# Structure et fonctionnement d'un herbier marin soumis à l'herbivorie d'une population de tortues vertes (*Chelonia mydas)*

*dans le cadre de l'étude « Ecologie trophique de la tortue verte »*

(Mayotte – Océan Indien)

**Katia BALLORAIN**

- Diplôme d'Etudes Supérieures de Sciences Naturelles -
Université Bordeaux 1

Sous la direction de Stéphane CICCIONE, Directeur, CEDTM et de Jean-Yves GEORGES, CR, CNRS CEPE

# SOMMAIRE

**Introduction** **p1**

**1. Caractéristiques stationnelles** **p5**
1.1. Présentation du site d'étude p5
*Ile de Mayotte*
*Qu'est-ce qu'un herbier de phanérogames marines ?*
*L'herbier de N'Gouja : station d'étude*
1.3. La tortue verte, *Chelonia mydas* p7
*Ecologie de C. mydas*
*La population d'étude*

**2. Matériel & Méthodes** **p9**
2.1. Environnement trophique de *C. mydas* p9
2.1.1. A petite échelle : Etude du site de N'Gouja p9
*. Phytoécologie de l'herbier de N'Gouja*
*. Trajectoire dynamique de la station*
*. Estimation de la biomasse disponible*
2.1.2. A grande échelle p13
*. Distribution et abondance des herbiers autour de Mayotte*

2.2. Caractéristiques de la population d'étude *C. mydas* p15

2.3. Impact trophique des tortues sur leur milieu p15
2.3.1. Répartition et sélectivité alimentaire de *C. mydas* p15
2.3.2. Caractérisation de la pression d'herbivorie de *C. mydas* p15
*Estimation de l'effet du broutage sur l'herbier*
*Estimation des besoins de C. mydas en phanérogames*

**3. Résultats** **p17**
3.1. Phytoécologie de l'herbier de N'Gouja p17
3.1.1. Diversité floristique et caractéristiques des phanérogames p17
3.1.2. Relevés phytoécologiques p19
3.1.3. Délimitation physionomique des communautés végétales p23
3.1.4. Caractérisation écologique des communautés de phanérogames p23
3.1.5. Estimations de la surface et biomasse disponibles pour *C. mydas* p25

3.2. Caractéristiques de la population d'étude *C. mydas* p29
3.2.1. Structure de la population p29
3.2.2. Fréquentation de l'herbier p29

3.3. Impact trophique des tortues sur leur milieu p31
3.3.1. Répartition et sélectivité alimentaire de *C. mydas* p31
3.3.2. Caractérisation de la pression d'herbivorie de *C. mydas* p33
*Estimation de l'effet du broutage sur l'herbier*
*Estimation des besoins de C. mydas en phanérogames*
*Appréciation de la capacité d'accueil de l'herbier en C. mydas*

**4. Discussion** **p37**
4.1. Dynamisme de l'herbier : causes et limites p37
*Tendance successionnelle de l'herbier*
*Impact de l'herbivorie*
4.2. Stratégies et besoins alimentaires de *C. mydas* p47

**Conclusion & Perspectives** **p53**

**Annexes** **p57**
- Seagrass species distribution : Annexe A III
*Global distribution*
*Mayotte : Species list 2004/2005*

- Fiches caractéristiques des phanérogames de N'Gouja : Annexe B IX
*Halophila ovalis*
*Thalassia hemprichii*
*Thalassia sp.*
*Halodule wrightii*
*Halodule uninervis*
*Syringodium isoetifolium*
*Cymodocea serrulata*
*Thalassodendron ciliatum*
*Zostera capricorni*
Fruits, genre *Thalassia*

- Diagrammes phytoécologiques : Annexes C XXI
*Transects A, B, C et D*
- Résultat statistiques : Annexes D XXVII
- Lexique XXIX
- Bibliographie XXXI

# *Remerciements*,

*« La concrétisation de ce projet qui me tient tant à cœur est le fruit de très belles coopérations. Aussi, je tiens particulièrement à remercier :*

*Mes encadrants Stéphane CICCIONE (Dir. CEDTM) et Jean-Yves GEORGES (CR, CNRS-CEPE) pour leur soutien, leur confiance et la qualité de leur encadrement ;*

*Toute l'équipe de l'Hôtel Le Jardin Maoré (Di. Pierre STEFANICA), qui grâce à son accueil amical et chaleureux a facilité la réalisation de cette étude ;*

*L'équipe de la DAF et particulièrement Robin ROLLAND (Dir. SE), Mireille QUILLARD (SE) et David LECROULANT (SF) qui ont su répondre à mes besoins avec tant de gentillesse. (Merci Mimi ! pour ta joie de vivre)*

*Henry GRIZEL, David ROOS, Jérôme BOURJEA (IFREMER), merci de tout coeur pour votre appui, vos conseils et vos sourires ;*

*Mais aussi tous ceux qui ont contribués à la réalisation de cette étude :*

*Aline LORICOURT (« petit soldat CEDTM » !)*
*et Christophe CHATELET (CEDTM)*

*Olivier ABELLARD, Alban JAMON, Didier FRAY (SPEM) ;*

*Franck CHARLIER, Jérémy KISZKA (ONCFS) ;*

*Marc LEVAUFRE, Colette, Fabien BARTHELAT (SF/DAF) ;*

*Ali MARI (SE/DAF)*

*Patricia DENIZOT, Coraline KLEIN (Association Oulanga na Nyamba) »*

*Le projet global « Ecologie trophique de la tortue verte (Chelonia mydas) à Mayotte » propose d'étudier (1) comment les conditions environnementales et trophiques affectent le comportement et le succès alimentaire des tortues et (2) de préciser le rôle trophique des tortues marines dans les herbiers de Mayotte. L'objectif du présent protocole se limitera à l'étude des interactions tortues/herbier.*

# Introduction

L'écologie comportementale étudie les stratégies adaptatives d'une espèce dans un milieu donné et face à des contraintes environnementales ou exogènes données. Aussi, étudier le comportement alimentaire de *Chelonia mydas* nécessite tout d'abord de caractériser son habitat nourricier, d'en identifier sa structure et son fonctionnement et d'établir les interactions entre l'animal et son milieu.

Parmi les 8 espèces de tortues marines recensées à la surface du globe, seule la tortue verte adopte un régime majoritairement herbivore aux âges sub-adulte et adulte : selon la productivité du milieu, elle consomme phanérogames et/ou algues *(Bjorndal, 1980 ; Mortimer, 1981)*. Plusieurs études portent sur l'écologie alimentaire de la tortue verte, cependant les recherches traitant des besoins en phanérogames *(Bjorndal, 1980, 1985 ; Mortimer, 1881)* reposent uniquement sur l'analyse de contenus stomacaux ou de fèces d'individus, basée sur les quantités d'éléments non digérés telle la lignine. De plus, ces travaux discutent de populations de tortues vertes s'alimentant sur des herbiers monospécifiques ou à dominance *Thalassia testudinum*. Par ailleurs, différents auteurs ont également étudié l'impact de l'herbivorie des tortues sur les communautés de phanérogames *(Bjorndal, 1980 ; Mortimer, 1881, Ziemen & al., 1984 ; Williams, 1988 ; Aragones, 1996, Cebrian & Duarte, 1997 ; Aragones & Marsh, 1999, Aragones 2001)*. Or, les interactions herbier-herbivore dépendent à la fois de la diversité floristique du milieu et de la population de tortues l'exploitant. Ainsi, l'originalité de cette étude repose simultanément sur le suivi d'un herbier plurispécifique de phanérogames marines et l'observation minutieuse du comportement de prospection alimentaire d'une population de tortues vertes en conditions naturelles.

Dans les écosystèmes, un très grand nombre de variables influencent la distribution des espèces vivantes. Entre les lignes de hautes et de basses eaux, le littoral se divise en plusieurs domaines : chacun d'eux se caractérise par une association bien particulière de végétaux et d'animaux adaptés aux conditions qui y règnent.

Afin d'identifier les mécanismes écologiques qui alimentent la dynamique communautaire de phanérogames marines sous la pression d'herbivorie de la tortue verte, le site de N'Gouja (Ile de Mayotte, Océan Indien) a été choisi pour des raisons de facilité de mise en place du protocole.

L'herbier marin de N'Gouja se développe dans la zone intertidale d'un platier corallien. Aussi, le régime d'exondation, la nature du substrat, la turbidité, la sédimentation, la disponibilité en nutriments et l'herbivorie sont autant de facteurs qui peuvent influencer les caractéristiques et la répartition des phanérogames marines et, par conséquent, le comportement alimentaire des tortues vertes.

Plusieurs interrogations fondamentales ont motivé la tenue de la présente étude : Quel patron de variations environnementales caractérise la structure et la distribution des communautés de phanérogames ? Dans quelle mesure le broutage par les tortues vertes affecte-t-il la stabilité des communautés végétales ? Quels sont les besoins énergétiques de la population de tortues vertes et comment l'herbier y subvient-il ?

Afin de répondre à ces questions, le présent travail correspond à la première phase permettant de caractériser la structure et la dynamique d'un herbier marin plurispécifique.

Une première partie portera sur la caractérisation phytoécologique du milieu d'étude, afin d'identifier quelles en sont les ressources de base (sol et végétation). Pour cela, l'inventaire floristique, la mesure de différents paramètres de la végétation et l'identification de conditions écologiques particulières seront relevés afin de mettre en évidence la spécificité des formations végétales majeures observées lors de l'étude.

Une deuxième partie présentera la structure, l'abondance et le patron de fréquentation de la population de tortues vertes exploitant la zone d'étude. .

Enfin, une troisième partie permettra de proposer une estimation quantitative de l'impact de la population de tortues vertes sur les différentes communautés de phanérogames de l'herbier afin d'évaluer l'équilibre du système.

Comprendre la dynamique des herbiers marins, c'est participer à la gestion d'espaces soumis aux changements climatiques et à l'intensification des activités humaines et à la conservation d'espèces animales menacées inscrites sur la Liste Rouge de l'UICN, telle que le dugong et la tortue verte.

