pour jouer un rôle dans les phénomènes de bioturbation en déstabilisant le sédiment (CARLEN ET OLAFSSON, 2002).

La littérature au sujet de l'alimentation du gastéropode a été bien développée depuis une vingtaine d'années à travers des études de contenus stomacaux (FRATINI ET AL., 2004), d'analyses isotopiques (PAPE ET AL., 2008 ; PENHA-LOPES ET AL., 2009 ; RAW ET AL., 2017A) ou encore des expérimentations *in situ* ou en laboratoire (FRATINI ET AL., 2008, 2004 ; SLIM ET AL., 1997), principalement sur la côte est-africaine. Il serait en premier lieu intéressant de comparer les préférences alimentaires de *T. palustris* pour les feuilles de Rhizophoracées observées au Kenya (FRATINI ET AL., 2008) avec les préférences à Mayotte puisque l'espèce est retrouvée essentiellement dans des zones à *A. marina* où cette ressource est peu abondante (hormis les feuilles ramenées par les marées). Dans un second temps, il serait très intéressant de pouvoir caractériser et chiffrer la part de *T. palustris* dans le recyclage des feuilles de palétuviers et donc son implication dans les processus liés au cycle du carbone. Etant donné que des données de production de litière sur certains sites ont été acquises (chapitre 3) et que la distribution exacte de l'espèce est connue dans les mangroves de Mayotte (chapitres 1 et 2) ainsi que l'abondance relative du gastéropode sur certaines zones (chapitre 3), il serait ainsi possible, en étudiant la quantité de litière dont *T. palustris* se nourrit sur une période donnée, de proposer des bilans de matière mettant en évidence l'importance de l'espèce dans les flux biogéochimiques au sein des mangroves pour une zone de présence, voire même pour une mangrove entière. Par ailleurs, en faisant le lien entre les différents types de microhabitats des mangroves internes de Mayotte et les patrons de dominance entre les principaux consommateurs des feuilles de palétuviers (crabes Sesamidae et *T. palustris*) qui sont en compétition, il serait possible d'aboutir à un modèle de flux biogéochimiques de recyclage des feuilles prenant en compte les interactions biotiques.

Le rôle de l'espèce dans la bioturbation a été moins étudié mais il a pu être démontré que *T. palustris* a un impact négatif sur les tapis bactériens à la surface du sédiment et sur la méiofaune (CARLEN ET OLAFSSON, 2002), et un impact positif sur la solubilisation du fer (HINOKIDANI ET NAKANISHI, 2019). Il serait ainsi intéressant d'étudier son rôle dans la stabilisation/déstabilisation du sédiment. En outre, de par ses déplacements, le gastéropode va induire une remobilisation du sédiment qui va potentiellement entraîner une diminution de la cohésion du sédiment. De plus, de par son alimentation, il va potentiellement induire une diminution de la biomasse du microphytobenthos qui va entraîner une diminution de la cohésion du sédiment. Ainsi, étudier l'effet de la présence de *T. palustris* (en densité variable, stades de vie différents) sur la cohésion du sédiment et sur la biomasse et la composition du biofilm

permettrait de caractériser sa contribution dans les phénomènes de bioturbation au sein des mangroves de Mayotte.

### 3.2 Etude de la dynamique des populations

Bien que la dimension temporelle ait été traitée au cours de cette thèse, à travers d'une part l'étude des SEL sur la distribution passée de l'espèce (chapitre 1), et d'autre part par la variation saisonnière de la distribution au sein des mangroves (chapitre 2) et de son habitat (chapitre 3), celle-ci pourrait être abordée de façon plus approfondie à travers l'étude des processus en lien avec la dynamique des populations.

En effet, la distribution des espèces peut également être définie par des processus liés à cette dynamique des populations. La mortalité, la natalité et la migration entre populations peuvent intervenir pour expliquer la distribution d'une espèce. En effet, une population peut être présente sur un site mais être en déclin du fait d'un taux de mortalité plus élevé que le taux de natalité et ainsi finir par y disparaître. Ce phénomène peut être compensé par des processus de migration d'individus venant d'une population source (PULLIAM, 2000). Les petites populations observées à Dapani (quelques dizaines d'individus observés sur moins de 0,01 ha : chapitre 2), ou encore celles découvertes *a posteriori* dans les mangroves de la Baie de Bouéni et de Tsingoni (à peine quelques dizaines d'individus retrouvés : chapitre 1) pourraient traduire ce phénomène de déclin des populations. Dans la mangrove de la Baie de Bouéni, des habitants interrogés ont expliqué que l'espèce était bien plus présente par le passé et serait ainsi en déclin dans cette mangrove (DUPONT, 2022). De même, la présence exclusive d'individus juvéniles dans la mangrove de Majicavo-Lamir peut faire penser à l'apparition d'une population provenant de la migration d'individus via une population source d'une autre mangrove (chapitre 1). Toutes ces populations sont ainsi intéressantes à étudier pour comprendre leur évolution.

De plus, la distribution agrégative et hétérogène au sein d'une même mangrove ainsi que le phénomène de ségrégation par la taille à Mayotte, mis en avant dans ce travail de thèse, ont montré qu'il existait probablement une migration des adultes vers les hauteurs de la mangrove interne au cours de leur vie. Il serait intéressant d'étudier ce comportement par une étude temporelle de capture-marquage-recapture afin d'évaluer une potentielle migration au sein d'un même patch mais également entre les différents patches d'une même mangrove. Il s'agirait ainsi de mesurer et marquer des individus appartenant à trois gammes de tailles différentes (juvéniles, intermédiaires, adultes) dans des zones différentes d'une mangrove et de les re-capturer à une fréquence de 6 mois sur quelques années. Un pas de temps plus court, calé sur le cycle des

marées, permettrait quant à lui de tester si les migrations ont lieu préférentiellement à marée haute ou à marée basse. Une migration à marée haute expliquerait les potentiels déplacements entre patches malgré l'habitat non favorable à marée basse séparant ces mêmes patches. Ce protocole permettrait ainsi d'obtenir des données concernant la dynamique et la structure des populations, données pertinentes dans l'évaluation de l'état d'une population.

### **3.3 Génétique des populations et connectivité**

Des travaux en phylogéographie ont été réalisés à l'échelle de l'ouest de l'océan Indien mettant en évidence une structuration génétique définie par cinq grandes régions dans la zone (RATSIMBAZAFY ET KOCHZIUS, 2018). Cette étude aborde le fonctionnement des populations à l'échelle régionale. Elle souligne notamment le rôle des courants marins et des petites îles du canal du Mozambique pouvant agir comme de possibles étapes permettant la connexion entre les populations de Madagascar et celles de la côte est africaine (« stepping stone model »). Cependant le fonctionnement des populations à des échelles plus fines reste à investiguer.

En effet l'étude des facteurs déterminants la distribution de l'espèce à l'échelle de l'archipel de Mayotte (chapitre 1) suggère une connectivité inter-mangrove limitée et la possible existence de populations sources et de populations puits. À une échelle plus fine (à l'intérieur de la mangrove), la thèse a mis en évidence des patrons de distribution parcellaire. Il serait intéressant de réaliser des analyses de génétique des populations, et notamment des analyses de parenté pour voir dans quelles mesures ces processus impactent le fonctionnement des populations.

## **4. Des perspectives de gestion et conservation**

### **4.1 *Terebralia palustris* : un potentiel bioindicateur de l'état de santé des mangroves ?**

La Directive Cadre sur l'Eau (DCE) a été adoptée en 2000 par l'Union Européenne pour assurer la protection et la conservation des écosystèmes aquatiques et du milieu marin. Elle adopte comme objectif de maintenir ou d'atteindre un bon état écologique à travers le suivi des écosystèmes et l'évaluation des pressions et incidences des activités humaines. La mesure du bon état écologique passe par l'utilisation de bioindicateurs. Le déploiement de la DCE dans les outre-mers a vu la création d'un groupe de travail 'mangrove' en 2015 pour élaborer des indicateurs propres à ces milieux (DIRBERG, 2015).

La genèse de ce travail de thèse provient des suites de mon stage de Master 2 sur « l'étude des facteurs explicatifs de la distribution des invertébrés épiphytes et épigés des mangroves de Mayotte » dans le cadre du projet C3M : « Connaissances de la Macrofaune des Mangroves de Mayotte » au sein du CUFR. Ce projet avait pour objectif principal d'améliorer les connaissances sur la macrofaune des mangroves de Mayotte. Des discussions avec les entités gestionnaires de Mayotte ont alors émané dans un premier temps avec la Direction de l'Environnement, de l'Aménagement, du Logement et de la Mer de Mayotte (DEALM) puis avec le Parc Naturel Marin de Mayotte pour approfondir ce travail réalisé lors de mon stage de Master 2 (2019) et d'un contrat d'ingénieur d'étude (2020) et compléter cette idée de trouver des bioindicateurs de l'état de santé des mangroves de l'archipel. L'idée était donc ici de répondre à cette demande en précisant dans quelle mesure *T. palustris* peut être un potentiel bioindicateur de l'état de santé des mangroves de Mayotte.

Comme les chapitres 1 et 2 le révèlent, le gastéropode est limité à certaines mangroves de l'île et même certaines sections à l'intérieur de ces mangroves, limitant ainsi la généralisation de son rôle de bioindicateur à l'ensemble des mangroves de Mayotte. De plus, il n'est que très peu influencé par les paramètres anthropiques d'occupation des sols à l'échelle de Mayotte (chapitre 1). Il a été démontré que la présence de l'espèce dans les mangroves de l'archipel était influencée par les caractéristiques propres aux mangroves en termes de taille, de largeur et de complexité. Les pressions anthropiques pouvant agir sur l'espèce à cette échelle sont donc indirectes via la perte ou la destruction d'habitat. En effet, la déforestation des mangroves pour la réalisation d'aménagements du territoire tels que la construction de la route nationale de Mtsapéré ou l'agrandissement de la zone industrielle à Kawéni peut induire une perte totale de l'habitat ou alors la fragmentation de celui-ci. Ainsi, au cas par cas, il est possible que l'absence de l'espèce de certaines mangroves soit due à cette perte de surface voir de complexité selon les zones rasées. Dans la mangrove d'Ironi Bé, la construction d'une route goudronnée au cours du dernier siècle a scindé la mangrove en deux, laissant un unique pont comme lieu d'échange entre la mangrove interne et le reste de la mangrove. Cet aménagement a ainsi pu participer à la création d'une barrière à la migration avec les autres populations de l'archipel. En parallèle, des usagers interviewés lors de l'enquête faisant appel à la mémoire sociale (DUPONT, 2022) ont expliqué que la récolte par le passé a pu être déraisonnée dans cette mangrove, appauvrissant ainsi les stocks. Ces deux processus ont conjointement pu engendrer la disparition de l'espèce dans cette mangrove dans le passé. D'autres cas ont pu être révélés dans le cadre de mon travail de thèse à travers le travail de mémoire de master 2 de Lucie Dupont (2022). Par exemple, lors

de l'enquête auprès des usagers de la récolte de *T. palustris*, certains d'entre eux ont expliqué que la construction de la station essence à Tsoundzou sur une zone de mangrove avait joué un rôle dans la disparition de l'espèce dans cette partie de la mangrove où il était retrouvé auparavant (DUPONT, 2022). De même, des usagers du village de Poroani, bordant la mangrove de la Baie de Bouéni, ont rapporté la disparition du gastéropode d'une partie importante au Nord de la mangrove suite à un apport terrigène excessif lors de la construction d'une partie du village aux abords de la mangrove (DUPONT, 2022). Ces deux exemples de sites de présence montrent que les effets des impacts anthropiques sont bien souvent plus localisés et confinés à des zones particulières en mangrove. C'est aussi le cas pour les pollutions via les eaux usées (voir le passage à ce propos au point 2.1 de la discussion).

La présence de l'espèce dans une mangrove montre que sa mangrove interne est en bon état écologique mais cela ne signifie pas qu'elle soit en bonne santé dans sa totalité. En outre, des portions de mangroves peuvent être dans un mauvais état de façon très localisée spatialement et temporellement. La taille et la largeur de la mangrove vont donc jouer sur la probabilité pour l'espèce de trouver un habitat propice et non altéré. Une mangrove peut ainsi contenir des portions délétères pour l'espèce via une pollution trop accrue par exemple, tant qu'elle contient également des portions suffisantes d'habitats soutenables pour l'espèce alors celle-ci y prospérera.