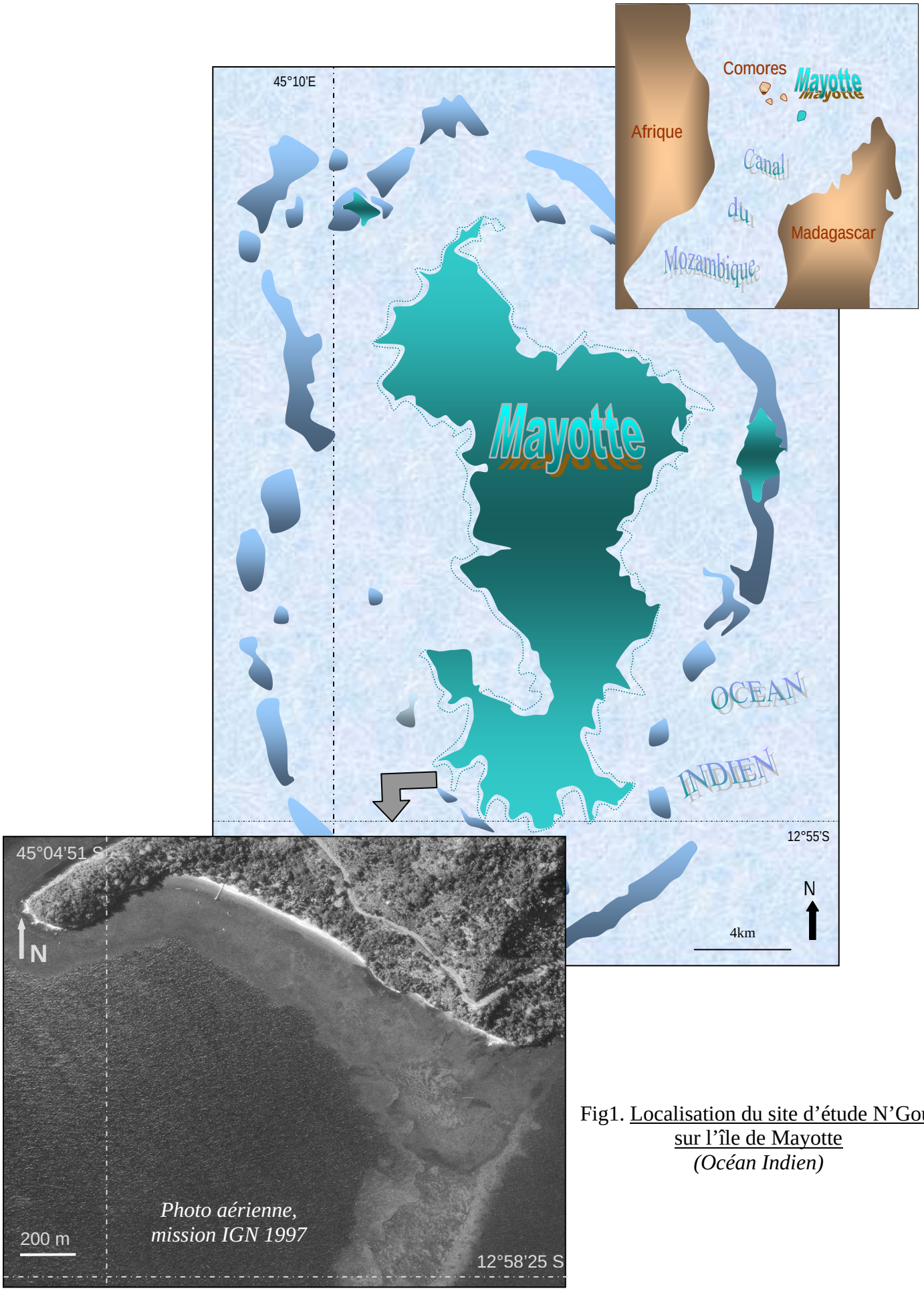



Fig1. Localisation du site d'étude N'Gouja sur l'île de Mayotte
*(Océan Indien)*

# 1. Caractéristiques stationnelles

## 1.1. Présentation du site d'étude

### *Ile de Mayotte*

Située au Nord du Canal du Mozambique, l'Archipel des Comores est composé de quatre îles : Grande Comore, Anjouan et Mohéli (Union des Comores) et Mayotte (France). Mayotte (Fig.1) est une île volcanique bordée d'un récif frangeant sur lequel se développent de nombreux herbiers de phanérogames marines.

### *Qu'est-ce qu'un herbier de phanérogames marines*

Les herbiers marins sont parmi les écosystèmes côtiers les plus répandus au monde *(recouvrement de 0,1 à 0,2% du fond des océans, Duarte, 2002)* et les systèmes biologiques les plus productifs *(500 à 1000 gC. $m^{-2}.an^{-1}$, Frenhel, 1977*).

Composés de *phanérogames marines**, associées ou non en communautés, les herbiers présentent un système racinaire dense, stabilisant le sédiment et protégeant ainsi de l'érosion l'herbier lui-même et le récif corallien adjacent.

Maillon essentiel à la survie de nombreuses espèces (habitat, nurseries, refuge, site d'alimentation), les herbiers marins sont l'interface entre le substrat et l'eau et permettent un recyclage efficace des nutriments ; ils reflètent par conséquent la santé de tout un écosystème. Leur contribution significative dans les flux d'énergie à l'échelle des océans explique l'importante diversité biologique et la complexité du réseau trophique qui leur sont associés.

Leur biomasse représente une source d'alimentation directe pour de nombreuses espèces (tortues marines, dugong, oursins, poissons…) ; en se décomposant, les phanérogames profitent également à d'autres (amphipodes, larves d'insectes…). Enfin, les algues épiphytes qui se développent sur les feuilles de phanérogame représentent une source de nourriture pour différents invertébrés et l'ensemble apporte ainsi un supplément nutritionnel aux brouteurs d'herbier. A fonction écologique majeure, l'herbier constitue ainsi la clé de voûte de l'écosystème local.

### *L'herbier de N'Gouja*

L'herbier de N'Gouja (Fig.1), soumis de manière quotidienne à un marnage plus ou moins important, présente différentes formations plurispécifiques de phanérogames.

* *cf. lexique*

Fig.2 Individu *Chelonia mydas* adulte en phase nourrissage sur l'herbier de N'Gouja

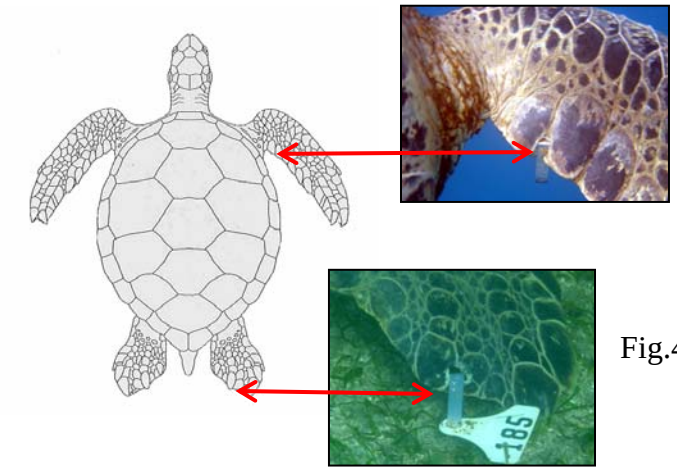



Fig.3 Bague métallique, type Monel
*(Lettres + N°)*

Fig.4 Bague métallique, type Monel
et 'tag' plastique associés
*(Lettres + N°) (N°)*

Les différentes hauteurs d'eau induites à la fois par les marées et par la distance au rivage imposent ainsi aux colonisateurs fixés du platier (tels les phanérogames) des variations importantes de conditions d'hydratation, de salinité, de température et de turbidité.
De plus, en saison humide, l'eau de pluie mêlée à des apports terrigènes s'écoulent par une ravine dans le lagon et affecte les conditions écologiques des communautés atteintes.
Enfin, cet herbier, représente le site d'alimentation d'une importante population de tortues vertes et est donc soumis à une pression d'herbivorie permanente.

### 1.2. La tortue verte, *Chelonia mydas*

#### *Ecologie*

Parmi les 8 espèces de Tortues Marines existant au monde, seule la tortue verte possède un régime quasi-exclusivement herbivore aux âges sub-adules et adultes (Fig.2). Les sites d'alimentation sont donc localisés près des côtes, dans des milieux peu profonds où la lumière garantit la production primaire benthique. Selon la région géographique et la productivité du milieu, les tortues vertes d'une population donnée consommeront phanérogames et/ou algues *(Bjorndal, 1980 ; Mortimer, 1981)*. Chez cette espèce migratrice, la période d'alimentation dure entre 3 et 4 ans *(Legall, 1985)*, avant que les femelles ne s'engagent dans la reproduction pour une période d'environ 3 mois.

#### *La population d'étude*

Deux espèces de tortues marines cohabitent sur le site de N'Gouja : La Tortue verte (*Chelonia mydas*), la plus commune, et la Tortue imbriquée (*Eretmochelys imbricata*).
Depuis près de 30 ans, plusieurs témoignages rapportent la présence de nombreuses tortues vertes sur l'herbier de N'Gouja. Cependant, les études n'ont débuté qu'en 1998, date à laquelle la Cellule de Gestion du Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres *(ex Brigade Tortue)* de la Direction de l'Agriculture et de la Forêt (DAF) de Mayotte a débuté un programme de suivi individuel des tortues de N'Gouja à l'aide de bagues Monel placées sur les nageoires antérieures (Fig.3). Depuis 2003, un nouveau modèle de marques est utilisé sur les nageoires postérieures afin d'en faciliter la lecture (Fig.4).
Cette méthode de capture-marquage-recapture a permis d'identifier et de suivre de nombreux individus depuis 2002, année à partir de laquelle le suivi de la population est devenu plus régulier.