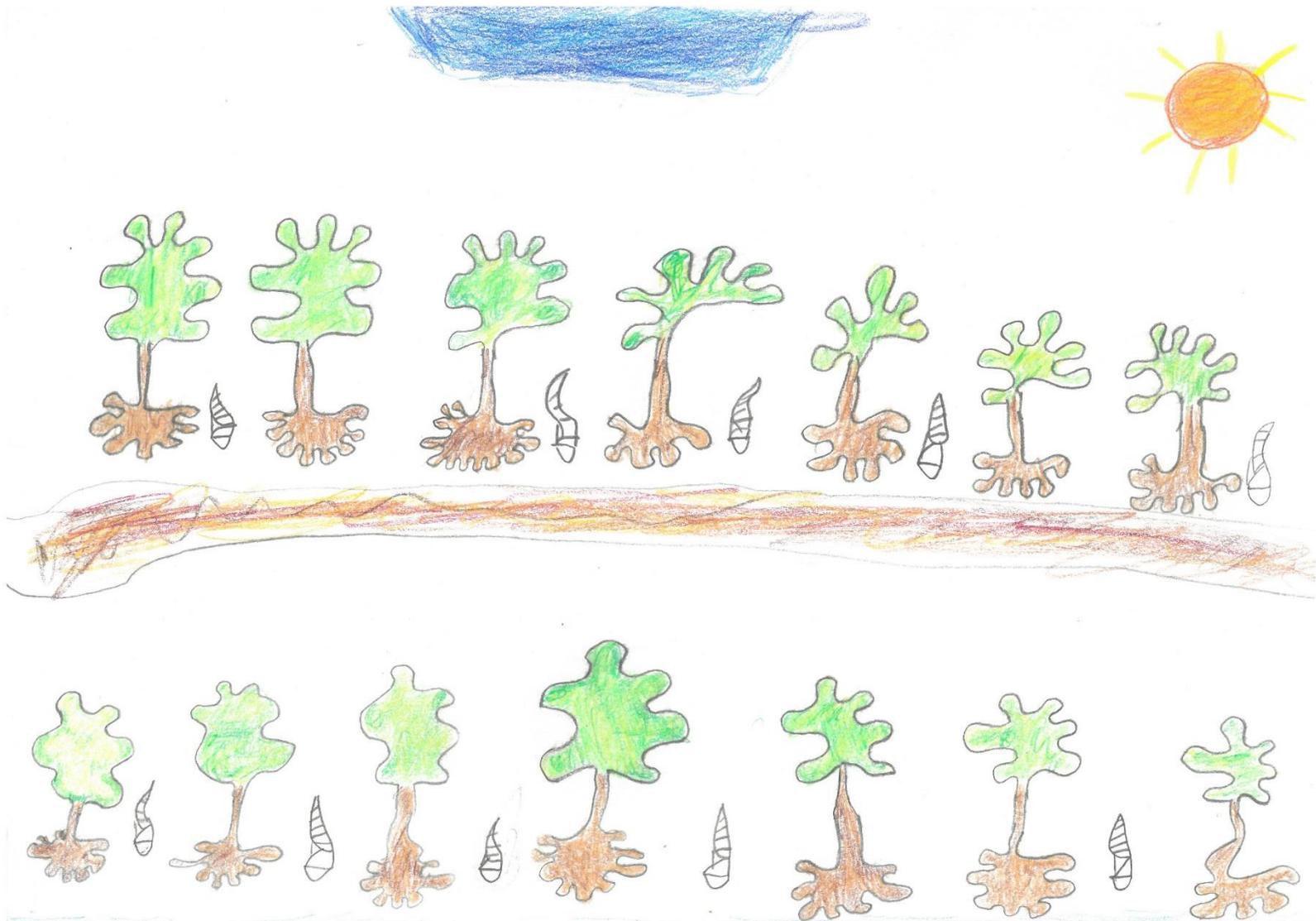
## 4.2 Des premières préconisations

Il est donc essentiel pour la gestion et la conservation de cette espèce de préserver ces mangroves contenant des portions suffisantes d'habitats favorables à l'espèce. Cela passe ici de manière purement mathématique et probabiliste par des mangroves de plus grande taille et de plus grande largeur. On l'a vu à travers la modélisation à l'échelle de l'archipel de Mayotte, cela passe également par un degré d'hétérogénéité de la végétation. La mangrove interne de ces mangroves doit ainsi abriter une complexité d'habitat et pas uniquement des habitats monospécifiques à *A. marina*. Avec la modélisation de la niche écologique à l'intérieur de la mangrove interne (chapitre 3), il a été mis en évidence que la mangrove interne propice à *T. palustris* était en fait découpée en cinq types de microhabitats basés sur des différences de taille et de densité des arbres, mais également sur des différences de hauteurs sur l'estran et de quantité en matière organique au sol. Quatre de ces configurations abritent essentiellement l'espèce, selon le stade de vie de l'animal. Cela permet ainsi à l'espèce d'étendre son aire de distribution au sein de la mangrove et de ne pas être éradiquée de la totalité de la mangrove

avec la disparition d'un de ces habitats de façon localisée, suite à des actions anthropiques ou à l'évolution naturelle des habitats. De plus, il a été démontré que, de nos jours, l'espèce était très rarement récoltée par les habitants des villages bordant les mangroves de Mayotte (DUPONT, 2022). Il s'agit en effet d'une activité qui se perd avec le temps et la pression exercée par une éventuelle exploitation de la ressource semble ainsi peu d'actualité.

Ce travail a réalisé une première approche pour envisager l'espèce comme un potentiel bioindicateur de l'état de santé des mangroves de Mayotte. Des études complémentaires devront ainsi être réalisées pour statuer à ce sujet. Dans certaines mangroves, les faibles densités observées dans des zones très restreintes comme à Dapani suggèrent un possible déclin des populations tendant vers une possible disparition (seulement une dizaine d'individus observés). L'état et la dynamique des populations de *T. palustris* au sein des mangroves de l'archipel de Mayotte est un des points encore à approfondir et à préciser. En effet, il serait pertinent de caractériser si ces populations sont stables, en déclin ou en croissance à l'intérieur des mangroves de l'archipel. Enfin, il semble essentiel de caractériser et de détailler son cycle de vie, sa stratégie de dispersion et son comportement de déplacements à l'intérieur des mangroves. Les futures recherches devront ainsi se focaliser sur ces questions pour aller plus loin dans la compréhension de l'espèce et pour émettre des conclusions plus fournies sur son potentiel utilisation en tant que bioindicateur de l'état de santé des mangroves.

# Synthèse générale



L. Filleau

Ce travail de thèse réalisé sur l'écologie du gastéropode *Terebralia palustris* dans les SSEM de Mayotte a contribué à améliorer les connaissances locales sur l'espèce, sur les mangroves et leurs interactions avec le sous-système sociétal mahorais, mais également à élargir la compréhension des interactions entre la distribution des espèces, la niche écologique et l'hétérogénéité environnementale de l'habitat à partir du cas d'étude de *T. palustris*. Ainsi, ce travail a permis de :

- 1) Documenter de manière exhaustive la présence de *T. palustris* au sein des 29 systèmes de mangrove de l'archipel de Mayotte. La cartographie réalisée pourra ainsi servir d'état de référence de la présence de l'espèce (pour l'année 2021) pour la gestion et la conservation de l'espèce et de son habitat. Il n'est pas sans rappeler que des précédentes décisions d'interdictions de prélèvements de l'animal de son habitat avaient été prises par le passé par arrêtés préfectoraux en l'absence d'informations concrètes sur la distribution de l'espèce et l'état des populations à Mayotte.
- 2) Caractériser les interactions de cette espèce avec son environnement socio-écologique. La modélisation de la niche réalisée de l'espèce à l'échelle de l'archipel de Mayotte a permis de mettre en avant les déterminants de sa présence et de son absence à l'intérieur des mangroves. Ici, la présence de l'espèce dans une mangrove est influencée par les données propres aux mangroves (notamment la surface de la mangrove, la largeur de la mangrove interne, et la diversité en palétuviers de la mangrove interne) alors que les données propres à la société n'agissent que très peu sur sa présence. Elles semblent en effet ne pas intervenir à cette échelle étudiée mais à une échelle plus fine au sein de l'habitat à Mayotte.
- 3) Pointer du doigt la disparition de l'espèce de la globalité de la mangrove d'Ironi Bé et d'une partie de la mangrove de la Baie de Bouéni à travers l'étude des SEL, et de mettre ainsi en avant l'intérêt du travail en interdisciplinarité (avec la géographie humaine ici) pour répondre à des questions d'écologie inaccessibles par les moyens classiques de cette même discipline. De plus, en mettant en exergue ces deux sites où l'espèce a disparu avec le temps, mon travail ouvre la possibilité d'étudier la compréhension de la dynamique de la distribution de l'espèce, de comprendre les tenants et aboutissants de cette disparition et donc

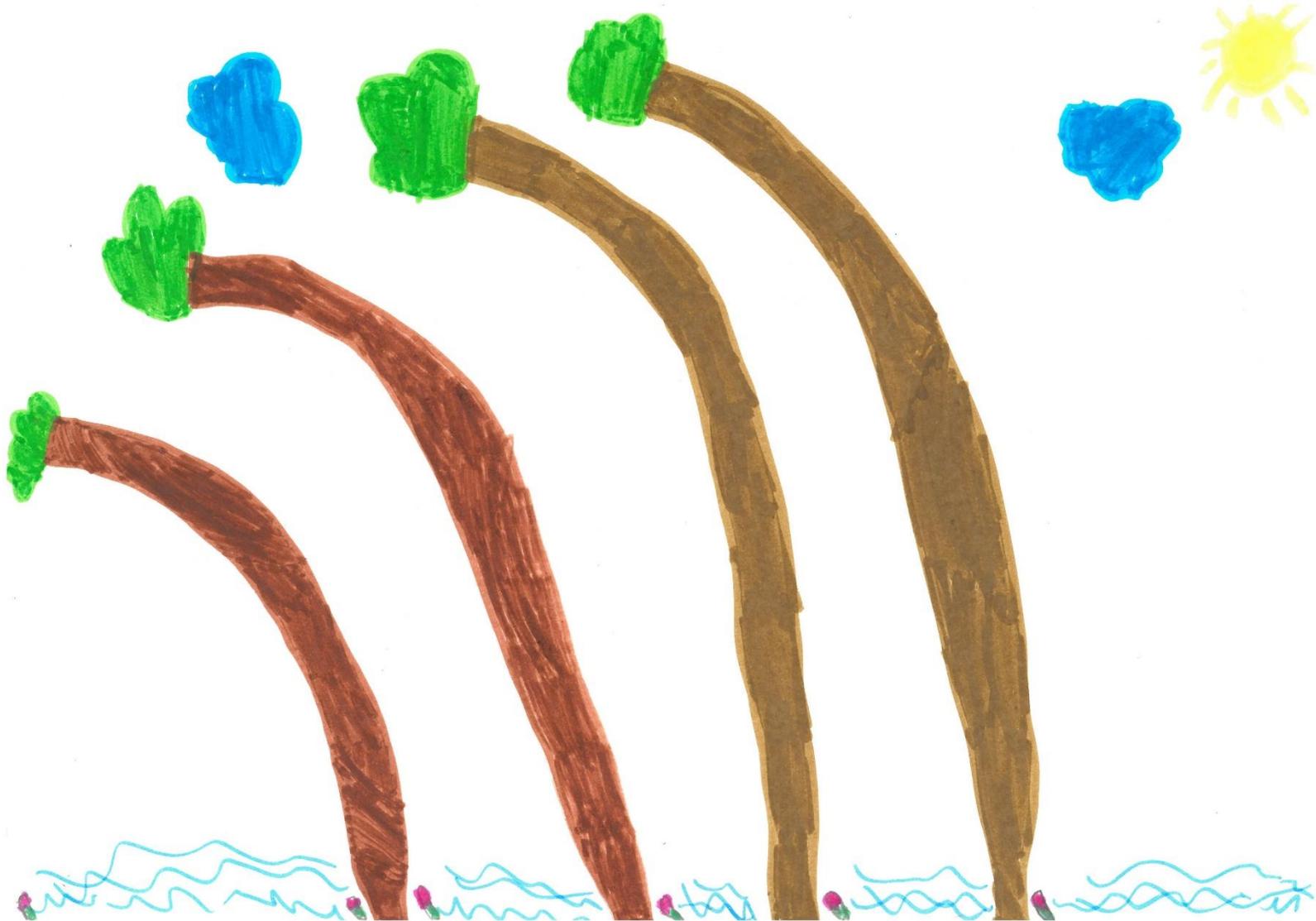
de fournir les éléments nécessaires pour réduire les impacts que peut ou pourrait subir l'espèce.

- 4) Comprendre la distribution de l'espèce au sein des mangroves de présence et mettre en avant une variabilité des cas sur Mayotte mais également à l'intérieur même de la mangrove interne spatialement et temporellement. Sa distribution parcellaire et inégale entre et au sein des sites suggère une certaine hétérogénéité de la mangrove interne s'exprimant par des nombres, des tailles, des hauteurs sur l'estran ou encore des distances à la limite hautes de la mangrove des patches de présence de *T. palustris* extrêmement différents. Sur deux saisons consécutives (saison humide et sèche), une contraction des zones de présence est observée en saison sèche sans pouvoir valider une explication commune entre les sites, impliquant une réponse variable selon le contexte du patch.
- 5) Définir la niche écologique réalisée de *T. palustris* au sein de la mangrove interne à Mayotte. Celle-ci est conditionnée par la structure de la végétation (taille et densité) mais aussi par les teneurs en matière organique du sédiment et l'élévation sur l'estran. L'effet de ces variables est lié aux besoins d'ombrage et d'alimentation de l'espèce. De plus, la mangrove interne est finalement un habitat très hétérogène découpé en cinq microhabitats plus ou moins propices à l'espèce selon leur composition pour les variables précitées. Enfin, une différence d'habitat a été démontrée selon le stade de vie de l'animal, avec les juvéniles retrouvés relativement plus bas sur l'estran que les adultes.