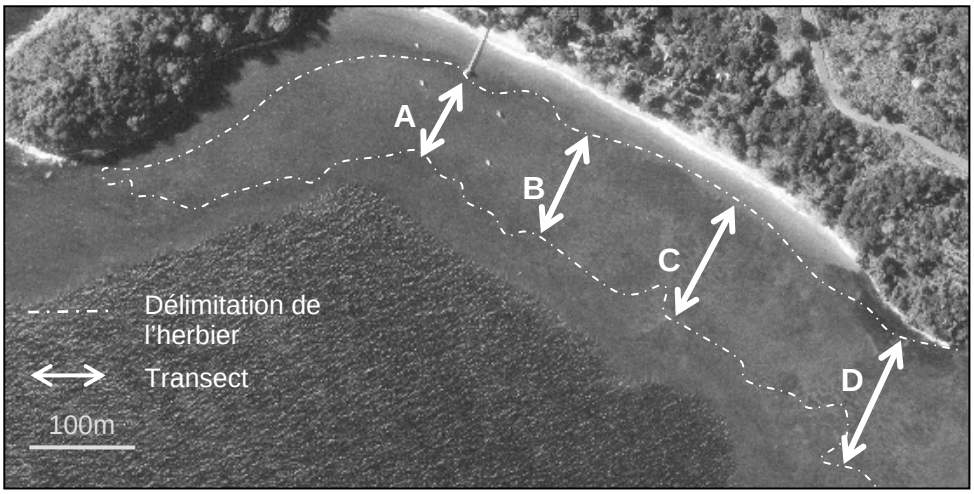



Fig.5 Localisation des transects de relevés phytoécologiques sur l'herbier de N'Gouja

*Coordonnées géographiques*

*$A_{début}$ : 12°57'43,94 S / 45°05'02,13 E*
*$A_{fin}$ : 12°57'47,78 S / 45°05'00,54 E*
*$B_{début}$ : 12°57'54,28 S / 45°05'06,44 E*
*$B_{fin}$ : 12°57'50,81 S / 45°05'04,78 E*
*$C_{début}$ : 12°57'48,69 S / 45°05'12,22 E*
*$C_{fin}$ : 12°57'53,87 S / 45°05'09,89 E*
*$D_{début}$ : 12°57'54,32 S / 45°05'18,55 E*
*$D_{fin}$ : 12°57'58,94 S / 45°05'16,69 E*

*NB : Une nouvelle technique d'identification individuelle par photographie de l'écaillure des profils de la tête est testée dans les bassins du Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines de la Réunion depuis 2001 et appliquée aux individus du site de N'Gouja depuis 2003 (Ballorain, 2003).*

# 2. Matériel & Méthodes

## 2.1. Environnement trophique des tortues

Deux échelles spatiales ont été retenues pour caractériser l'herbier fréquenté par les tortues marines : (1) à petite échelle, au niveau de l'herbier de N'Gouja et (2) à grande échelle, en considérant l'ensemble des herbiers autour de Mayotte.

### 2.1.1. A petite échelle – Etude du site de N'Gouja

**La structure de l'herbier de N'Gouja a été étudiée afin d'identifier les principales *communautés** de phanérogames marines et leur contribution au fonctionnement de l'herbier.**

*Phytoécologie de l'herbier marin de N'Gouja*

- **Prospections préliminaires**

A l'arrivée sur site, le platier a été patrouillé à marée haute (palmes, masque et tuba : PMT) et basse (à pieds) pour **identifier les conditions initiales de la répartition des phanérogames**. Lors de cette phase d'identification, un exemplaire de chaque espèce a été prélevé (système racinaire et foliaire), photo-référencé sur archive informatique, conservé et référencé en herbier ; les éventuels fruits trouvés ont été placés dans un bocal contenant de l'éthanol 90°.

- **Relevés phytoécologiques de la station**

Un relevé phytosociologique (ou phytoécologique) est un ensemble d'observations brutes et synthétiques sur le milieu et sur la végétation qui s'y développe. Pour l'étude, les relevés ont suivi la méthode des transects : dans l'intention d'inventorier un maximum d'espèces, les transects ont été réalisés dans le sens de la plus grande différenciation du milieu, soit de la plage au tombant.

Le long de 4 transects (Fig.5), chaque communauté apparente a été délimitée (par enregistrement du waypoint GPS) et décrite (sur une plaquette étanche de relevés). La discrimination des communautés apparentes, ou 'section de relevés', s'est appuyée sur la composition floristique, le recouvrement végétal, et la nature du substrat : une nouvelle section

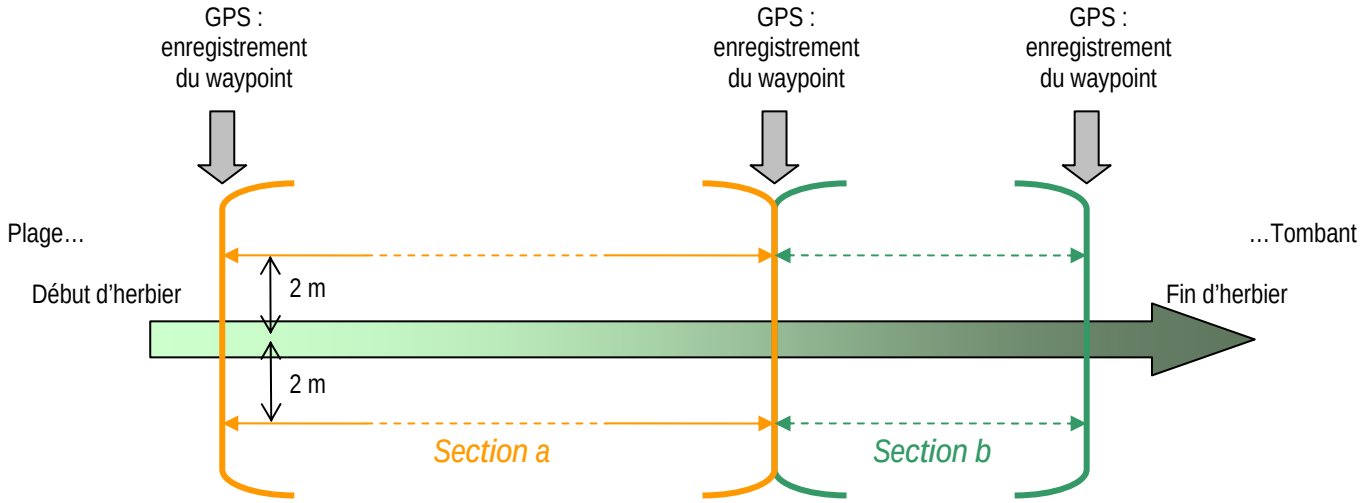



Fig.6 Organisation des sections de relevés, le long du transect d'étude
*Sections contiguës hétérogènes : la longueur de chaque section a, b, … est déterminée par la composition floristique et les caractéristiques du sol.*

sera donc considérée dès l'apparition ou la disparition d'une ou plusieurs espèces le long du transect, le changement radical du recouvrement végétal, ou encore la variation de la qualité du substrat.

La surface d'échantillonnage, d'une largeur de 4 mètres, présente ainsi une longueur variable selon la section de relevés (Fig.6).

Pour chaque transect, l'identification et la localisation du relevé étaient notées et l'utilisation d'un GPS a permis de noter les coordonnées géographiques du début et fin de section. La nature du substrat a été définie à partir des différentes combinaisons possibles des 5 critères suivants : *limoneux, vaseux, sableux, détritique et rocheux.*

Le recouvrement végétal a été défini comme étant la proportion de surface de sol occultée par la végétation. Pour cette étude, l'indice de recouvrement $I_R$ de phanérogames a été déterminé suivant l'échelle : **+** *: < 5%* ***1*** *: [5-25[%* ***2*** *: [25-50[%* ***3*** *: [50-75[%* ***4*** *: > 75%.*

L'indice « + » a été remplacé par la valeur quantitative « 0,5 » lors des analyses statistiques.

La composition floristique consiste à dresser une liste exhaustive des espèces présentes dans le périmètre d'étude, affectée chacune d'un indice semi-quantitatif *d'abondance-dominance** et de *sociabilité**. L'indice d'abondance $I_A$ a été calculé sur la même échelle que l'indice de recouvrement $I_R$. L'échelle de sociabilité a été définie comme suit : ***1*** *: individus de l'espèce isolés ;* ***2*** *: en touffes ;* ***3*** *: en nappes ;* ***4*** *: en colonies ;* ***5*** *: en peuplement.*

Enfin, les relevés ont été regroupés afin de mettre en évidence des conditions écologiques particulières qui président à la reconnaissance des *associations végétales* ; on définit une *association végétale* comme étant ce groupe de plantes qui apparaissent statistiquement plus souvent ensemble.

- **Délimitation physionomique des communautés végétales**

L'étendue de chaque espèce de phanérogames a été délimitée à marée haute en PMT grâce à un GPS différentiel GeoXT-Trimble (précision < 1m) avant d'être reportée sur la carte « ortho. IGN 2003 – N'Gouja » à l'aide du logiciel de navigation « Fugawi 3 ». La superposition de chaque cartographie spécifique a permis d'identifier les différentes communautés végétales, dont les surfaces ont été calculées par le logiciel Map Info (Service Forêt – Daf).

- **Identification du régime d'exondation de l'herbier**

Pour différents coefficients de marée, la position de la ligne d'eau a été relevée (à pied) à l'aide du GPS différentiel GeoXT-Trimble et reportée sur la cartographie détaillée de l'herbier.

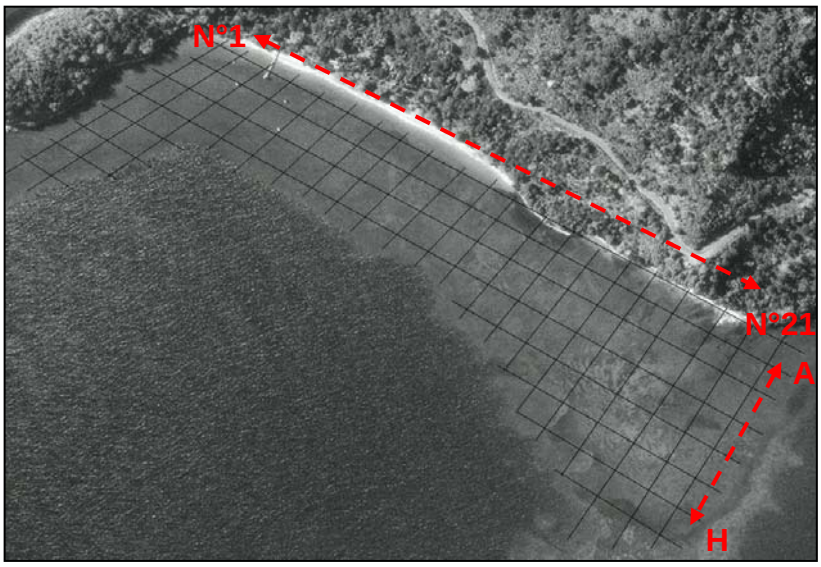



Fig.7 Quadrillage d'échantillonnage de l'herbier de N'Gouja
*(Colonnes n°1 à 21 et lignes de la lettre A à H)*

**Le profil bathymétrique ainsi obtenu a été comparé à la répartition des phanérogames.** Afin d'obtenir des résultats reproductibles, ce travail a été fait à l'étale (niveau d'eau stable entre le flux et le jusant).