Tous ces résultats mis ensemble ont permis d'apporter une contribution à la connaissance de l'écologie de *T. palustris* et ont montré **l'importance de l'hétérogénéité de l'habitat** fondée sur l'occupation des sols par des habitats différents (chapitre 1 montrant l'importance de la diversité des habitats), et sur la composition structurelle et taxonomique de la végétation (chapitre 3). Cette hétérogénéité de l'habitat est exprimée de deux façons dans nos mangroves à Mayotte. Elle permet à la fois une augmentation des gradients environnementaux, de la quantité de type d'habitat et de la complexité structurelle procurant ainsi plus d'espace disponible pour les niches écologiques et permet également à *T. palustris* de trouver un refuge pour éviter la dessiccation lorsque l'humidité du sol est faible en saison sèche. Toutes ces questions liées à la distribution de l'espèce en lien avec l'hétérogénéité de l'habitat et la définition de sa niche écologique ont été traitées par le prisme de *T. palustris* dans un contexte local bien précis mais celles-ci peuvent s'inscrire dans une réflexion plus globale pour d'autres

espèces ayant une distribution parcellaire liée à l'hétérogénéité de l'habitat et au rôle de facilitation d'une espèce végétale ou non. Enfin, il est important de rappeler que ce travail est une première étape vers le potentiel usage de *T. palustris* comme bioindicateurs de l'état de santé des SSEM de Mayotte. En l'état actuel il semble précipité de statuer sur cette question. En effet, il était fondamental d'abord de préciser les conditions dans lesquelles cette espèce vit avant de pouvoir envisager son utilisation dans des programmes d'évaluation de l'état de santé des mangroves à Mayotte ou ailleurs. La présence de l'espèce dans seulement 13 mangroves de l'archipel sur 29, limite le suivi de ses populations sur plus de 55 % des sites de l'île. Cet état à date peut néanmoins désormais être utilisé comme un état de référence pour d'éventuelles comparaisons dans le futur. L'étude à l'échelle de l'archipel a montré que *T. palustris* n'était que très peu impacté par les données d'origine sociétale à cette échelle mais a montré que celles-ci pouvaient avoir un impact à une plus fine échelle, localisée par exemple aux abords des exutoires d'eaux usées. Des études plus fines de l'impact des eaux usées sur l'espèce en termes d'écologie (occurrence et densité) mais également d'écophysiologie (impact sur la physiologie de l'animal et ses grandes fonctions) permettraient sans doute de compléter les connaissances sur cette espèce pour permettre de l'utiliser ou non comme bioindicateur de l'état de santé de l'écosystème.

# Références bibliographiques



I. Filleau

- Abdallah, K., Eymard, S., 2012. Atlas des mangroves de Mayotte (2012).
- Aburto-Oropeza, O., Ezcurra, E., Danemann, G., Valdez, V., Murray, J., Sala, E., 2008. Mangroves in the Gulf of California increase fishery yields. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 10456–10459. <https://doi.org/10.1073/pnas.0804601105>
- Adame, M.F., Neil, D., Wright, S.F., Lovelock, C.E., 2010. Sedimentation within and among mangrove forests along a gradient of geomorphological settings. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 86, 21–30. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.10.013>
- Ahmed Abdallah, A., en cours. Dynamiques, savoirs écologiques, locaux et usages des mangroves de Mayotte (Thèse de doctorat). Sorbonne Université. France.
- Aller, R.C., 1994. Bioturbation and remineralization of sedimentary organic matter: effects of redox oscillation. *Chem. Geol.* 114, 331–345. [https://doi.org/10.1016/0009-2541\(94\)90062-0](https://doi.org/10.1016/0009-2541(94)90062-0)
- Alongi, D.M., 2014. Carbon cycling and storage in mangrove forests. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 6, 195–219. <https://doi.org/10.1146/annurev-marine-010213-135020>
- Alongi, D.M., 2012. Carbon sequestration in mangrove forests. *Carbon Manag.* 3, 313–322. <https://doi.org/10.4155/CMT.12.20>
- Alongi, D.M., 2009. Paradigm shifts in mangrove biology. Perillo G M E E Wolanski R Cahoon M M Brinson Eds *Coast. Wetl. Integr. Ecosyst. Approach Elsevier Amst.* 615–640.
- Alongi, D.M., 2008. Mangrove forests: Resilience, protection from tsunamis, and responses to global climate change. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76, 1–13. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.024>
- Alongi, D.M., 2002. Present state and future of the world’s mangrove forests. *Environ. Conserv.* 29, 331–349.
- Alongi, D.M., Boto, K.G., Robertson, A.I., 1992. Nitrogen and phosphorus cycles, in: *Tropical Mangrove Ecosystems*. Washington, D.C., pp. 251–292.
- Alonso, D., Etienne, R.S., McKane, A.J., 2006. The merits of neutral theory. *Trends Ecol. Evol.* 21, 451–457. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2006.03.019>
- Analuddin, K., Sharma, S., Jamily, Septiana, A., Sahidin, I., Rianse, U., Nadaoka, K., 2017. Heavy metal bioaccumulation in mangrove ecosystem at the coral triangle ecoregion, Southeast Sulawesi, Indonesia. *Mar. Pollut. Bull.* 125, 472–480. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2017.07.06>
- Andriatsiaronandroy Onjanamboara, R.R., 2018. Dynamique récente d’évolution des mangroves de la région de Toliara (Madagascar) (Thèse de doctorat). Angers.
- Annandale, N., 1924. Note on the radula of *Pyrazus palustris*. *Rec. Indian Mus.* 26, 549–551.
- Antonelli, A., Sanmartin, I., 2011. Why are there so many plant species in the Neotropics? *Taxon* 60, 403–414. <https://doi.org/10.1002/tax.602010>
- Archives Départementales de Mayotte, 2005. Dzaoudzi une histoire contrariée, 1843–1866. Catalogue d’exposition.
- Ashton, Porter, S., Downie, N., Linsley, T., Entriken, W., 2016. Radar Chart from “Chart.js.”
- Aubry, A., Tempère, A., 2022. Apport de l’imagerie satellitaire pour l’identification et la cartographie des habitats littoraux de Mayotte soumis à une subsidence rapide. *Rev. Paralia*. <https://doi.org/10.5150/jngcgc.2022.046>

- Augustinus, P.G.E.F., 2004. Geomorphology and sedimentology of mangroves, in *Geomorphology and Sedimentology of Estuaries. Developments in Sedimentology 53*, Elsevier Scientific Publishers, Amsterdam, the Netherlands, 471 p.
- Azzurro, E., Sbragaglia, V., Cerri, J., Bariche, M., Bolognini, L., Ben Souissi, J., Busoni, G., Coco, S., Chryssanthi, A., Fanelli, E., Ghanem, R., Garrabou, J., Gianni, F., Grati, F., Kolutari, J., Letterio, G., Lipej, L., Mazzoldi, C., Milone, N., Pannacciulli, F., Pešić, A., Samuel-Rhoads, Y., Saponari, L., Tomanic, J., Eda Topçu, N., Vargiu, G., Moschella, P., 2019. Climate change, biological invasions, and the shifting distribution of Mediterranean fishes: A large-scale survey based on local ecological knowledge. *Glob. Change Biol.* 25, 2779–2792. <https://doi.org/10.1111/gcb.14670>
- Balke, T., Friess, D.A., 2016. Geomorphic knowledge for mangrove restoration: A pan-tropical categorization. *Earth Surf Process Landf.* 41, 231–239.
- Bandaranayake, W.M., 1998. Traditional and medicinal uses of mangroves. *Mangroves Salt Marshes* 2, 133–148. <https://doi.org/10.1023/A:1009988607044>
- Barbier, E.B., Koch, E.W., Silliman, B.R., Hacker, S.D., Wolanski, E., Primavera, J.H., Granek, E.F., Polasky, S., Aswani, S., Cramer, L.A., Stoms, D.M., Kennedy, C.J., Bael, D., Kappel, C.V., Perillo, G.M.E., Reed, D.J., 2008. Coastal ecosystem-based management with nonlinear ecological functions and values. *Science* 319, 321–323. <https://doi.org/10.1126/science.1150349>
- Barnes, D.K.A., Rawlinson, K.A., 2009. Traditional coastal invertebrate fisheries in southwestern Madagascar. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 89, 1589–1596. <https://doi.org/10.1017/S0025315409000113>
- Barret, J.-B., 1985. Sarodrano: Étude d'un site archéologique côtier du Sud-Ouest malgache. Université de Paris 1, Panthéon-Sorbonne.
- Bartell, S., 2006. Biomarkers, Bioindicators, and Ecological Risk Assessment - A Brief Review and Evaluation. *Environ. Bioindic.* 1, 60–73. <https://doi.org/10.1080/15555270591004920>
- Beaudreau, A.H., Levin, P.S., 2014. Advancing the use of local ecological knowledge for assessing data-poor species in coastal ecosystems. *Ecol. Appl.* 24, 244–256. <https://doi.org/10.1890/13-0817.1>
- Beck, H.E., Zimmermann, N.E., McVicar, T.R., Vergopolan, N., Berg, A., Wood, E.F., 2018. Present and future Köppen-Geiger climate classification maps at 1-km resolution. *Sci. Data* 5, 180214. <https://doi.org/10.1038/sdata.2018.214>
- Berkes, F., 2007. Understanding uncertainty and reducing vulnerability: Lessons from resilience thinking. *Nat Hazards* 41, 283–295. <https://doi.org/10.1007/s11069-006-9036-7>
- Berkes, F., Folke, C., 1998. *Linking Social and Ecological Systems: Management Practices and Social Mechanisms for Building Resilience*, Agricultural Economics - AGR ECON. Cambridge University Press, Cambridge.
- Berkes, F., Folke, C., Colding, J., 2003. *Navigating Social-Ecological Systems Building Resilience for Complexity and Change*. <https://doi.org/10.1017/CBO9780511541957.020>
- Bernardie-Tahir, N., El-Mahaboubi, O., 2001. Mayotte: des parfums au tourisme. Les nouveaux enjeux du littoral. *Cah. D'Outre-Mer Rev. Géographie Bordx.* 54, 369–396. <https://doi.org/10.4000/com.1137>

- Biagi, P., Nisbet, R., 2006. The prehistoric fisher-gatherers of the western coast of the Arabian Sea: A case of seasonal sedentarization? *World Archaeol.* 38, 220–238. <https://doi.org/10.1080/00438240600708188>
- Biotope, 2022. Définition des zones sensibles à l'eutrophisation à Mayotte. Maîtrise d'ouvrage : DEAL de Mayotte.
- Bohning-Gaese, K., 1997. Determinants of Avian Species Richness at Different Spatial Scales. *J. Biogeogr.* 24, 49–60.
- Borics, G., Várбірó, G., Padisák, J., 2013. Disturbance and stress: different meanings in ecological dynamics? *Hydrobiologia* 711, 1–7. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1478-9>
- Bosire, J., Sigi Lang'at, K., Kirui, B., Kairo, J., Mugi, L., Hamza, A., 2016. Mangroves of Kenya. pp. 15–30.
- Bosire, J.O., Dahdouh-Guebas, F., Kairo, J.G., Kazungu, J., Dehairs, F., Koedam, N., 2005. Litter degradation and CN dynamics in reforested mangrove plantations at Gazi Bay, Kenya. *Biol. Conserv.* 126, 287–295. <https://doi.org/10.1016/j.biocon.2005.06.007>
- Boto, K.G., Wellington, J.T., 1988. Seasonal variations in concentrations and fluxes of dissolved organic and inorganic materials in a tropical, tidally-dominated, mangrove waterway. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 50, 151–160.
- Bouchard, J.M., 2009. Crabes de Mangrove. Etude systématique réalisée sur le site de Malamani (Mayotte). Résultats préliminaires de la mission d'inventaire des Crustacés Décapodes de Mayotte. Rapport KUW/DAF réalisé dans le cadre du projet « Mangrove et bioremédiation. Un projet-pilote à Mayotte pour le traitement d'eaux usées domestiques ». 32.
- Bouillon, S., Koedam, N., Raman, A.V., Dehairs, F., 2002. Primary producers sustaining macro-invertebrate communities in intertidal mangrove forests. *Oecologia* 130, 441–448.
- Bouillon, S., Moens, T., Overmeer, I., Koedam, N., Dehairs, F., 2004. Resource utilization patterns of epifauna from mangrove forests with contrasting inputs of local versus imported organic matter. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 278, 77–88.
- Bourke, P., 2015. “Poor man’s tucker” - historic and contemporary consumption of longbum shellfish around Darwin. *North. Territ. Nat.* 26, 4–12.
- Branoff, B., 2018. Urban Mangrove Biology and Ecology: Emergent Patterns and Management Implications, in: Makowski, C., Finkl, C.W. (Eds.), *Threats to Mangrove Forests: Hazards, Vulnerability, and Management*, Coastal Research Library. Springer International Publishing, Cham, pp. 521–537. [https://doi.org/10.1007/978-3-319-73016-5\\_23](https://doi.org/10.1007/978-3-319-73016-5_23)
- Breiman, L., 2001. Random Forests. *Mach. Learn.* 45, 5–32. <https://doi.org/10.1023/A:1010933404324>
- Brose, U., 2003. Regional diversity of temporary wetland carabid beetle communities: A matter of landscape features or cultivation intensity? *Agric. Ecosyst. Environ. - AGR ECOSYST Env.* 98, 163–167. [https://doi.org/10.1016/S0167-8809\(03\)00078-1](https://doi.org/10.1016/S0167-8809(03)00078-1)
- Brosse, R., 2019. Etude des facteurs explicatifs de la distribution des invertébrés épiphytes et épigés des mangroves de Mayotte (Rapport de Master 2). Université de Bretagne Occidentale, Brest, France.