*NB : La table des marées de Dzaoudzi est utilisée comme référence ; aucun décalage horaire entre les calendriers de Dzaoudzi et N'Gouja n'a été observé après comparaison de l'heure des différents étales.*

*Trajectoire dynamique de la station*

Une observation régulière de l'herbier a été nécessaire pour contrôler les éventuelles modifications majeures du milieu (variation importante de la composition florale et/ou de la surface, disparition d'une partie de l'herbier).

*Estimation de la biomasse disponible*

La biomasse de phanérogames disponible sur l'herbier a été estimée en prélevant, de manière aléatoire, 40 quadrats d'herbier :

- la localisation des prélèvements a été définie par tirages aléatoires des coordonnées de la carte quadrillée de l'herbier (Fig.7).
- un quadrat de 20x20cm² a été jeté sur chaque point ainsi identifié pour délimiter la zone d'herbier à prélever ;
- un échantillon de 20x20x15cm d'herbier (substrat + phanérogames : limbes et racines) a été prélevé à la bêche avant d'être placé dans une bassine d'eau de mer pour limiter la dessiccation avant analyse ;
- un point GPS a été pris pour chaque quadrat ainsi prélevé.

Au camp de base, chaque échantillon a rapidement été analysé : caractérisation du substrat, extraction, individualisation et identification des pieds de phanérogames avant séchage entre deux linges ; séparation des parties racinaires, végétatives et éventuellement des floraisons avant pesée de la masse fraîche de chaque partie (± 0.1g)

### 2.1.2. A grande échelle

Dans le cadre de l'inventaire ZNIEFF actuellement mené sur Mayotte, 40 prélèvements aléatoires d'herbier 20x20x15cm et 4 transects phytoécologiques ont été réalisés durant l'étude sur le platier de N'Gouja. J'ai également participée aux missions Cedtm/Ifremer « Inventaire qualitatif des herbiers du lagon de Mayotte 2004/05 ».

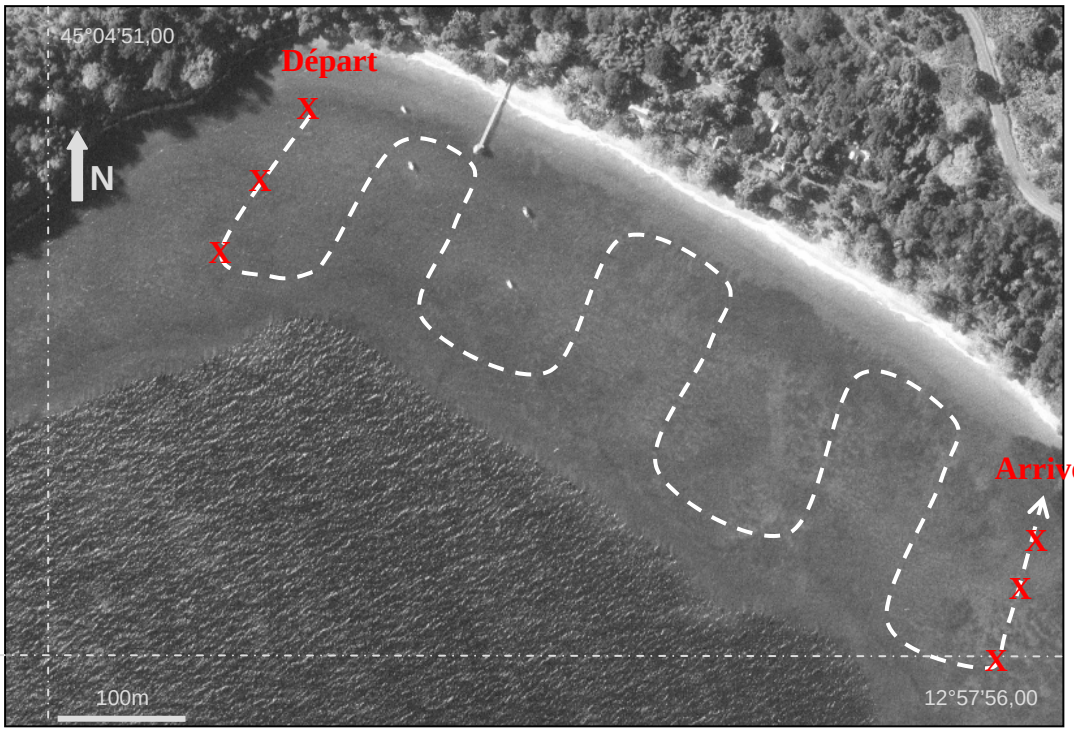



Fig.8 Parcours suivis lors du recensement de *C. mydas* sur l'herbier de N'Gouja
*(**X** : mesures en 6 points de la profondeur et visibilité en début et fin de parcours)*

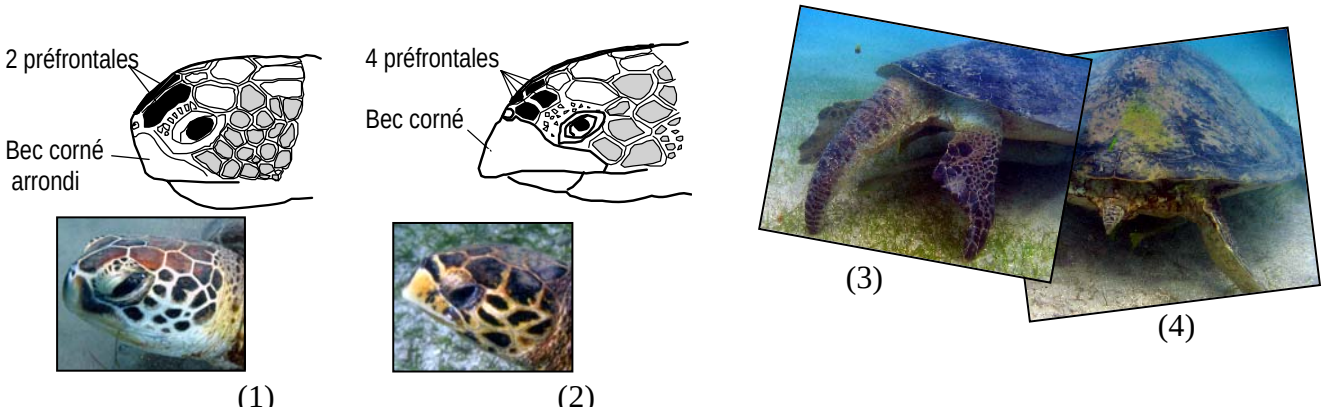



Fig.9 Dimorphisme spécifique (1) & (2), sexuel (3) & (4)
*(1) Chelonia mydas ; (2) Eretmochelys imbricata ; (3) Mâle ; (4) Femelle*

Fig.10 Exclos d'étude grillagé, 1x1x0,5m, fixé sur l'herbier de N'Gouja

## 2.2. Caractéristiques de la population d'étude *C. mydas*

Les individus fréquentant l'herbier ont été recensés suivant le transect illustré sur la Fig.8.

La méthode de recensement consiste à parcourir, en PMT et munis d'un GPS protégé dans une sacoche étanche, l'ensemble du transect, en s'aidant de repères visuels fixes sur le rivage (amers) : à chaque rencontre d'une tortue, sa position géographique (waypoint enregistré par le GPS), son espèce, son sexe (Fig.9), son éventuelle identité et son comportement (alimentation, interactions,…) ont été notés.

Pour chaque recensement, la hauteur d'eau (déterminée à l'aide d'une corde métrée plombée ou d'un profondimètre) et la visibilité ont été notées en début et fin d'observation, comme indiqué sur la Fig.8. La visibilité sous l'eau est estimée par la distance (mesurée à l'aide d'une corde métrée) au-delà de laquelle la plaquette de relevés fixée dans le substrat (format A4, de couleur blanche) n'est plus visible.

Les transects réalisés à différentes heures (06h00-08h00 ; 08h00-10h00 ; 10h00-12h00 ; 12h00-14h00 ; 14h00-16h00 ; 16h00-18h00) et à différentes marées permettent de déterminer le sex-ratio de la population d'étude et **le taux de rencontre sur l'herbier des tortues** en fonction de ces différents paramètres.

## 2.3. Impact trophique des tortues sur leur milieu

**Le broutage de *C. mydas* a été qualifié et quantifié pour déterminer le rôle de la population dans la structure et le maintien de la plurispécificité de l'herbier.**

### 2.3.1. Répartition et sélectivité alimentaire de *C. mydas*

Chaque observation récoltée lors des recensements (§2.) a été reportée sur la cartographie détaillée de l'herbier afin d'établir statistiquement **l'attractivité des différentes communautés végétales** identifiées précédemment par l'analyse phytoécologique.

### 2.3.2. Caractérisation de la pression d'herbivorie de *C. mydas*

*Estimation de l'effet du broutage de C. mydas sur l'herbier*

Afin d'apprécier l'impact de l'herbivorie sur la structure et le fonctionnement de l'herbier, des secteurs d'herbier ont été mis en défens, sous exclos, afin de suivre l'évolution de la diversité, de la croissance et de l'abondance des phanérogames en l'absence de broutage. Ainsi, sur chaque secteur sélectionné, de composition floristique différente, un quadrat de 1m² a été placé à résidence (Fig.10) protégé du broutage des tortues par un grillage ; le grillage était suffisamment solide pour résister à la houle et au déferlement, avec de larges mailles afin de ne

| **Caractéristiques morphologiques** | ***Genre espèce*** | **Apex foliaire** | **Individu** | **Longueur de limbe** |
|---|---|---|---|---|
| **Feuilles arrondies** (sans gaine foliaire) | | | | |
| *A chaque nœud, 1 paire de feuilles arrondies présentant 10 à 25 paires de nervures* | *Halophila ovalis* | ~0,5cm | | 1-4cm |
| **Feuille circulaire** (avec ligule) | | | | |
| *7 à 10 nervures péricentrales* | *Syringodium isoetifolium* | 0,1-0,2cm | | 7-30cm |
| **Feuilles rubanées** | | | | |
| . Apex foliaire **arrondi,** marge **lisse** | | | | |
| *Feuilles larges (~5mm) ; gaine foliaire épaisse, non persistante* | *Thalassia hemprichii* | 2,5-7cm | | 4-25cm |
| *Feuilles fines (~2mm) et longues (~13cm); gaine foliaire persistante* | *Zostera capricorni* | 0,2cm | | 7-15cm |
| . Apex foliaire **arrondi,** marge **denticulée** | | | | |
| *Fine gaine foliaire, 13 à 17 nervures, limbe souvent zébré de rouge* | *Cymodocea serrulata* | 0,4-0,9cm | | 6-15cm |
| *Long pétiole ligneux, 1 à 5 racines à chaque nœud du rhizome* | *Thalassodendron ciliatum* | 0,6-1,3cm | | ~7cm |
| . Apex foliaire **denté** | | | | |
| *Apex présentant 2 dents latérales* | *Halodule wrightii* | ~0,1cm | | 3,5-32cm |
| *Apex présentant 2 dents latérales et 1 dent médiane* | *Halodule uninervis* | 0,2 – 0,35 cm | | 6-15cm |

Fig.11 Planche d'identification des phanérogames marines de N'Gouja (2004/2005) & Nomenclature des couleurs utilisées dans cette étude

gêner ni la circulation de l'eau et particules ni la pénétration de la lumière solaire mais également présenter des contours et angles arrondis (tubes PVC) de manière à éviter toute blessure aux baigneurs. Chaque quadrat était équipé d'une bouée de signalisation. En début d'expérience (t0), la position GPS et la nature du substrat est notée pour chaque quadrat avant des contrôles systématiques tous les 15 jours permettant de déterminer :

- ✓ le taux de recouvrement végétal ($I_R$) ;
- ✓ la richesse et l'abondance spécifique ($I_A$) ;

***$I_A$ & $I_R$ :***

***+*** *: < 5%* ; ***1*** *: [5-20[%* ; ***2*** *: [20-40[%* ; ***3*** *: [40-60[%* ; ***4*** *: [60-80[%* ; ***5*** *: > 80%*

- ✓ la longueur moyenne de 30 frondaisons sans les prélever.

A proximité immédiate de chaque exclos, un secteur témoin de même dimension mais ouvert au broutage naturel de *C. mydas* était suivi de manière identique.

*Estimation de la consommation de C. mydas en phanérogames*

La pression d'herbivorie a été quantifiée en comparant, pour les mêmes communautés végétales, la croissance de phanérogames broutées (secteur témoin du § précédent) à d'autres non broutées (exclos du § précédent).

# 3. Résultats

## 3.1. Phytoécologie de l'herbier de N'Gouja

### 3.1.1. Diversité floristique et caractéristiques morphologiques des phanérogames

Lors de l'étude, 8 espèces de phanérogames marines ont été recensées sur la totalité de l'herbier de N'Gouja, parmi les 12 espèces identifiées autour de l'île durant les Missions Cedtm/Ifremer-Daf 2004/05 (Annexes A) ; elles sont regroupées dans la Fig.11, une planche d'identification construite dans l'optique de faciliter la reconnaissance des espèces décrites par les non-initiés.

De plus, une fiche descriptive de chaque espèce présente à N'Gouja est disponible en Annexe B : *Extract of Seagrass distribution & Key to the Genera and Species of sea grasses.*

La Fig.11 révèle l'importance des apex foliaires dans le plan d'identification, or les phanérogames marines sont susceptibles d'être broutées et présenter des extrémités rognées : il faut alors rechercher les jeunes feuilles plaquées à la base des plus anciennes.

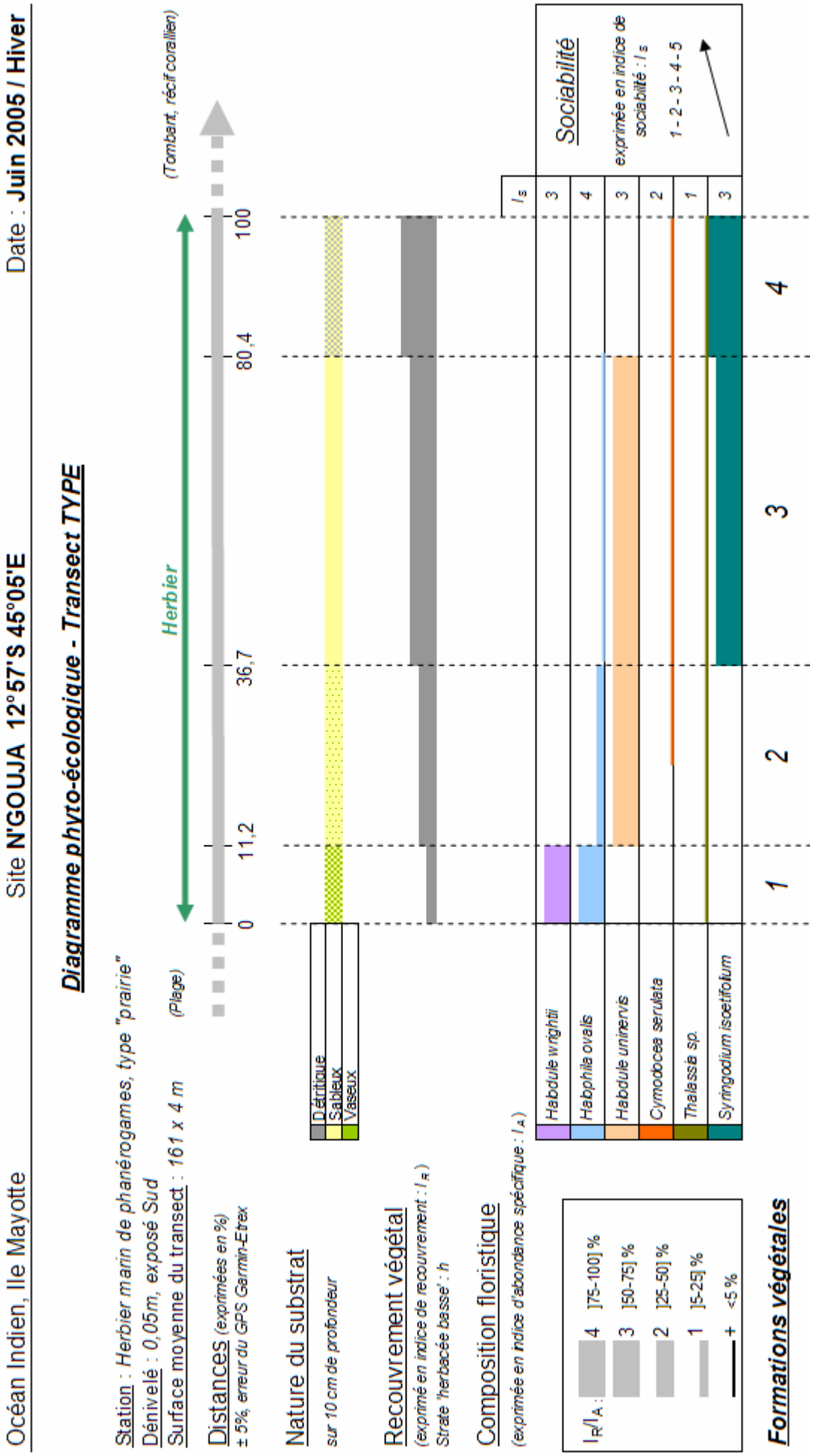
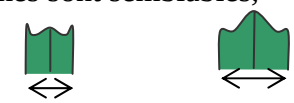



Fig.12 Diagramme synthétique des 4 relevés phytoécologiques réalisés sur l'herbier de N'Gouja
*(cf. Annexes C)*

Les deux espèces *Zostera capricorni* et *Thalassodendron ciliatum* ne se développent que localement : la première, en deux points de l'herbier sur substrat sablo-vaseux, associée à *H. wrighti* et/ou *H. uninervis*, la seconde sur substrat rocheux en mode battu.

*Cas particuliers : le dimorphisme*

- Chez *H. uninervis*, deux morphes sont observées (1) et (2) : les rhizomes sont semblables, seules la largeur du limbe et le dessin de l'apex foliaire varient :




Notons que la morphe (2) est rarement rencontrée dans les milieux colonisables par la morphe (1) en début d'herbier.

*(1) Morphes (2)*

- Deux morphes du genre *Thalassia* ont également été rencontrées (illustrées en Annexe B), dont une correspond de manière certaine à *T. hemprichii*, mais l'origine de leurs différences n'a pas été élucidée durant l'étude, à savoir s'il s'agit d'une même espèce dimorphique (*Th. hemprichii*) ou de deux espèces distinctes. Aussi, pour ces raisons les deux morphes ne seront pas distinguées dans le présent rapport (à l'exception des relevés où *Thalassia hemprichii* sera seule à être observée) est l'on notera « ***Thalassia sp.*** ».

Les recherches bibliographiques actuelles ne permettent pas de discriminer les deux morphes observées, cependant, à l'image d'*H. uninervis*, elles se répartissent différemment : la morphe « *hemprichii* » paraît se développer davantage en fin d'herbier, sur substrat sableux et sablo-détritique.

Des fruits du genre *Thalassia* (Annexes B), échoués sur la plage, ont été collectés en début de mission (octobre 2004) ; leur appartenance à une espèce est encore en cours d'identification.

### 3.1.2. Relevés phytoécologiques

La station d'étude ne présente aucun macro relief, mais une microtopographie immesurable tant elle est variable ; sa formation globale, de type 'prairie', présente une hauteur moyenne de **4,4±0,1 cm**.