- Brzezinska, M., Tiwari, S.C., Stepniewska, Z., Nosalewicz, M., Bennicelli, R.P., Samborska, A., 2006. Variation of enzyme activities, CO<sub>2</sub> evolution and redox potential in an Eutric Histosol irrigated with wastewater and tap water. *Biol. Fertil. Soils* 43, 131–135. <https://doi.org/10.1007/s00374-006-0113-6>
- Bulleri, F., Bruno, J.F., Silliman, B.R., Stachowicz, J.J., 2016. Facilitation and the niche: implications for coexistence, range shifts and ecosystem functioning. *Funct. Ecol.* 30, 70–78. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12528>
- Bunting, P., Rosenqvist, A., Lucas, R.M., Rebelo, L.M., Hilarides, L., Thomas, N., Hardy, A., Itoh, T., Shimada, M., Finlayson, C.M., 2018. The global mangrove watch - A new 2010 global baseline of mangrove extent. *Remote Sens.* 10. <https://doi.org/10.3390/rs10101669>
- BURGEAP, 1998. La mangrove à Mayotte. Rapport pour le compte de la Délégation à l'Environnement 26.
- Burger, J., 2006. Bioindicators: Types, Development, and Use in Ecological Assessment and Research. *Environ. Bioindic.* 1, 22–39. <https://doi.org/10.1080/15555270590966483>
- Burrows, M.T., Harvey, R., Robb, L., 2008. Wave Exposure Indices from Digital Coastlines and the Prediction of Rocky Shore Community Structure. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 353, 1–12. <https://doi.org/10.3354/meps07284>.
- Cain, M.L., Damman, H., Muir, A., 1998. Seed Dispersal and the Holocene Migration of Woodland Herbs. *Ecol. Monogr.* 68, 325–347. <https://doi.org/10.2307/2657242>
- Camoin, G.F., Colonna, M., Montaggioni, L.F., Faure, G., Thomassin, B.A., 1997. Holocene sea level changes and reef development in the southwestern Indian Ocean. *Coral Reefs* 16, 247–259.
- Cannicci, S., Bartolini, F., Dahdouh-Guebas, F., Fratini, S., Litulo, C., Macia, A., Mrabu, E.J., Penha-Lopes, G., Paula, J., 2009. Effects of urban wastewater on crab and mollusc assemblages in equatorial and subtropical mangroves of East Africa. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Marine Science in the Western Indian Ocean Responds to Population Pressures and Climate Change* 84, 305–317. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.021>
- Cannicci, S., Burrows, D., Fratini, S., Smith, T.J., Offenberg, J., Dahdouh-Guebas, F., 2008. Faunal impact on vegetation structure and ecosystem function in mangrove forests: A review. *Aquat. Bot., Mangrove Ecology – Applications in Forestry and Coastal Zone Management* 89, 186–200. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.01.009>
- Capdeville, C., 2018. Evaluation des capacités de résistance et de résilience de l'écosystème mangrove en réponse à des apports d'eaux usées domestiques prétraitées (Thèse de doctorat). Toulouse III. France.
- Carlén, A., Olafsson, E., 2002. The effects of the gastropod *Terebralia palustris* on infaunal communities in a tropical tidal mud-flat in East Africa. *Wetl. Ecol. Manag.* 10, 303–311. <https://doi.org/10.1023/A:1020327724208>
- Carpenter, S.R., Mooney, H.A., Agard, J., Capistrano, D., Defries, R.S., Díaz, S., Dietz, T., Duraiappah, A.K., Oteng-Yeboah, A., Pereira, H.M., Perrings, C., Reid, W.V., Sarukhan, J., Scholes, R.J., Whyte, A., 2009. Science for managing ecosystem services: Beyond the Millennium Ecosystem Assessment. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 106(5), 1305–1312. <https://doi.org/10.1073/pnas.0808772106>.
- Chave, J., 2013. The problem of pattern and scale in ecology: what have we learned in 20 years? 2013. *Ecology Letters* 16, 4–16. <https://doi.org/10.1111/ele.12048>

- Cheung, S.G., Chan, H.Y., Liu, C.C., Shin, P.K.S., 2008. Effect of prolonged hypoxia on food consumption, respiration, growth and reproduction in marine scavenging gastropod *Nassarius festivus*. *Mar. Pollut. Bull.*, 5th International Conference on Marine Pollution and Ecotoxicology 57, 280–286. <https://doi.org/10.1016/j.marpolbul.2008.03.039>
- Cintron, G., Novelli, Y.S., 1984. Methods for studying mangrove structure, In: Snedaker S.C. and J.G. Snedaker, (eds.). *The mangrove ecosystem: research methods*. U Nations Educ, Sci Cult Organ, Paris. 91–113.
- Clafin, S., Webb, C., 2017. Surrounding land use significantly influences adult mosquito abundance and species richness in urban mangroves. *Wetl. Ecol. Manag.* 25. <https://doi.org/10.1007/s11273-016-9520-0>
- Clark, D.A., Brown, S., Kicklighter, D.W., Chambers, J.Q., Thomlinson, J.R., Ni, J., Holland, E.A., 2001. Net Primary Production in Tropical Forests: An Evaluation and Synthesis of Existing Field Data. *Ecol. Appl.* 11, 371–384. <https://doi.org/10.2307/3060895>
- Clouet, P., Golléty, C., Longépée, E., Borderie, F., Beudard, F., 2023. Les sciences participatives en mangrove à Mayotte. Rapport sur le programme *Narisome Muhoko* du Centre universitaire de formation et de recherche de Mayotte et de l'association Naturalistes Environnement et patrimoine de Mayotte.
- Colwell, R.K., 1992. Niche: A bifurcation in the conceptual lineage of the term. *Keywords Evol. Biol.* Harv. Univ. Press MA USA 241–248.
- Colwell, R.K., Rangel, T.F., 2009. Hutchinson's duality: The once and future niche. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 106, 19651–19658. <https://doi.org/10.1073/pnas.0901650106>
- Connor, E.F., McCoy, E.D., 1979. The Statistics and Biology of the Species-Area Relationship. *Am. Nat.* 113, 791–833.
- Costanza, R., 2012. Ecosystem health and ecological engineering. *Ecol. Eng.* 45, 24–29. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2012.03.023>
- Costanza, R., d'Arge, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O'Neill, R.V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., van den Belt, M., 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387, 253–260. <https://doi.org/10.1038/387253a0>
- Costanza, R., de Groot, R., Braat, L., Kubiszewski, I., Fioramonti, L., Sutton, P., Farber, S., Grasso, M., 2017. Twenty years of ecosystem services: How far have we come and how far do we still need to go? *Ecosyst. Serv.* 28, 1–16. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.09.008>
- Costanza, R., Mageau, M., 1999. What is a healthy ecosystem? 33, 105–115. *Aquat. Ecol.* 33, 105–115.
- Cremades, C., 2010. Cartographie des habitats naturels des mangroves de Mayotte. DAF.
- Crowe, T.P., 1997. The distribution of *Terebralia palustris* (Linné) with respect to microhabitat in mangrove forests of Darwin Harbour I: description of patterns. In: Hanley, J. R., Caswell, G., Megirian, D., Larson, H. K. (Eds.), *Proceedings of the Sixth International Marine Biological Work-shop. The Marine Flora and fauna of Darwin Harbour, Northern Territory, Australia*. Museums and Art Galleries of the Northern Territory and the Australian Marine Sciences Association 425–433.
- Crowe, T.P., McMahon, R., 1997. The distribution of *Terebralia palustris* (Linné) with respect to microhabitat in mangrove forests of Darwin harbour. II. Experimental evaluation of

- behaviour. Hanley JR Caswell G Megirian Larson HK Eds Proceedings Sixth International Mar. Biol. Workshop Mar. Flora and fauna Darwin Harb. North. Territory Aust. Art Galleries Northern Territ. Aust. Mar. Sci. Assoc. Darwin Aust. 435–443
- Cuniberti, E., Frandon, C., Giraud, E., 2005. Les bases de données géographiques d'occupation du sol : volet tache urbaine. Descriptif et comparatif de 6 bases de données (Research Report). Centre d'études sur les réseaux, les transports, l'urbanisme et les constructions publiques (CERTU).
- Dahdouh-Guebas, F., Giuggioli, M., Oluoch, A., Vannini, M., Cannicci, S., 1999. Feeding Habits of Non-Ocypodid Crabs from Two Mangrove Forests in Kenya. *Bull. Mar. Sci.* 64, 291–297.
- Dahdouh-Guebas, F., Hugé, J., Abuchahla, G.M.O., Cannicci, S., Jayatissa, L.P., Kairo, J.G., Kodikara Arachchilage, S., Koedam, N., Mafaziya Nijamdeen, T.W.G.F., Mukherjee, N., Poti, M., Prabakaran, N., Ratsimbazafy, H.A., Satyanarayana, B., Thavanayagam, M., Vande Velde, K., Wodehouse, D., 2021. Reconciling nature, people and policy in the mangrove social-ecological system through the adaptive cycle heuristic. *Estuar. Coast. Shelf Sci., Mangroves and People: Impacts and Interactions* 248, 106942. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2020.106942>
- Dahdouh-Guebas, F., Verneirt, M., Tack, J.F., Speybroeck, D.V., Koedam, N., 1998. Propagule predators in Kenyan mangroves and their possible effect on regeneration. *Mar Freshw. Res* 49, 345–350. <https://doi.org/10.1071/mf97108>
- Daily, G., Postel, S., Bawa, K., Kaufman, L., 1997. *Nature's Services: Societal Dependence On Natural Ecosystems*. Bibliovault OAI Repos. Univ. Chic. Press.
- Danfloss, J.P., Abdou, A., Benini, C., Dolacinski, B., 2011. La valorisation des ressources locales : une voie de développement économique, respectueuse de l'environnement et des sociétés : le cas du sel de Bandré à Mayotte, in: *Insularité et Développement Durable*. IRD [Marseille], Marseille 173–184.
- De Boer, W.F., Blijdenstein, A.-F., Longamane, F., 2002. Prey choice and habitat use of people exploiting intertidal resources. *Environ. Conserv.* 29, 238–252. <https://doi.org/10.1017/S0376892902000140>
- De Boer, W.F., Pereira, T., Guissamulo, A., 2000. Comparing recent and abandoned shell middens to detect the impact of human exploitation on the intertidal ecosystem. *Aquat. Ecol.* 34, 287–297. <https://doi.org/10.1023/A:1009957409421>
- De Grandcourt, A., 2016. Les mangroves à Mayotte. État des lieux et enjeux de gestion. (Rapport bibliographique). ONF Mayotte.
- De La Torre, Y., Aubié, S., 2003. Etude de la morfo-dynamique des littoraux de Mayotte. Phase 1 : Synthèse, typologie et tendances d'évolution. BRGMRP-52320-FR 164.
- de Lima, N.G.B., Galvani, E., Falcão, R.M., Cunha-Lignon, M., 2013. Air temperature and canopy cover of impacted and conserved mangrove ecosystems: a study of a subtropical estuary in Brazil. *J. Coast. Res.* 1152–1157. <https://doi.org/10.2112/SI65-195.1>
- Dirberg, G., 2015. Rapport bibliographique pour la mise en place d'un indicateur mangrove dans le cadre de la DCE Eaux Littorales dans les DOM. Convention ONEMA/MNHN.
- Donato, D., Kauffman, J.B., Murdiyarso, D., Kurnianto, S., Stidham, M., Kanninen, M., 2011. Mangroves among the most carbon-rich forests in the tropics. *Nat. Geosci.* 4, 293–297. <https://doi.org/10.1038/ngeo1123>

- Douglass, K., 2016. The Diversity of Late Holocene Shellfish Exploitation in Velondriake, Southwest Madagascar. *J. Isl. Coast. Archaeol.* 12, 1–27. <https://doi.org/10.1080/15564894.2016.1216480>
- Dufour, A., Gadallah, F., Wagner, H.H., Guisan, A., Buttler, A., 2006. Plant species richness and environmental heterogeneity in a mountain landscape: effects of variability and spatial configuration. *Ecography* 29, 573–584. <https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2006.04605.x>
- Duplessy, J.-C., Morel, P., 1990. *Gros temps sur la planète*, Odile Jacob, impr. 1990, Paris, France. ed.
- Dupont, L., 2022. Étude des savoirs locaux et usages, passés et présents, exercés sur le gastéropode des mangroves *Terebralia palustris* à Mayotte (Rapport de Master 2). Université de Strasbourg, France.
- Dupont, L., Longépée, E., Brosse, R., Golléty, C., in review. Distribution of a mangrove gastropod in Mayotte, contribution of social-ecological memory and local ecological knowledge to ecology. *Regional environmental change*.
- Elith, J., Leathwick, J.R., 2009. Species Distribution Models: Ecological Explanation and Prediction across Space and Time. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 40, 677–697. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.110308.120159>
- Ellison, A.M., 2002. Macroecology of mangroves: large-scale patterns and processes in tropical coastal forests. *Trees* 16, 181–194. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0133-7>
- Elton, C.S., 1927. *Animal Ecology*, Sidgwick&Jackson. ed. London.
- Etienne, R.S., Olf, H., 2004. A novel genealogical approach to neutral biodiversity theory. *Ecol. Lett.* 7, 170–175. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2004.00572.x>
- Faulkner, P., Harris, M., Ali, A.K., Haji, O., Crowther, A., Horton, M.C., Boivin, N.L., 2018. Characterising marine mollusc exploitation in the eastern African Iron Age: Archaeomalacological evidence from Unguja Ukuu and Fukuchani, Zanzibar. *Quat. Int.* 471, 66–80. <https://doi.org/10.1016/j.quaint.2017.08.05>
- Feller, I.C., Lovelock, C.E., Berger, U., McKee, K.L., Joye, S.B., Ball, M.C., 2010. Biocomplexity in mangrove ecosystems. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 2, 395–417. <https://doi.org/10.1146/annurev.marine.010908.163809>
- Feulner, G., 2000. The large mangrove mud creeper *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) in non-mangrove environments in southeastern Arabia. *Tribulus* 10, 15–27.
- Fitzgerald, M.A., Orlovich, D.A., Allaway, W.G., 1992. Evidence that abaxial leaf glands are the sites of salt secretion in leaves of the mangrove *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. *New Phytol.* 120, 1–7. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.1992.tb01052.x>
- Fjeldså, J., Bowie, R., Rahbek, C., 2012. The Role of Mountain Ranges in the Diversification of Birds. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 43, 249–265. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-102710-145113>
- Fois, M., Cuenca-Lombraña, A., Fenu, G., Bacchetta, G., 2018. Using species distribution models at local scale to guide the search of poorly known species: Review, methodological issues and future directions. *Ecol. Model.* 385, 124–132. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.07.018>