Le diagramme présenté en Fig.12 représente la synthèse de 4 relevés phytoécologiques (disponibles en Annexe C) effectués le long des transects A, B, C, D : il indique, de la plage au tombant, l'évolution de la nature du substrat et de son recouvrement par la végétation et individualise des sous-ensembles hiérarchisés de relevés et d'espèces, disposés selon un gradient de composition floristique.

| Associations | Espèces caractéristiques préférentielles | Espèces différentielles négatives | Substrat |
|---|---|---|---|
| 1 | *H. wrighti* | *H. uninervis ; C. serrulata ; S. isoetifolium* | sablo-vaseux |
| 2 | *H. uninervis* | *H. wrightii ; S. isoetifolium* | sablo-sablo-vaseux |
| 3 | *H. uninervis ; S. isoetifolium* | *H. wrighti* | sableux |
| 4 | *S. isoetifolium* | *H. wrightii ; H. uninervis* | sablo-détritique |

Tabl.1 : Typologie synécologique des communautés phanérogamiques apparentes, résultantes du diagramme phytoécologique de la Fig.12

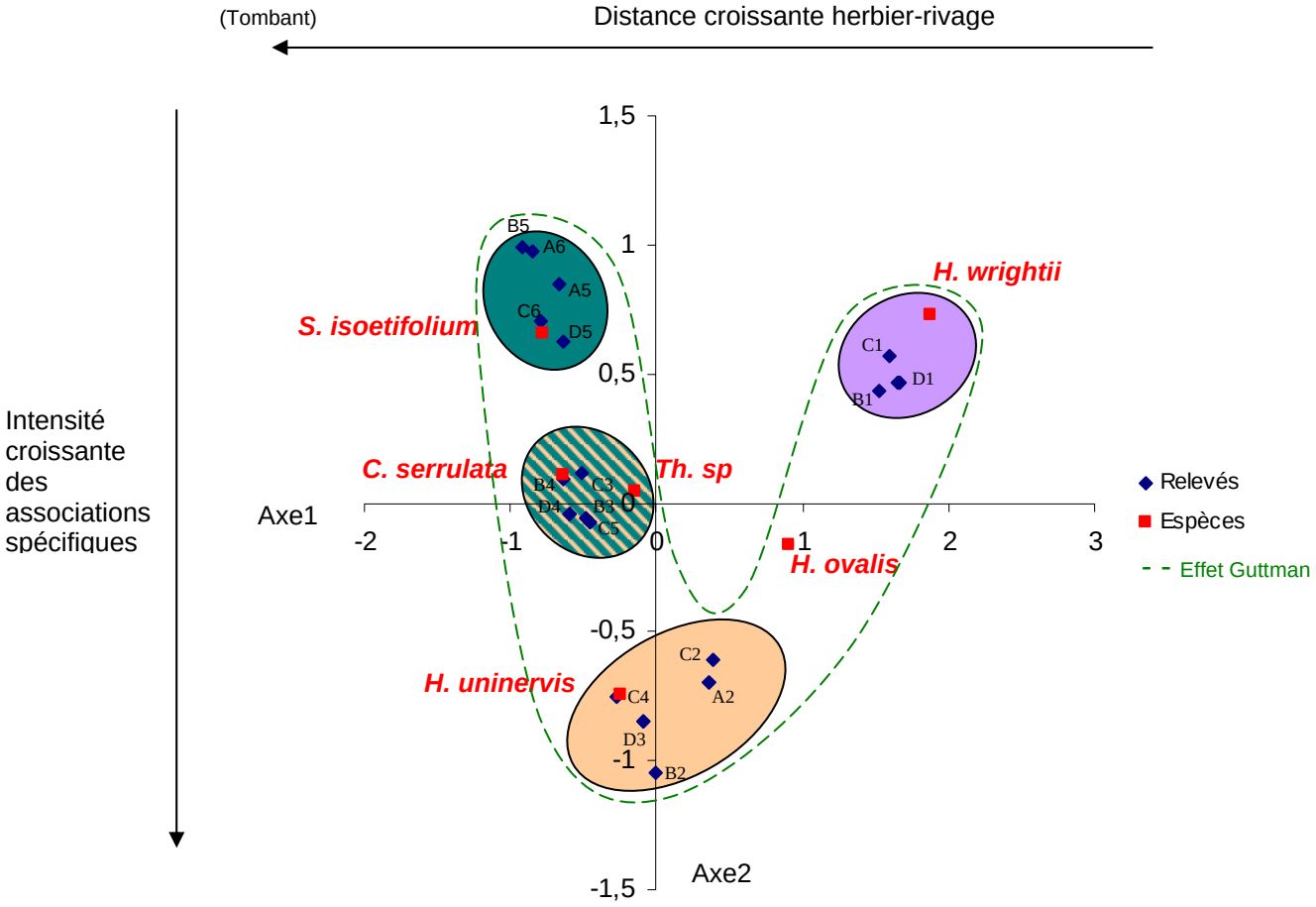



Fig.13 Projection graphique cumulée des « profil relevés » et « profil espèces » sur le plan (1, 2) de *l'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la matrice 22 relevés de végétation x 6 espèces de phanérogames*

(Herbier N'Gouja)

*Communauté à H. wrightii*
*Communauté à H. uninervis*
*Communauté à H. uninervis & S. isoetifolium*
*Communauté à S. isoetifolium*

*(♦ N° de sections de relevés A1, B2…, se reporter à l'Annexe C)*

L'ensemble de la Fig.12 révèle, au départ de la côte, une variation structurée de la nature du substrat (*sablo-vaseux à sableux à sablo-détritique*), une augmentation du taux de recouvrement végétal ($I_R$ *1 à 4*) et la présence de 6 espèces de phanérogames agencées en 4 associations apparentes, déterminées à partir du regroupement des *syntaxons élémentaires** déduits des 4 autres diagrammes (Annexe C).

Floristiquement, une *association* (ou *communauté*) doit posséder une combinaison originale d'espèces caractéristiques (*exclusives* ou *préférentielles*) et/ou *différentielles**. Cependant, les affinités spécifiques étant nécessaires, mais non suffisantes, une association et aussi définie par une conjonction cohérente de caractères écologiques, tel la nature du substrat (Tabl.1).

*Dans le présent rapport, chaque association phanérogamique sera nommée par son/ses espèce/s caractéristiques préférentielle/s.*

Les deux espèces *H. ovalis* et *Th. sp*. n'aident pas à la discrimination des différentes communautés florales identifiées et sont considérées comme *espèces indifférentes.*

Afin de vérifier la solidité des conclusions dégagées par le diagramme phytoécologique de la Fig.12 et d'en conclure aux associations végétales les plus fréquemment rencontrées au sein de l'herbier, une *Analyse Factorielle des Correspondances (AFC)* est réalisée sur la matrice *22 relevés de végétation x 6 espèces de phanérogames* (Fig.13) : elle confronte les fréquences de chaque association végétale identifiée dans les 'sections de relevés', lors du travail de terrain :

Les deux premiers axes de l'AFC (Fig.13), extraient à eux seul 91,7% de l'inertie totale des nuages de points. Ils dégagent une structure principalement fondée sur l'aptitude des espèces de phanérogames à s'adapter aux conditions écologiques : la distance herbier-rivage pour l'axe 1 et la capacité à s'associer à d'autres espèces pour l'axe 2.

Les projections graphiques des profils 'relevés' et 'espèces' révèlent un même effet Guttman, c'est-à-dire qu'il existe même une structure d'ordre à la fois sur l'ensemble des relevés et sur l'ensemble des espèces : la graduation des espèces et des relevés est identique à celle identifiée sur le diagramme phytoécologique.

Le résultat graphique de l'AFC (Fig.13) met nettement en évidence une analogie entre les transects A, B, C, et D, par regroupement des sections de relevés similaires et illustre clairement la fragmentation de l'herbier en 4 groupes homogènes, définis par une composition floristique et des associations végétales propres ; ils correspondent sans surprise à celles révélées par l'étude phytoécologique.

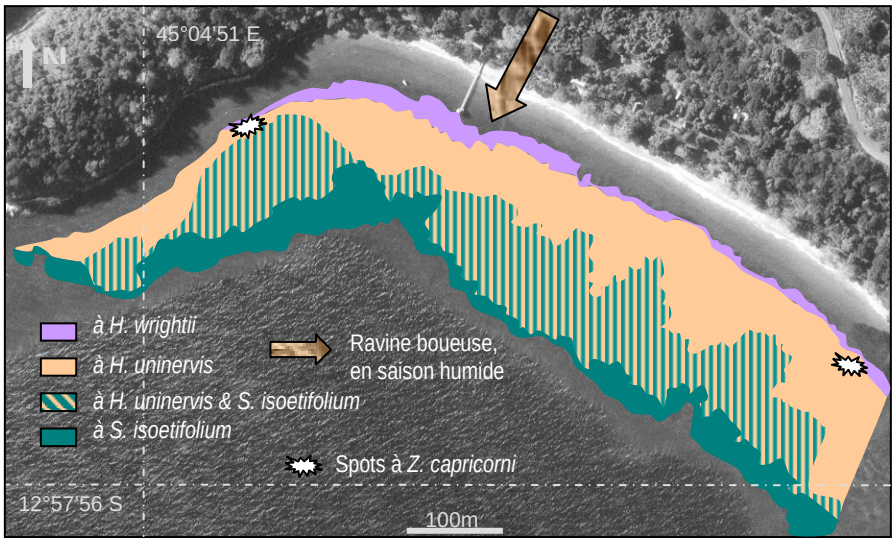



Fig.14 Cartographie des communautés de phanérogames de la zone d'étude
*Herbier N'Gouja – Avril 2005*

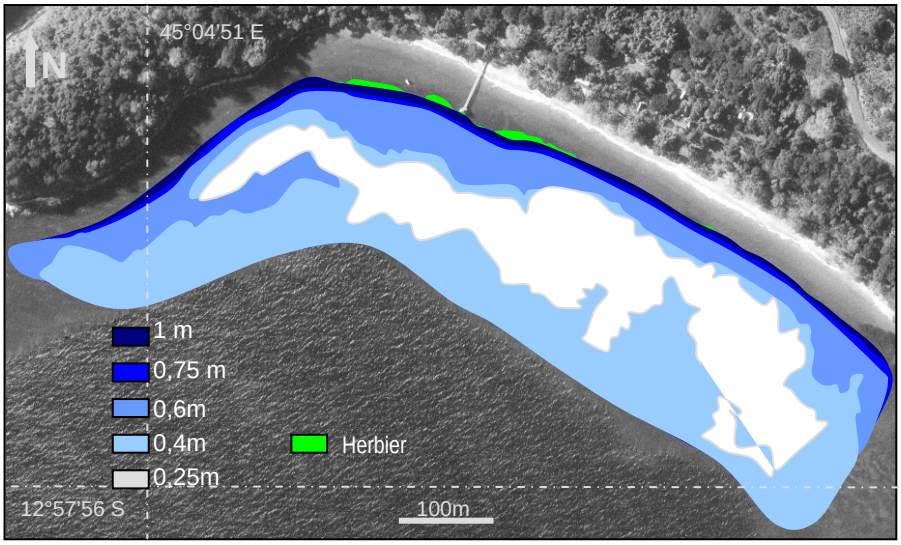



Fig.15 Cartographie superposée de différents régimes d'exondation de la zone d'étude de l'herbier de N'Gouja
*(Chaque couleur, exprimée en coefficient de marée, correspond aux zones immergées de l'herbier)*