- Fratini, S., Cannicci, S., Vannini, M., 2001. Feeding clusters and olfaction in the mangrove snail *Terebralia palustris* (Linnaeus) (Potamididae: Gastropoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 261, 173–183. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(01\)00273-8](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(01)00273-8)
- Fratini, S., Cannicci, S., Vannini, M., 2000. Competition and interaction between *Neosarmatium smithi* (Crustacea: Grapsidae) and *Terebralia palustris* (Mollusca: Gastropoda) in a Kenyan mangrove. *Mar. Biol.* 137, 309–316. <https://doi.org/10.1007/s002270000344>
- Fratini, S., Vannini, M., Cannicci, S., 2008. Feeding preferences and food searching strategies mediated by air-and water-borne cues in the mud whelk *Terebralia palustris* (Potamididae: Gastropoda). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 362. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2008.05.008>
- Fratini, S., Vigiani, V., Vannini, M., Cannicci, S., 2004. *Terebralia palustris* (Gastropoda; Potamididae) in a Kenyan mangrove: size structure, distribution and impact on the consumption of leaf litter. *Mar. Biol.* 144, 1173–1182. <https://doi.org/10.1007/s00227-003-1282-6>
- Friess, D.A., 2016. Ecosystem Services and Disservices of Mangrove Forests: Insights from Historical Colonial Observations. *Forests* 7, 183. <https://doi.org/10.3390/f7090183>
- Fröcklin, S., de la Torre-Castro, M., Hakansson, E., Carlsson, A., Magnusson, M., Jiddawi, N.S., 2014. Towards Improved Management of Tropical Invertebrate Fisheries: Including Time Series and Gender. *PLoS ONE* 9, e91161. <https://doi.org/doi:10.1371/journal.pone.0091161>
- Fromard, F., 2000. Les mangroves de Mayotte. Analyse écologique et propositions de restauration. LET-CNRS Toulouse, ESPACES Mayotte.
- Frontier, S., Pichod-Viale, D., Leprêtre, A., Davoult, D., Luczak, C., 2004. *Écosystèmes - Structure, fonctionnement, évolution*, 3rd ed. Dunod.
- Furukawa, K., Wolanski, E., 1996. Sedimentation in Mangrove Forests. *Mangroves Salt Marshes* 1, 3–10. <https://doi.org/10.1023/A:1025973426404>
- Gallopín, G., Funtowicz, S., O'Connor, M., Ravetz, J., 2001. Science for the 21st century: from social contract to the scientific core.
- Genay, V., Merceron, S., 2017. 256 500 habitants à Mayotte en 2017 - La population augmente plus rapidement qu'avant. *Insee Anal. Mayotte* N°15 - Déc. 2015 4.
- Giraudoux, P., Lebreton, J.-D., 2018. La notion de santé des écosystèmes, ou “Zombies écologiques : comment des idées mortes vivent encore parmi nous.” *Regards Débats Sur Biodiversité*.
- Gladstone-Gallagher, R.V., Lundquist, C.J., Pilditch, C.A., 2014. Response of temperate intertidal benthic assemblages to mangrove detrital inputs. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 80–88. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2014.06.006>
- Golbuu, Y., Fabricius, K., Victor, S., Richmond, R., 2008. Gradients in coral reef communities exposed to muddy river discharge in Pohnpei, Micronesia. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76, 14–20. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.06.005>
- Gontharet, S., Mathieu, O., Lévêque, J., Milloux, M.-J., Lesourd, S., Philippe, S., Caillaud, J., Gardel, A., Sarrazin, M., Proisy, C., 2014. Distribution and sources of bulk organic matter (OM) on a tropical intertidal mud bank in French Guiana from elemental and

- isotopic proxies. *Chem. Geol.* 376, 1–10.  
<https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2014.03.009>
- Gourbesville, Ph., Thomassin, B.A., 2000. Coastal environment assessment procedure for sustainable wastewater management in tropical islands: the Mayotte example. *Ocean Coast. Manag.* 43, 997–1014. [https://doi.org/10.1016/S0964-5691\(00\)00072-7](https://doi.org/10.1016/S0964-5691(00)00072-7)
- Graham, C.H., Ferrier, S., Huettman, F., Moritz, C., Peterson, A.T., 2004. New developments in museum-based informatics and applications in biodiversity analysis. *Trends Ecol. Evol.* 19, 497–503. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.07.006>
- Griffen, B.D., Drake, J.M., 2008. Effects of habitat quality and size on extinction in experimental populations. *Proc. R. Soc. B Biol. Sci.* 275, 2251–2256. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0518>
- Grinnell, J., 1917. The niche relationships of the California thrasher. *The Auk* 34, 427–433. <https://doi.org/10.2307/4072271>
- Guisan, A., Thuiller, W., 2005. Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecol. Lett.* 8, 993–1009. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2005.00792.x>
- Guisan, A., Zimmermann, N.E., 2000. Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecol. Model.* 135, 147–186. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Hamilton, L.S., Snedaker, S.C., 1984. Handbook for mangrove area management. Honolulu : East-West Environment and Policy Institute.
- Hanski, I., 2001. Spatially realistic theory of metapopulation ecology. *Naturwissenschaften* 88, 372–381. <https://doi.org/10.1007/s001140100246>
- Hanski, I., 1998. Metapopulation dynamics. *Nature* 396, 41–49.
- Harris, L.D., 1984. The fragmented forest: island biogeography theory and the preservation of biotic diversity, University of Chicago Press. ed. Chicago.
- Herteman, M., 2010. Évaluation des capacités bioremédiatrices d’une mangrove impactée par des eaux usées domestiques. Application au site pilote de Malamani, Mayotte (Thèse de doctorat). Paul Sabatier - Toulouse III. France.
- Himes-Cornell, A., Grose, S.O., Pendleton, L., 2018. Mangrove Ecosystem Service Values and Methodological Approaches to Valuation: Where Do We Stand? *Front. Mar. Sci.* 5.
- Hinokidani, K., Nakanishi, Y., 2019. Dissolved iron elution from mangrove ecosystem associated with polyphenols and a herbivorous snail. *Ecol. Evol.* 9, 6772–6784. <https://doi.org/10.1002/ece3.5199>
- Holling, C.S., 1973. Resilience and Stability of Ecological Systems. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 4, 1–23. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.04.110173.000245>
- Holt, R.D., 2003. On the evolutionary ecology of species’ ranges. *Evol. Ecol. Res.* 5, 159–178.
- Hopkinson, C.S., Cai, W.-J., Hu, X., 2012. Carbon sequestration in wetland dominated coastal systems - a global sink of rapidly diminishing magnitude. *Curr. Opin. Environ. Sustain.* 4, 186–194. <https://doi.org/10.1016/j.cosust.2012.03.005>
- Horstman, E., Dohmen-Janssen, C.M., Narra, P.M.F., Berg, N.J.F. van den, Siemerink, M., Hulscher, S.J.M.H., 2014. Wave attenuation in mangroves; a quantitative approach to field observations. *Coast. Eng.* 94, 47–62. <https://doi.org/10.1016/j.coastaleng.2014.08.005>

- Houbbrick, R.S., 1991. Systematic review and functional morphology of the mangrove snails *Terebralia* and *Telescopium* (Potamididae; Prosobranchia). *Malacologia* 33, 289–338.
- Hubbell, S.P., 2001. *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). Princeton University Press.
- Hutchinson, G.E., 1957. Concluding Remarks. *Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol.* 22, 415–427. <http://dx.doi.org/10.1101/SQB.1957.022.01.039>
- Hyde, K.D., Lee, S.Y., 1995. Ecology of mangrove fungi and their role in nutrient cycling: what gaps occur in our knowledge? *Hydrobiologia* 295, 107–118. <https://doi.org/10.1007/BF00029117>
- IEDOM, 2019a. Économie verte à Mayotte : « Concilier croissance et environnement, l'enjeu majeur du développement économique de Mayotte ? » (No. 564). IEDOM – Institut d'Émission des Départements d'Outre-Mer.
- IEDOM, 2019b. Rapport annuel Mayotte 2018. IEDOM – Institut d'émission des Départements d'Outre-Mer.
- IEDOM, 2009. Mayotte - Rapport annuel 2008. IEDOM – Institut d'émission des Départements d'Outre-Mer.
- Imgraben, S., Dittmann, S., 2008. Leaf litter dynamics and litter consumption in two temperate South Australian mangrove forests. *J. Sea Res., Mangrove Macro-benthos Special Issue* 59, 83–93. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2007.06.004>
- Insidens, 2017. Plan de prévention et de gestion des déchets dangereux de Mayotte. ADEME et Conseil départemental de Mayotte.
- Ito, C., Katsuno, S., Kondo, Y., Tan, H.T., Furukawa, H., 2000. Chemical constituents of *Avicennia alba*. Isolation and structural elucidation of new naphthoquinones and their analogues. *Chem. Pharm. Bull. (Tokyo)* 48, 339–343. <https://doi.org/10.1248/cpb.48.339>
- James, F.C., Johnston, R.F., Wamer, N.O., Niemi, G.J., Boecklen, W.J., 1984. The Grinnellian Niche of the Wood Thrush. *Am. Nat.* 124, 17–47. <https://doi.org/10.1086/284250>
- James, G.K., Adegokob, J.O., Osagiec, S., Ekechukwud, S., Nwiloe, P., Akinyede, J., 2013. Social valuation of mangroves in the Niger Delta region of Nigeria. *Int. J. Biodivers. Sci.* 9, 311–323.
- Jamon, A., Wickel, J., Nicet, J.B., Durville, P., Bissery, C., Fontcuberta, A., Quod, J.P., Parc Marin de Mayotte, 2010. Évaluation de l'impact de la pêche au *djarifa* sur les ressources halieutiques (Rapport PARETO/APNEE/LAGONIA/Parc Marin de Mayotte pour le compte de l'AAMP) 59.
- Jarosz, L., 1992. Constructing the Dark Continent: Metaphor as Geographic Representation of Africa. *Geogr. Ann. Ser. B Hum. Geogr.* 74, 105–115. <https://doi.org/10.1080/04353684.1992.11879634>
- Jasanoff, S., Colwell, R., Dresselhaus, M.S., Goldman, R.D., Greenwood, M.R.C., Huang, A.S., Lester, W., Levin, S.A., Linn, M.C., Lubchenco, J., Novacek, M.J., Roosevelt, A.C., Taylor, J.E., Wexler, N., 1997. Conversations with the Community: AAAS at the Millennium. *Science* 278, 2066–2067. <https://doi.org/10.1126/science.278.5346.2066>
- Jeanson, M., 2009. Morphodynamique du littoral de Mayotte - Des processus au réseau de surveillance (Thèse de doctorat). Université du Littoral Côte d'Opale. France.

- Jeanson, M., Anthony, E., Dolique, F., Cremades, C., 2014. Mangrove Evolution in Mayotte Island, Indian Ocean: A 60-year Synopsis Based on Aerial Photographs. *Wetlands* 34, 459–468. <https://doi.org/10.1007/s13157-014-0512-7>
- Jeanson, M., Dolique, F., Anthony, E., 2018. Processus morphodynamiques et sédimentaires dans les mangroves en érosion de Mayotte, océan Indien. *VertigO* 18. <https://doi.org/10.4000/vertigo.20531>
- Jeanson, M., Dolique, F., Anthony, E., 2010. Un réseau de surveillance des littoraux face au changement climatique en milieu insulaire tropical : l'exemple de Mayotte. *VertigO* 10. <https://doi.org/10.4000/vertigo.10512>
- Jeanson, M., Dolique, F., Anthony, E., Aubry, A., 2019. Decadal-scale Dynamics and Morphological Evolution of Mangroves and Beaches in a Reef-lagoon Complex, Mayotte Island. *J. Coast. Res.* 88, 195. <https://doi.org/10.2112/SI88-015.1>
- Kathiresan, K., Bingham, B., 2001. Biology of Mangroves and Mangrove Ecosystems. *Adv. Mar. Biol.* 40, 81–251. [https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40003-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40003-4)
- Kearney, M., Porter, W.P., 2004. Mapping the Fundamental Niche: Physiology, Climate, and the Distribution of a Nocturnal Lizard. *Ecology* 85, 3119–3131. <https://doi.org/10.1890/03-0820>
- Kieckbusch, D., Koch, M., Serafy, J., Anderson, W., 2004. Trophic Linkages among Primary Producers and Consumers in Fringing Mangroves of Subtropical Lagoons. *Bull. Mar. Sci.* 74, 271–285.
- Knight, J., Dale, P., Dwyer, P.G., Marx, S., 2017. A conceptual approach to integrate management of ecosystem service and disservice in coastal wetlands. *AIMS Environ. Sci.* 4, 431–442. <https://doi.org/10.3934/environsci.2017.3.431>
- Kohn, D.D., Walsh, D.M., 1994. Plant species richness - the effect of island size and habitat diversity. *J. Ecol.* 82, 367–377. <https://doi.org/10.2307/2261304>
- Kojima, S., Kamimura, S., Iijima, A., Kimura, T., Kurozumi, T., Furota, T., 2006. Molecular phylogeny and population structure of tideland snails in the genus *Cerithidea* around Japan. *Mar. Biol.* 149, 525–535. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0183-2>
- Kon, K., Kurokura, H., Tongnunui, P., 2010. Effects of the physical structure of mangrove vegetation on a benthic faunal community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 383, 171–180. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2009.11.015>
- Landemaine, V., Desprats, J.-F., Dectot, G., Vignerot, B., Cerdan, O., Rinaudo, J.-D., Carme, E., Saïd, K., Vitter, M., Salvador-Blanes, S., Vanhooydonck, P., Mavouna, A., 2020. Projet LESELAM 2 (Lutte contre l'érosion des sols et l'envasement du lagon à Mayotte) Rapport final – Mars 2021. BRGM/RP- 70572-FR.
- Landres, P.B., Verner, J., Thomas, J.W., 1988. Ecological Uses of Vertebrate Indicator Species: A Critique. *Conserv. Biol.* 2, 316–328.
- Lapègue, J., 1999. Aspects quantitatifs et qualitatifs de la pluviométrie dans deux enjeux majeurs de la problématique de l'eau à Mayotte : la ressource hydrique, l'assainissement pluvial et l'érosion (Thèse de doctorat). La Réunion.
- Lawton, J.H., 1983. Plant Architecture and the Diversity of Phytophagous Insects. *Annu. Rev. Entomol.* 28, 23–39. <https://doi.org/10.1146/annurev.en.28.010183.000323>
- Lê, S., Josse, J., Husson, F., 2008. FactoMineR: An R Package for Multivariate Analysis. *J. Stat. Softw.* 25, 1–18. <https://doi.org/10.18637/jss.v025.i01>

- Lebigre, J.-M., 1996. Problèmes d'érosion dans les marais à mangrove de Mayotte (archipel des Comores). *Trav. Lab. Géographie Phys. Appliquée* 45–58.
- Lebigre, J.-M., 1983. Les tannes, approche géographique. *Madag. Rev. Géographie* 41–63.
- Lee, S.Y., 1995. Mangrove outwelling: a review. *Hydrobiologia* 295, 203–212. <https://doi.org/10.1007/BF00029127>
- Lee, S.Y., Primavera, J.H., Dahdouh-Guebas, F., McKee, K.L., Bosire, J.O., Cannicci, S., Diele, K., Fromard, F., Koedam, N., Marchand, C., Mendelssohn, I., Mukherjee, N., Record, S., 2014. Ecological role and services of tropical mangrove ecosystems : a reassessment. *Glob. Ecol. Biogeogr.* 23, 726–743. <https://doi.org/10.1111/geb.12155>
- Lemoine, A., Briole, P., Bertil, D., Roullé, A., Foumelis, M., Thinon, I., Raucoules, D., de Michele, M., Valty, P., Hoste Colomer, R., 2020. The 2018–2019 seismo-volcanic crisis east of Mayotte, Comoros islands: seismicity and ground deformation markers of an exceptional submarine eruption. *Geophys. J. Int.* 223, 22–44. <https://doi.org/10.1093/gji/ggaa273>
- Leung, J., 2015. Habitat heterogeneity affects ecological functions of macrobenthic communities in a mangrove: Implication for the impact of restoration and afforestation. *Glob. Ecol. Conserv.* 4, 423–433. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2015.08.005>
- Leung, J.Y.S., Cai, Q., Tam, N.F.Y., 2016. Comparing subsurface flow constructed wetlands with mangrove plants and freshwater wetland plants for removing nutrients and toxic pollutants. *Ecol. Eng.* 95, 129–137. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2016.06.016>
- Levin, S.A., 1992. The Problem of Pattern and Scale in Ecology: The Robert H. MacArthur Award Lecture. *Ecology* 73, 1943–1967. <https://doi.org/10.2307/1941447>
- Levins, R., 1969. Some demographic and genetic consequences of environmental heterogeneity for biological control. *Bull. Entomol. Soc. Am.* 15, 237–240. <https://doi.org/10.1093/besa/15.3.237>
- Liaw, A., Wiener, M., 2002. Classification and Regression by randomForest. *R News* 2, 18–22.
- Lindauer, S., Milano, S., Steinhof, A., Hinderer, M., 2018. Heating mollusc shells - a radiocarbon and microstructure perspective from archaeological shells recovered from Kalba, Sharjah Emirate, UAE. *J. Archaeol. Sci. Rep.* 21, 528–537. <https://doi.org/10.1016/j.jasrep.2018.08.04>
- Longépée, E., Ahmed Abdallah, A., Jeanson, M., Golléty, C., 2021. Local Ecological Knowledge on Mangroves in Mayotte Island (Indian Ocean) and Influencing Factors. *Forests* 12, 53. <https://doi.org/10.3390/f12010053>
- Loreau, M., Ebenhoh, W., 1994. Competitive Exclusion and Coexistence of Species with Complex Life Cycles. *Theor. Popul. Biol.* 46, 58–77. <https://doi.org/10.1006/tpbi.1994.1019>
- Lugo, A.E., Snedaker, S.C., 1974. The Ecology of Mangroves. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 5, 39–64. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.05.110174.000351>
- Lyytimäki, J., Sipilä, M.E., 2009. Hopping on a one leg: The challenge of ecosystem disservices for urban green management. *Urban For. Urban Green.* 8, 309–315. <https://doi.org/10.1016/j.ufug.2009.09.003>
- MacArthur, R.H., MacArthur, J.W., 1961. On Bird Species Diversity. *Ecology* 42, 594–598. <https://doi.org/10.2307/1932254>

- MacArthur, R.H., Wilson, E.O., 1967. *The Theory of Island Biogeography*, ed. Princeton University Press. 203.
- Mace, G.M., 2014. Whose conservation? *Science* 345, 1558–1560.
- Machiwa, J.F., Hallberg, R.O., 1995. Flora and crabs in a mangrove forest partly distorted by human activities, Zanzibar. *Ambio* 24, 492–496.
- Macia, A., Hernroth, L., 1995. Maintaining Sustainable Resources and Biodiversity while Promoting Development: A Demanding Task for A Young Nation. *Ambio* 24, 515–517.
- Macnae, W., Kalk, M., 1962. The Ecology of the Mangrove Swamps at Inhaca Island, Mozambique. *J. Ecol.* 50, 19–34. <https://doi.org/10.2307/2257188>
- Madi Moussa, R., 2018. Are mangroves important for reef fish on Mayotte Island (Indian Ocean)? *Cybium* 42, 327–340.
- Marshall, N.A., Marshall, P.A., Tamelander, J., Obura, D., Malleret-King, D., Cinner, J.E., 2010. A framework for social adaptation to climate change: sustaining tropical coastal communities and industries. IUCN, Switzerland.
- Martínez-Crego, B., Alcoverro, T., Romero, J., 2010. Biotic indices for assessing the status of coastal waters: a review of strengths and weaknesses. *J. Environ. Monit.* 12, 1013–1028. <https://doi.org/10.1039/B920937A>
- Matthews, T.J., Whittaker, R.J., 2014. Neutral theory and the species abundance distribution: recent developments and prospects for unifying niche and neutral perspectives. *Ecol. Evol.* 4, 2263–2277. <https://doi.org/10.1002/ece3.1092>
- Mazda, Y., Magi, M., Kogo, M., Hong, P.N., 1997a. Mangroves as a coastal protection from waves in the Tong King delta, Vietnam. *Mangroves Salt Marshes* 1, 127–135. <https://doi.org/10.1023/A:1009928003700>
- Mazda, Y., Wolanski, E., King, B., Sase, A., Ohtsuka, D., Magi, M., 1997b. Drag force due to vegetation in mangrove swamps. *Mangroves Salt Marshes* 1, 193–199. <https://doi.org/10.1023/A:1009949411068>
- Mazda, Y., Wolanski, E., Ridd, P., 2007. *The Role of Physical Processes in Mangrove Environments: manual for the preservation and utilization of mangrove ecosystems*.
- McCarthy, L.S., Power, M., Munkittrick, K., 2002. Bioindicators Versus Biomarkers in Ecological Risk Assessment. *Hum. Ecol. Risk Assess.* 8, 159–164. <https://doi.org/10.1080/20028091056791>
- Meehan, B.F., 1975. Shell bed to shell midden. Australian Institute of Aboriginal Studies, Canberra.
- Mégevand, L., 2022. Traits écophysiologicals et comportementaux de trois espèces de crabes soumis à différents niveaux de stress anthropique dans les mangroves insulaires du Canal du Mozambique (Thèse de doctorat). Université de Montpellier. France.
- Mégevand, L., Martínez-Alarcón, D., Theuerkauff, D., Rivera-Ingraham, G.A., Lejeune, M., Lignot, J.-H., Sucré, E., 2021. The hepatopancreas of the mangrove crab *Neosarmatium africanum*: a possible key to understanding the effects of wastewater exposure (Mayotte Island, Indian Ocean). *Environ. Sci. Pollut. Res.* 28, 60649–60662. <https://doi.org/10.1007/s11356-021-14892-5>

- Metcalfe, K., 2007. The Biological Diversity, Recovery from Disturbance and Rehabilitation of Mangroves in Darwin Harbour, Northern Territory (PhD Thesis). Charles Darwin University, Darwin. 590.
- Millennium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and human well-being: synthesis. Isl. Press Wash. DC.
- Molnar, N., 2012. Impact des effluents de la crevetticulture sur la dynamique de la matière organique benthique et leurs implications sur les processus biogéochimiques dans une mangrove (Nouvelle-Calédonie) (Thèse de doctorat). Paris.
- Morrisey, D., Swales, A., Dittmann, S., Morrison, M., Lovelock, C., Beard, C., 2010. The Ecology and Management of Temperate Mangroves. *Oceanogr. Mar. Biol. Annu. Rev.* 48, 43–160. <https://doi.org/10.1201/EBK1439821169-c2>
- Mujiono, N., 2014. Mudwhelks (Gastropoda: Potamididae) from mangroves of Ujung Kulon National park, Banten. *J. Biol. Udayana* 13.
- Mukherjee, N., Sutherland, W., Khan, M.N., Berger, U., Schmitz, N., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N., 2014. Using expert knowledge and modeling to define mangrove composition, functioning, and threats and estimate time frame for recovery. *Ecol. Evol.* 4. <https://doi.org/10.1002/ece3.1085>
- Nagelkerken, I., 2009. Evaluation of Nursery function of Mangroves and Seagrass beds for Tropical Decapods and Reef fishes: Patterns and Underlying Mechanisms. *Ecol. Connect. Trop. Coast. Ecosyst.* 357–399. [https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0\\_10](https://doi.org/10.1007/978-90-481-2406-0_10)
- Nagelkerken, I., Roberts, C., Van der Velde, G., Dorenbosch, M., Riel, M., Morinière, E., Nienhuis, P., 2002. How important are mangroves and seagrass beds for coral-reef fish? The nursery hypothesis tested on an island scale. *Mar. Ecol.-Prog. Ser.* 244, 299–305. <https://doi.org/10.3354/meps244299>
- Nishihira, M., 1983. Grazing of the mangrove litters by *Terebralia palustris* (Gastropoda : Potamididae) in the Okinawan mangal : preliminary report. *Galaxea* 2, 45–48.
- Nishihira, M., Kuniyoshi, M., Shimamura, K., 2002. Size variation in *Terebralia palustris* (Gastropoda: Potamididae) of Iriomote Island, southern Japan, and its effect on some population characteristics. *Wetl. Ecol. Manag.* 10, 243–247. <https://doi.org/10.1023/A:1020131914950>
- Noble, I.R., Dirzo, R., 1997. Forests as Human-Dominated Ecosystems. *Science* 277, 522–525.
- Ochieng, C.A., Erftemeijer, P.L.A., 2001. Phenology, litterfall and nutrient resorption in *Avicennia marina* (Forssk.) Vierh in Gazi Bay, Kenya. *Trees* 16, 167–171. <https://doi.org/10.1007/s00468-001-0146-2>
- Odum, E.P., 1985. Trends Expected in Stressed Ecosystems. *BioScience* 35, 419–422.
- Ohgaki, S., Kurozumi, T., 2000. Historical decline of the mangrove gastropods, *Telescopium* and *Terebralia* in the Ryukyu Islands and Taiwan: evidence from shell middens. *Asian Mar. Biol.* 17, 125–135.
- Økland, B., 1996. Unlogged forests: Important sites for preserving the diversity of mycetophilids (Diptera: Sciaroidea). *Biol. Conserv.* 76, 297–310. [https://doi.org/10.1016/0006-3207\(95\)00129-8](https://doi.org/10.1016/0006-3207(95)00129-8)
- Oksanen, J., Simpson, G.L., Blanchet, F.G., Kindt, R., Legendre, P., Minchin, P.R., O'Hara, R.B., Solymos, P., Stevens, M.H.H., Szoecs, E., Wagner, H., Barbour, M., Bedward,