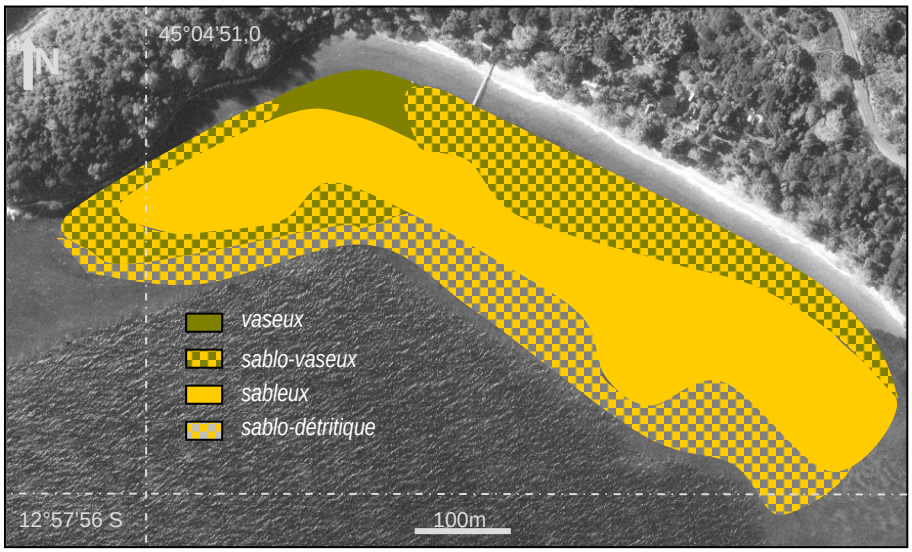



Fig.16 Variation de substrat de la zone d'étude de l'herbier de N'Gouja
*Extrapolation faite à partir des 40 prélèvements aléatoires (20x20x15cm)*

### 3.1.3 Délimitation physionomique des communautés végétales

Dans l'optique de suivre la trajectoire dynamique de l'herbier, sa superficie et celle des différentes communautés végétales qui le composent doivent être délimitées avec précision ; c'est la raison pour laquelle l'extrapolation des transects n'a pas été réalisée dans cette étude. De plus, afin d'aboutir à une synthèse synécologique expliquant la structure floristique de l'herbier par des facteurs écologiques tels le marnage et la nature du substrat, une cartographie détaillée des communautés de phanérogames est nécessaire.

Au cours du mois d'avril 2005, la démarcation de chaque communauté de phanérogames a pu être retracée sur la carte de l'herbier (Fig.14) grâce à l'enregistrement GPS (erreur différentielle prise en compte) et la superposition de la répartition des espèces caractéristiques identifiées lors de l'étude phytoécologique §3.1.2..

*NB : Sur la Fig.14 seul le secteur d'herbier de N'Gouja sur lequel est observée, marquée, suivie et recensée C. mydas est illustré, du fait de son importance dans l'interprétation de la présente étude.*

Les tracés de communautés paraissent hiérarchisés par rapport à la ligne de côte. On observe, de la plage au tombant, les communautés C1 à C4 caractérisées respectivement par les espèces *H. wrightii*, puis *H. uninervis*, puis *H. uninervis* et *S. isoetifolium* et enfin *S. isoetifolium*.

Notons par ailleurs que le point d'écoulement de la ravine indiqué sur la Fig.14 correspond à un retrait d'herbier.

### 3.1.4. Caractérisation écologique des communautés de phanérogames

Pour être pleinement définie comme communauté végétale, chacune doit, au minimum, être caractérisée (1) floristiquement par un certain nombre d'espèces caractéristiques et différentielles et (2) par des propriétés écologiques. L'objectif de cette partie est donc de relier la structure floristique aux facteurs écologiques ; dont deux ont été décris :

- *L'exondation*

Le régime d'exondation de l'herbier de N'Gouja est représenté en Fig.15 par la superposition des zones immergées correspondantes à différents marnages : plus le marnage est important (de 1 à 0,25m), plus la partie d'herbier submergée rétrécie et se centralise au coeur de l'herbier.

Après comparaison de cette bathymétrie de marnage à la cartographie des communautés phanérogamiques (Fig.15), la répartition de la communauté C1 (à *H. wrightii*) paraît correspondre au milieu le plus exposé au phénomène d'émersion, tandis que celle des communautés C3 et C4 (à (co)-dominance *S. isoetifolium*) semble concorder aux secteurs les plus longuement submergés.

*NB : au coefficient 0,25m de la Fig.15, l'eau stagnante, piégée par la microtopographie du platier, n'excède pas une profondeur de 10cm.*

- *La nature du substrat*

La cartographie de la Fig.16 retraçant la distribution des différents types de sol rencontrés sur l'herbier de N'Gouja, résulte de l'extrapolation de l'identification de la nature du substrat de 40 quadrats d'herbier (20x20x15cm²) prélevés de manière aléatoire. En la confrontant aux Fig.14 et 15, elle semble non seulement suivre la dynamique des marées, mais correspondre globalement à la hiérarchisation des espèces de phanérogames : *H. wrightii* se développerait davantage en milieu sablo-vaseux, *H. uninervis* en milieu sableux et *S. isoetifolium* en milieu sableux et sablo-détritique.

La Fig.16 indique nettement une modification du substrat du rivage au tombant : types 1- sablo-vaseux, 2- sableux, 3- sablo-détritique.

A partir des quatre transects A, B, C, D des relevés phytoécologiques, la spécificité des affinités espèce-substrat a été décrite à l'aide d'une ANOVA. *H. ovalis, C. serrulata et Th. Sp.* ne présentent aucune affinité spécifique envers un type de substrat *(respectivement* $R^2=0,348$ ; $F_{(2,9)}=2,400$ ; $P=0,146$ ; $R^2=0,242$ ; $F_{(2,9)}=1,440$ ; $P=0,287$ ; $R^2=0,313$ ; $F_{(2,9)}=2,053$ ; $P=0,184$*). A l'opposé,* un test Post hoc LSD de Fisher indique que 100% des fréquences de ***H. wrightii*** correspondent au type **sablo-vaseux** ($R^2=1$); ***H. uninervis*** possède une plus grande affinité envers les substrats **sableux** *(*$R^2=0,490$ ; $F_{(2,9)}=4,324$ ; $P=0,048$ *– Post hoc (LSD)* $P_{S/SD}=0,031$ ; $P_{S/SV}=0,031$ ; $P_{S/SV}=1$*) et* ***S. isoetifolium*** possède une plus grande affinité statistique envers les substrats **sableux et sablo-détritique** *(*$R^2=0,748$ ; $F_{(2,9)}=13,364$ ; $P=0,002$ *– Post hoc (LSD)* $P_{S/SD}=0,87$ ; $P_{S/SV}=0,001$ ; $P_{S/SV}=0,011$*).*

### 3.1.5. Estimation de la surface et biomasses disponibles aux brouteurs

- *Superficies*

Durant l'étude, les coordonnées géographiques du périmètre de l'herbier de N'Gouja et des ses différentes communautés de phanérogames ont été enregistrées au moyen du GPS

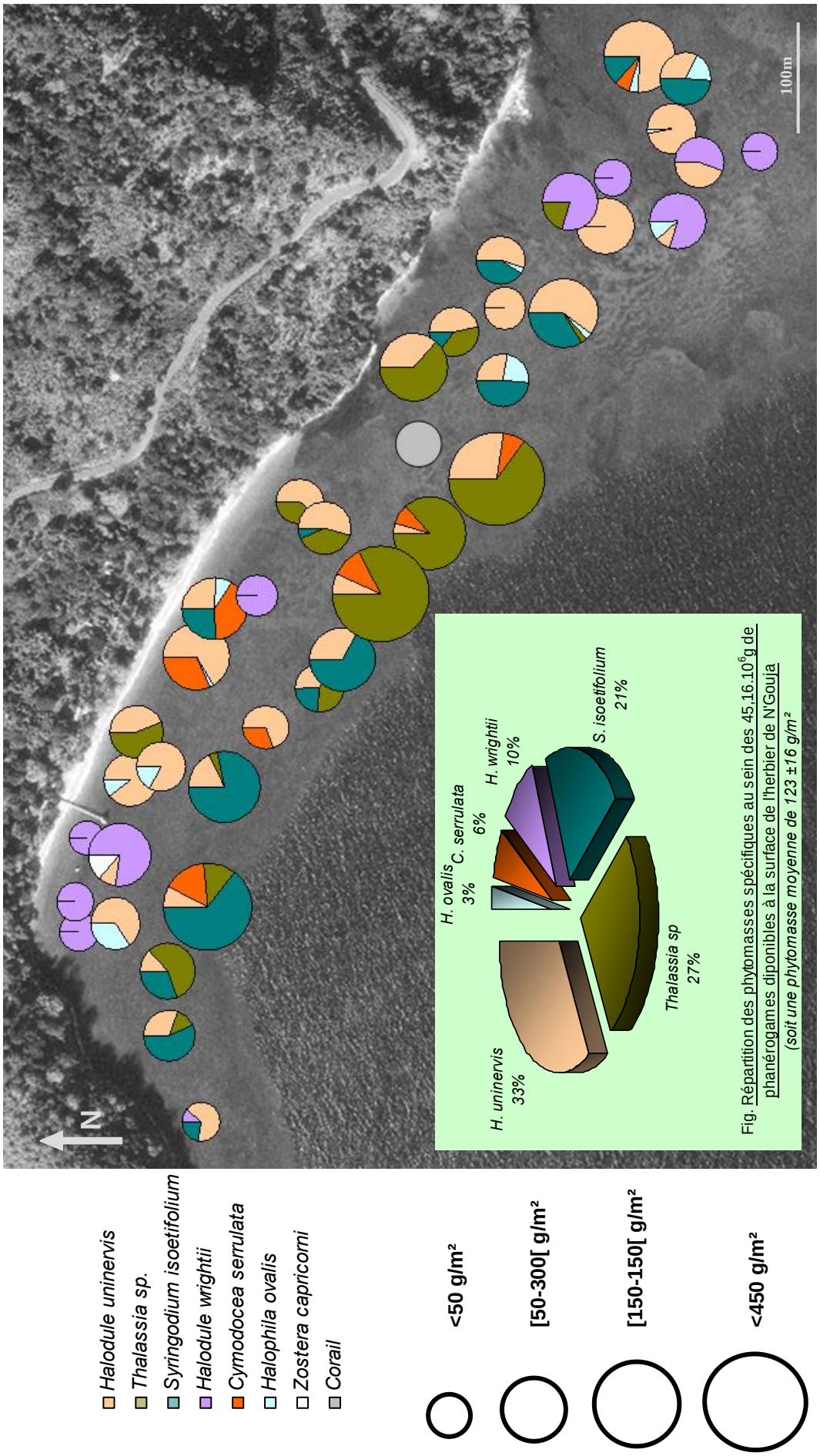



Fig. 18 Biomasses chlorophylliennes (en poids frais) disponibles à la surface de l'herbier de N'Gouja

*40 quadrats d'étude 20cm² - Mars 2005*

différentiel *GéoXT-Trimble (pour des raisons techniques, la partie Est du contour de l'herbier a été relevée avec un second GPS modèle Garmin-Etrex, non différentiel*). La surface totale de l'herbier fut ensuite mesurée grâce au locigiel Map Info (D. Lecroulant-SF/DAF). L'herbier de N'Gouja présente ainsi une superficie de **392 400m²,** fragmentée en différentes communautés phanérogamiques.