- M., Bolker, B., Borcard, D., Carvalho, G., Chirico, M., De Caceres, M., Durand, S., Evangelista, H.B.A., FitzJohn, R., Friendly, M., Furneaux, B., Hannigan, G., Hill, M.O., Lahti, L., McGlenn, D., Ouellette, M.-H., Ribeiro Cunha, E., Smith, T., Stier, A., Ter Braak, C.J.F., Weedon, J., 2022. R package version `_vegan`: Community Ecology Package\_.
- Olguin, E.J., Hernandez, M.E., Sanchez-Galvan, G., 2007. Hydrocarbon mangroves pollution and bioremediation, phytoremediation and restoration strategies. *Rev Int Contam Ambient* 23, 139–154.
- Olsson, P., Folke, C., 2001. Local Ecological Knowledge and Institutional Dynamics for Ecosystem Management: A Study of Lake Racken Watershed, Sweden. *Ecosystems* 4, 85–104. <https://doi.org/10.1007/s100210000061>
- ONF, 2019. Aménagement forestier. Mangroves affectées au Conservatoire de l’espace littoral et des rivages lacustres. ONF: Mamoudzou, France.
- Oostingh, C.H., 1925. Report on a collection of recent shells from Obi and Halmahera (Moluccas). *Meded. Van Landbouwhoogeschool Te Wagening. Ned.* 29, 1–362.
- Osborne, D.J., Berjak, Patricia, 1997. The making of mangroves: The remarkable pioneering role played by seeds of *Avicennia marina*. *Endeavour* 21, 143–147. [https://doi.org/10.1016/S0160-9327\(97\)01077-6](https://doi.org/10.1016/S0160-9327(97)01077-6)
- Ostrom, E., 2009. A General Framework for Analyzing Sustainability of Social-Ecological Systems. *Science* 325, 419–422. <https://doi.org/10.1126/science.1172133>
- Ouyang, X., Guo, F., 2016. Paradigms of mangroves in treatment of anthropogenic wastewater pollution. *Sci. Total Environ.* 544, 971–979. <https://doi.org/10.1016/j.scitotenv.2015.12.013>
- Pape, E., Muthumbi, A., Kamanu, C.P., Vanreusel, A., 2008. Size-dependent distribution and feeding habits of *Terebralia palustris* in mangrove habitats of Gazi Bay, Kenya. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 76, 797–808. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.08.007>
- Patil, A.D., Freyer, A.J., Eggleston, D.S., Haltiwanger, R.C., Bean, M.F., Taylor, P.B., Caranfa, M.J., Breen, A.L., Bartus, H.R., Johnson, R.K., 1993. The inophyllums, novel inhibitors of HIV-1 reverse transcriptase isolated from the Malaysian tree, *Calophyllum inophyllum* Linn. *J. Med. Chem.* 36, 4131–4138. <https://doi.org/10.1021/jm00078a001>
- Pauly, D., 1995. Anecdotes and the shifting baseline syndrome of fisheries. *Trends Ecol. Evol.* 10, 430. [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(00\)89171-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(00)89171-5)
- Pearce, J., Lindenmayer, D., 1998. Bioclimatic analysis to enhance reintroduction biology of the endangered helmeted honeyeater (*Lichenostomus melanops cassidix*) in southeastern Australia. *Restor Ecol* 6, 238–243. <https://doi.org/10.1046/j.1526-100X.1998.00636.x>
- Penha-Lopes, G., Bartolini, F., Limbu, S., Cannicci, S., Mgaya, Y., Kristensen, E., Paula, J., 2010. Ecosystem engineering potential of the gastropod *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) in mangrove wastewater wetlands – A controlled mesocosm experiment. *Environ. Pollut.* 158, 258–266. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2009.07.009>
- Penha-Lopes, G., Bouillon, S., Mangion, P., Macia, A., Paula, J., 2009. Population structure, density and food sources of *Terebralia palustris* (Potamididae: Gastropoda) in a low intertidal *Avicennia marina* mangrove stand (Inhaca Island, Mozambique). *Estuar. Coast. Shelf Sci., Marine Science in the Western Indian Ocean Responds to Population Pressures and Climate Change* 84, 318–325. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2009.04.022>

- Pi, N., Wu, Y., Zhu, H.W., Wong, Y.S., Tam, N.F.Y., 2017. The uptake of mixed PAHs and PBDEs in wastewater by mangrove plants under different tidal flushing regimes. *Environ. Pollut. Barking Essex* 1987 231, 104–114. <https://doi.org/10.1016/j.envpol.2017.07.085>
- Plaziat, J.-C., 1984. Mollusk distribution in the mangal. *Hydrobiol. Mangal*, Dr W. Junk, The Hague (ed. by F.D. Por and I. Dor), 111–143.
- Poupin, J., Cleva, R., Bouchard, J.M., Dinhut, V., Dumas, J., 2018. The Crabs from Mayotte Island (Crustacea, Decapoda, Brachyura). 109. *Atoll Res. Bull.* VI–109. <https://doi.org/10.5479/si.0077-5630.617>
- Prieur, A., 1999. Distribution et interprétation de la malacofaune des fouilles archéologiques de Mleiha. In: *Mleiha I. Environnement, Stratégies de subsistance et artisanats (Mission archéologique française à Sharjah)* Lyon : Maison de l’Orient et de la Méditerranée Jean Pouilloux. *Trav. Maison L’Orient Méditerranéen* 29, 145–170.
- Primavera, J.H., 1997. Socio-economic impacts of shrimp culture. *Aquac. Res.* 28, 815–827. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2109.1997.00946.x>
- Prugh, L.R., Hodges, K.E., Sinclair, A.R.E., Brashares, J.S., 2008. Effect of habitat area and isolation on fragmented animal populations. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 105, 20770–20775. <https://doi.org/10.1073/pnas.0806080105>
- Pulliam, H.R., 2000. On the relationship between niche and distribution. *Ecol. Lett.* 3, 349–361. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00143.x>
- Pulliam, H.R., 1988. Sources, sinks and population regulation. *Am. Nat.* 132, 652–661.
- QGIS Development Team, 2020. QGIS Geographic Information System. Open Source Geospatial Foundation.
- Queiroz, L. de S., Rossi, S., Calvet-Mir, L., Ruiz-Mallén, I., García-Betorz, S., Salvà-Prat, J., Meireles, A.J. de A., 2017. Neglected ecosystem services: Highlighting the socio-cultural perception of mangroves in decision-making processes. *Ecosyst. Serv.* 26, 137–145. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2017.06.013>
- Quisthoudt, K., Adams, J.B., Rajkaran, A., Dahdouh-Guebas, F., Koedam, N., Randin, C.F., 2013. Disentangling the effects of global climate and regional land-use change on the current and future distribution of mangroves in South Africa. *Biodivers. Conserv.* 22, 1369–1390. <https://doi.org/10.1007/s10531-013-0478-4>
- Quisthoudt, K., Schmitz, N., Randin, C.F., Dahdouh-Guebas, F., Robert, E.M.R., Koedam, N., 2012. Temperature variation among mangrove latitudinal range limits worldwide. *Trees* 26, 1919–1931. <https://doi.org/10.1007/s00468-012-0760-1>
- R Core Team, 2022. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria.
- Rambabu, A.V.S., Prasad, B.V., Balaparameswara Rao, M., 1987. Response of the mangrove mudsnail *Terebralia palustris* (Linnaeus) (Prosobranchia: Potamididae) to different substrata. *J Mar Biol Assoc India* 140–143.
- Rao, H.S., 1938. Observations on the Growth and Habits of the Gastropod Mollusc, *Pyrazus palustris* (Linné), in the Andamans, *Rec. Indian Mus.* ed.
- Rapport, D.J., 1989. What constitutes ecosystem health. *Perspectives in Biology and Medicine.* 33:1, 120-132. <https://doi.org/10.1353/pbm.1990.0004>

- Rapport, D.J., Costanza, R., McMichael, A.J., 1998. Assessing ecosystem health. *Trends Ecol. Evol.* 13, 397–402. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(98\)01449-9](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(98)01449-9)
- Ratsimbazafy, H.A., Kochzius, M., 2018. Restricted gene flow among western Indian Ocean populations of the mangrove whelk *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) (Caenogastropoda: Potamididae). *J. Molluscan Stud.* 84, 163–169. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyy001>
- Raunet, M., 1992. Ile de Mayotte (Archipel des Comores, Océan Indien): les facteurs de l'érosion des terres et de l'envasement du lagon. CIRAD-CA [Montpellier], 94 p.
- Raw, J.L., Perissinotto, R., Bird, M.S., Miranda, N.A.F., Peer, N., 2017a. Variable niche size of the giant mangrove whelk *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767) in a subtropical estuary. *Hydrobiologia* 803, 265–282. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3223-2>
- Raw, J.L., Perissinotto, R., Miranda, N.A.F., Peer, N., 2017b. Feeding dynamics of *Terebralia palustris* (Gastropoda: Potamididae) from a subtropical mangrove ecosystem. *Molluscan Res.* 37. <https://doi.org/10.1080/13235818.2017.1323370>
- Raw, J.L., Perissinotto, R., Taylor, R.H., Miranda, N.A.F., Peer, N., 2014. Decline of *Terebralia palustris* in South African mangroves. *Afr. J. Mar. Sci.* 36, 517–522. <https://doi.org/10.2989/1814232X.2014.984757>
- Record, S., Charney, N.D., Zakaria, R.M., Ellison, A.M., 2013. Projecting global mangrove species and community distributions under climate change. *Ecosphere* 4. <https://doi.org/10.1890/ES12-00296.1>
- Reef, R., Feller, I.C., Lovelock, C.E., 2010. Nutrition of mangroves. *Tree Physiol.* 30, 1148–1160. <https://doi.org/10.1093/treephys/tpq048>
- Richardson, A.J., Walne, A.W., John, A.W.G., Jonas, T.D., Lindley, J.A., Sims, D.W., Stevens, D., Witt, M., 2006. Using continuous plankton recorder data. *Prog. Oceanogr.* 68, 27–74. <https://doi.org/10.1016/j.pocean.2005.09.011>
- Rocamora, G., 2004. Les oiseaux des espaces naturels remarquables de Mayotte. Inventaire des espèces, précisions sur leur biologie et leur écologie, abondance et estimation d'effectifs, importance internationale des sites et recommandations en matière de conservation. Rapp. Dir. L'Agriculture Forêt Service Environ. For. Collectiv. Mayotte 250. <https://doi.org/10.13140/2.1.4309.0245>
- Rog, S.M., Clarke, R.H., Cook, C.N., 2017. More than marine: revealing the critical importance of mangrove ecosystems for terrestrial vertebrates. *Divers. Distrib.* 23, 221–230. <https://doi.org/10.1111/ddi.12514>
- Rolland, R., Boulet, V., Quod, P., 2005. Mayotte, biodiversité et évaluation patrimoniale. Contribution à la mise en place de l'inventaire ZIEFF. (Rapport DAF Mayotte et CBN Mascarin).
- Roussel, E., Duncombe, M., Gabrié, C., 2009. Les mangroves de l'Outre-mer français - Ecosystèmes associés aux récifs coralliens. Doc. Ifreco 145.
- Saenger, P., 2002. Mangrove Ecology, Silviculture and Conservation. Springer Netherlands, Dordrecht. <https://doi.org/10.1007/978-94-015-9962-7>
- Saunders, M.E., Luck, G.W., 2016. Limitations of the ecosystem services versus disservices dichotomy. *Conserv. Biol.* 30, 1363–1365.

- Scales, I., Friess, D.A., Glass, L., Ravaoarinarotsihoarana, L., 2017. Rural livelihoods and mangrove degradation in south-west Madagascar: lime production as an emerging threat. *Oryx*. <https://doi.org/10.17863/CAM.7759>
- Schmit, J.P., Shearer, C.A., 2003. A checklist of mangrove-associated fungi, their geographical distribution and known host plants. *Mycotaxon* 85, 423–477.
- Scholander, P.F., 1968. How Mangroves Desalinate Seawater. *Physiol. Plant.* <https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.1968.tb07248.x>
- Seers, B., 2021. `_windfetch: Calculate Wind Fetch_`. R package version 0.1.0, <<https://github.com/blasee/windfetch>>.
- Sewell, R.B.S., 1924. Observations on growth in certain mollusks and on changes correlated with growth in the radula of *Pyrazus palustris*. *Rec. Indian Mus.* 26, 529–548.
- Sharifian, S., Kamrani, E., Saeedi, H., 2021. Global future distributions of mangrove crabs in response to climate change. *Wetlands* 41. <https://doi.org/10.1007/s13157-021-01503-9>
- Siddig, A.A.H., Ellison, A.M., Ochs, A., Villar-Leeman, C., Lau, M.K., 2016. How do ecologists select and use indicator species to monitor ecological change? Insights from 14 years of publication in *Ecological Indicators*. *Ecol. Indic.* 60, 223–230. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2015.06.036>
- Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends Ecol. Evol.* 19, 605–611. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2004.09.003>
- Slim, F.J., Hemminga, M.A., Ochieng, C., Jannink, N.T., Cocheret de la Morinière, E., van der Velde, G., 1997. Leaf litter removal by the snail *Terebralia palustris* (Linnaeus) and sesarmid crabs in an East African mangrove forest (Gazi Bay, Kenya). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 215, 35–48. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(97\)00029-4](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(97)00029-4)
- Smith III, T.J., 1992. Forest Structure, in: Alongi, D. M., and Robertson, A. I. (Eds.), *Tropical Mangrove Ecosystems*. American Geophysical Union, Washington DC, pp. 101–136.
- Snedaker, S.C., 1982. Mangrove species zonation: why? Sen DN Rajpurohit KS Eds *Contrib. Ecol. Halophytes Tasks Veg. Sci. Vol 2* Springer Dordr. [https://doi.org/10.1007/978-94-009-8037-2\\_8](https://doi.org/10.1007/978-94-009-8037-2_8)
- Snedaker, S.C., 1978. Mangroves: their value and perpetuation. *Nat. Resour.* 14, 6–13.
- Soemodihardjo, S., Kastoro, W., 1977. Notes on the *Terebralia palustris* (Gastropoda) from the coral islands in the Jakarta bay area. *Mar. Res. Indones.* 18, 131–148. <https://doi.org/10.14203/mri.v18i0.367>
- Solan, M., Wigham, B.D., 2005. Biogenic Particle Reworking and Bacterial–Invertebrate Interactions in Marine Sediments, in: *Interactions between Macro- and Microorganisms in Marine Sediments*. American Geophysical Union (AGU) 105–124. <https://doi.org/10.1029/CE060p010>
- Spalding, M., Kainuma, M., Collins, L., 2010. *World Atlas of Mangroves*, London, UK:: Washington, DC: Earthscan. ed.
- Stein, A., Gerstner, K., Kreft, H., 2014. Environmental heterogeneity as a universal driver of species richness across taxa, biomes and spatial scales. *Ecol. Lett.* 17, 771–890. <https://doi.org/10.1111/ele.12277>

- Strong, E., Colgan, D., Healy, J., Lydeard, C., Ponder, W., Glaubrecht, M., 2011. Phylogeny of the gastropod superfamily Cerithioidea using morphology and molecules. *Zool. J. Linn. Soc.* 162, 43–89. <https://doi.org/10.1111/j.1096-3642.2010.00670.x>
- Tanaka, N., Sasaki, Y., Mowjood, M.I.M., Jinadasa, K.B.S.N., Homchuen, S., 2007. Coastal vegetation structures and their functions in tsunami protection: experience of the recent Indian Ocean tsunami. *Landsc. Ecol Eng* 3, 33–45. <https://doi.org/10.1007/s11355-006-0013-9>
- Taylor, M., Ravilious, C., Green, E., 2003. Mangroves of East Africa. UNEP-WCMC Biodivers. Ser. 13 Camb. UNEP-World Conserv. Monit. Cent.
- Tews, J., Brose, U., Grimm, V., Tielbörger, K., Wichmann, M.C., Schwager, M., Jeltsch, F., 2004. Animal species diversity driven by habitat heterogeneity/diversity: the importance of keystone structures. *J. Biogeogr.* 31, 79–92. <https://doi.org/10.1046/j.0305-0270.2003.00994.x>
- Theuerkauff, D., 2018. Effets des rejets d’eaux usées domestiques sur la physiologie et l’écologie des crabes de mangrove, Sesarmidae et Ocypodidae (Thèse de doctorat). Université Montpellier. France.
- Theuerkauff, D., Rivera-Ingraham, G.A., Lambert, S., Mercky, Y., Lejeune, M., Lignot, J.-H., Sucré, E., 2020. Wastewater bioremediation by mangrove ecosystems impacts crab ecophysiology: *In-situ* caging experiment. *Aquat. Toxicol.* 218, 105358. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2019.105358>
- Theuerkauff, D., Rivera-Ingraham, G.A., Mercky, Y., Lejeune, M., Lignot, J.-H., Sucre, E., 2018. Effects of domestic effluent discharges on mangrove crab physiology: Integrated energetic, osmoregulatory and redox balances of a key engineer species. *Aquat. Toxicol.* 196, 90–103. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2018.01.003>
- Thomassin, B.A., 1990. Les mangroves dans l’île de Mayotte (île haute du canal de Mozambique, S.W. Océan Indien). Rapport pour la Direction de l’Equipement, Service de l’Aménagement, Mayotte. 90.
- Thomassin, B.A., Arnoux, A., Coudray, J., Froget, C., Gout, B., Kouyoumontzakis, G., Masse, J.P., Reyre, Y., Reys, J.P., Vacelet, E., 1989. La sédimentation actuelle dans le lagon de Mayotte (île volcanique à récif-barrière, SW océan Indien) et son évolution récente en liaison avec les apports terrigènes. *Bull. Société Géologique Fr.* 5, 1235–1251. <https://doi.org/10.2113/gssgfbull.V.6.1235>
- Thornton, T.F., Scheer, A.M., 2012. Collaborative Engagement of Local and Traditional Knowledge and Science in Marine Environments: A Review. *Ecol. Soc.* 17, 8. <https://doi.org/10.5751/ES-04714-170308>
- Tomlinson, P.B., 1986. *The Botany of Mangroves*. Camb. Univ. Press Camb. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139946575>
- Turner, R.K., Daily, G.C., 2008. The Ecosystem Services Framework and Natural Capital Conservation. *Environ. Resour. Econ.* 39, 25–35. <https://doi.org/10.1007/s10640-007-9176-6>
- Uddin, M.S., de Ruyter van Steveninck, E., Stuij, M., Shah, M.A.R., 2013. Economic valuation of provisioning and cultural services of a protected mangrove ecosystem: A case study on Sundarbans Reserve Forest, Bangladesh. *Ecosyst. Serv.* 88–93.
- Underwood, A.J., Chapman, M.G., 1996. Scales of spatial patterns of distribution of intertidal invertebrates. *Oecologia* 107, 212–224. <https://doi.org/10.1007/BF00327905>

- Valiela, I., Bowen, J.L., York, J.K., 2001. Mangrove Forests: One of the World's Threatened Major Tropical Environments. *BioScience* 51, 807. [https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0807:MFOOTW\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0807:MFOOTW]2.0.CO;2)
- Van Leeuwe, M.A., Morgan, G., Brockmann, C., 2002. HIMOM – A system of Hierarchical Monitoring Methods for assessing changes in the biological and physical state of intertidal areas – Book of protocols 199.
- Vance, D., Haywood, M., Heales, D., Kenyon, R., Loneragan, N., Pendrey, R., 1996. How far do prawns and fish move into mangroves? Distribution of juvenile banana prawns *Penaeus merguensis* and fish in a tropical mangrove forest in northern Australia. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 131, 115–124. <https://doi.org/10.3354/meps131115>
- Vannini, M., Cannicci, S., Mrabu, E., Rorandelli, R., Fratini, S., 2008. Random walk, zonation and the food searching strategy of *Terebralia palustris* (Mollusca, Potamididae) in Kenya. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 80, 529–537. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2008.09.020>
- Vaz, A.S., Kueffer, C., Kull, C.A., Richardson, D.M., Vicente, J.R., Kühn, I., Schröter, M., Hauck, J., Bonn, A., Honrado, J.P., 2017. Integrating ecosystem services and disservices: insights from plant invasions. *Ecosyst. Serv.* 23, 94–107. <https://doi.org/10.1016/j.ecoser.2016.11.017>
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J., 1997. Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science* 277, 494–499.
- von Bertalanffy, L., 1968. *General System Theory: Foundations, Development, Applications*, Georges Brazziler Inc. ed. New-York.
- Wafar, S., Untawale, A.G., Wafar, M., 1997. Litter Fall and Energy Flux in a Mangrove Ecosystem. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 44, 111–124. <https://doi.org/10.1006/ecss.1996.0152>
- Walker, B., Salt, D., 2006. *Resilience Thinking: Sustaining Ecosystems and people in a Changing world*, Island Press, Washington, D.C. ed.
- Walters, B.B., Rönnbäck, P., Kovacs, J.M., Crona, B., Hussain, S.A., Badola, R., Primavera, J.H., Barbier, E., Dahdouh-Guebas, F., 2008. Ethnobiology, socio-economics and management of mangrove forests: A review. *Aquat. Bot.* 89, 220–236. <https://doi.org/10.1016/j.aquabot.2008.02.009>
- Wan, X., Xiang, W., Wan, N., Yan, S., Bao, Z., Wang, Y., 2018. Complexation and reduction of iron by phenolic substances: Implications for transport of dissolved Fe from peatlands to aquatic ecosystems and global iron cycling. *Chem. Geol.* 498. <https://doi.org/10.1016/j.chemgeo.2018.09.019>
- Wells, F.E., 1986. Distribution of molluscs across a pneumatophore boundary in a small bay in Northwestern Australia. *J. Molluscan Stud.* 52, 83–90. <https://doi.org/10.1093/mollus/52.2.83>
- Wells, F.E., 1980. Comparative distributions of the mudwhelks *Terebralia sulcata* and *T. palustris* in a mangrove swamp in northwestern Australia. *Malacol. Rev.* 13, 1–5.
- Wells, F.E., Keesing, J.K., 2019. Growth rates of potamidid snails in mangroves in northern Australia. *Molluscan Res.* 39, 1–8. <https://doi.org/10.1080/13235818.2019.1638484>
- Wells, F.E., Lalli, C.M., 2003. Aspects of the ecology of the mudwhelks *Terebralia palustris* and *T. semistriata* in Northwestern Australia. In: Wells, F.E., Walker, D.I., Jones, D.S.

- (Eds.), *The Marine Flora and Fauna of Dampier, Western Australia*. Western Australian Museum, Perth 193–208.
- Willan, R.C., 2012. A key to the potamidid snails (longbums, mudcreepers and treecreepers) of northern Australia. *North. Territ. Nat.* 24, 68–80.
- Wolanski, E., 2001. *Oceanographic processes of coral reefs: physical and biological links in the Great Barrier Reef*, CRC Press, Boca Raton, Florida. ed., *Cont. Shelf Res.* [https://doi.org/10.1016/S0278-4343\(01\)00081-4](https://doi.org/10.1016/S0278-4343(01)00081-4)
- Woodroffe, C.D., 1992. Mangrove sediments and geomorphology. In *Tropical Mangrove Ecosystems* (eds. Robertson, A.I. & Alongi, D.M.) 7–41 (American Geophysical Union, 1992).
- Woodroffe, C.D., Rogers, K., McKee, K.L., Lovelock, C.E., Mendelssohn, I., Saintilan, N., 2016. Mangrove sedimentation and response to relative sea-level rise. *Annu. Rev. Mar. Sci.* 8, 243–266.
- Worthington, T.A., zu Ermgassen, P.S.E., Friess, D.A., Krauss, K.W., Lovelock, C.E., Thorley, J., Tingey, R., Woodroffe, C.D., Bunting, P., Cormier, N., Lagomasino, D., Lucas, R., Murray, N.J., Sutherland, W.J., Spalding, M., 2020. A global biophysical typology of mangroves and its relevance for ecosystem structure and deforestation. *Sci. Rep.* 10, 14652. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-71194-5>
- Wu, Y., Xiang, W., Fu, X., Yan, S., Su, J., Liu, J., Bao, Z., 2016. Geochemical interactions between iron and phenolics originated from peatland in Hani, China: implications for effective transport of iron from terrestrial systems to marine. *Environ Earth Sci* 75, 336. *Env. Earth Sci* 75. <https://doi.org/10.1007/s12665-015-5189-6>



---

**Titre :** Étude de l'écologie du gastéropode *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), élément témoignant des interactions contribuant à la bonne santé du système socio-écologique des mangroves de Mayotte

**Mots clés :** distribution des espèces, hétérogénéité de l'habitat, mangrove, niche écologique, système socio-écologique

**Résumé :** Le gastéropode épigé *Terebralia palustris* est un élément clé du système socio-écologique de mangrove (SSEM) de Mayotte de par son rôle dans le fonctionnement de l'écosystème et son usage en tant que ressource pour la société. Néanmoins, notre compréhension de sa niche réalisée est toujours très limitée. Cette thèse vise donc à clarifier les déterminants de la distribution de l'espèce au sein des mangroves de l'archipel de Mayotte (France, océan Indien). Cette thèse a établi : (1) la présence de *T. palustris* dans 13 des 29 unités de mangrove de Mayotte, sous l'influence majoritaire des paramètres propres aux mangroves par rapport aux données propres à la société mahoraise au sein du SSEM à l'heure actuelle et une influence des activités humaines

expliquant la dynamique temporelle ; (2) la distribution parcellaire et inégale de l'espèce d'un point de vue spatial entre les mangroves et à l'intérieur d'une même mangrove, et d'un point de vue temporel avec une contraction et une fragmentation des zones de présence en saison sèche ; (3) l'hétérogénéité de la mangrove interne finalement classée en 5 microhabitats selon notamment la structure de la végétation, les teneurs en matière organique et la hauteur sur l'estran. A travers l'étude de la distribution de *T. palustris* à Mayotte, ce travail a mis l'accent sur les notions d'échelles et d'hétérogénéité de l'habitat pour expliquer la distribution parcellaire d'une espèce dans son environnement.

---

**Title:** Study of the ecology of the gastropod *Terebralia palustris* (Linnaeus, 1767), an element testifying to the interactions contributing to the health of the socio-ecological system of the mangroves of Mayotte

**Keywords:** habitat heterogeneity, mangrove, ecological niche, socio-ecological system, species distribution

**Abstract:** The epigenous gastropod *Terebralia palustris* is a key component of mangrove socio-ecological system (MSES) of Mayotte, due to its role in ecosystem functioning and its use as a resource for society. Nevertheless, our understanding of its realized niche is still very limited. This thesis therefore aims to clarify the determinants of the species' distribution within the mangroves of Mayotte (France, Indian Ocean). This thesis established: (1) the current presence of *T. palustris* within 13 of the 29 mangrove units of Mayotte, under the majority influence of parameters specific to mangroves compared to data specific to society within the MSES and an influence of

human activities explaining the temporal dynamics; (2) the patchy and uneven distribution of the species, both spatially between mangroves and within the same mangrove, and temporally, with a contraction and fragmentation of surface areas of presence in the dry season; (3) the heterogeneity of the landward mangrove, finally classified into 5 microhabitats according to vegetation structure, organic matter content and height on the shore. Through the study of the distribution of *T. palustris* in Mayotte, this work emphasized the notions of scale and habitat heterogeneity to explain the patchy distribution of a species in its environment.