Les communautés identifiées précédemment présentent une claire structuration de dominance (en terme de superficie), avec C1 (9300m² ; 7%) < C4 (18640m² : 14%) < C2 (47010m² : 35,3%) < C3 (58380m² : 43,8%), avec les deux espèces *H. uninervis* et *S. isoetifolium* étant les plus abondantes sur cette partie de l'herbier.

➢ *Biomasses et densités*

La biomasse aérienne-chlorophyllienne de 40 quadrats d'herbier 20cm² prélevés de manière aléatoire *(avec l'aide du SPEM en mars 2005)* était de 197,2g. L'herbier de N'Gouja offrait ainsi une phytomasse moyenne de phanérogames de **123 ±16 gPF.m$^{-2}$** (en poids frais PF)**, soit une biomasse aérienne de 45,16.10$^{6}$g de phanérogames disponible sur l'ensemble de la surface du platier de N'Gouja, pour une densité moyenne de 6670 ±460 brins.m$^{-2}$** (Fig.17).

*NB : C. mydas consomme en très grande quantité la partie chlorophyllienne des phanérogames ; cependant, suite à de nombreuses observations, il apparaît qu'elle consomme fréquemment les racines d'H. uninervis et S. isoetifolium. Aussi, les phytomasses calculées représentent une sous-estimation de la réelle biomasse accessible à C. mydas.*

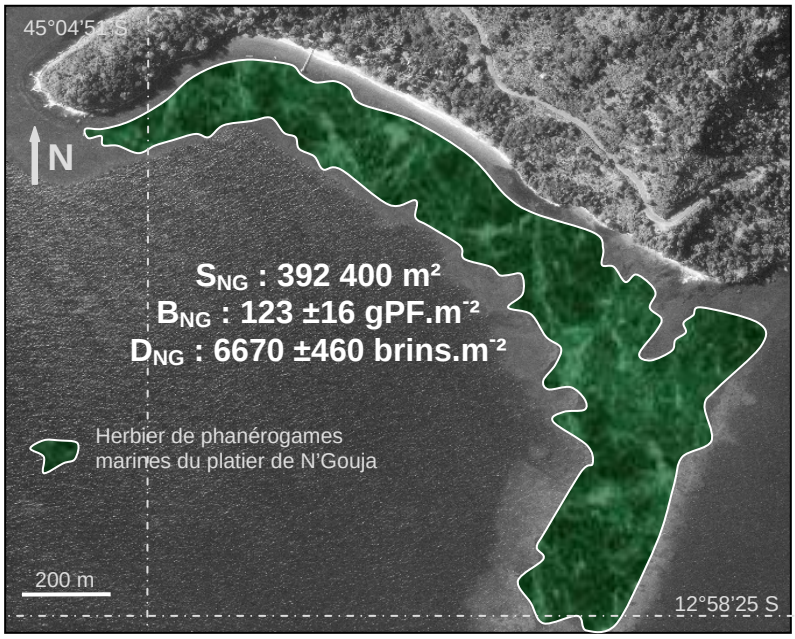



Fig.17
Délimitation de l'herbier de phanérogames marines du platier de N'Gouja
***$S_{NG}$** : Superficie totale de l'herbier de N'Gouja*
***$B_{NG}$** : Phytomasse moyenne (en poids frais) disponible à la surface de l'herbier de N'Gouja*
***$D_{NG}$** : Densité moyenne de phanérogames de l'herbier de N'Gouja*

Quant à la distinction spécifique, la Fig.18 révèle une hétérogénéité dans la répartition des biomasses mais tend à indiquer que les secteurs à plus fortes biomasses aériennes ont tendance à davantage se situer en sortie d'herbier.

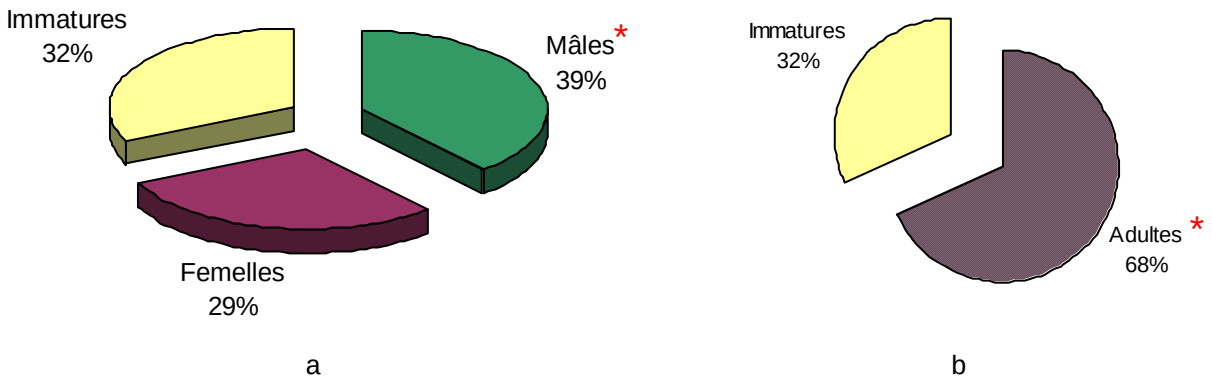



Fig.19 Sex-ratio des *C. mydas* recensées sur l'herbier de N'Gouja
*N=759 individus, de mars à juillet 2005*
*(*valeurs statistiquement supérieures)*

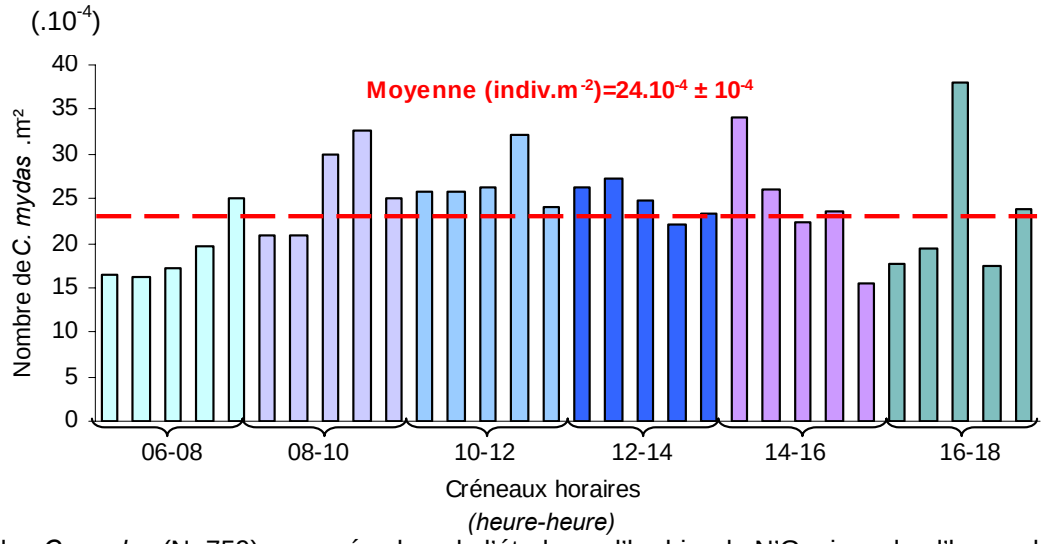



Fig.20 Effectifs des *C. mydas* (N=759) recensées lors de l'étude sur l'herbier de N'Gouja, selon l'heure de la journée

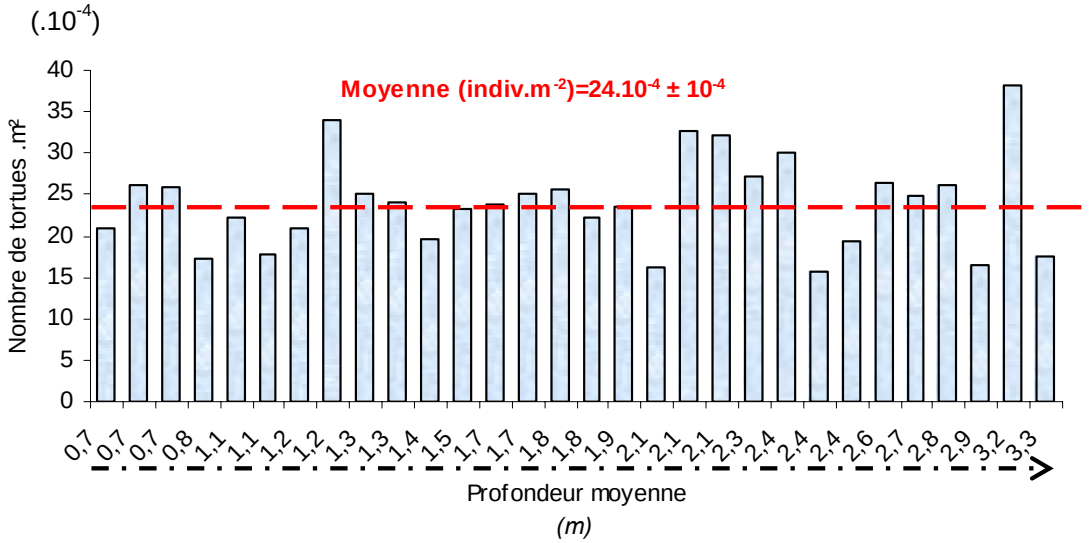



Fig.21 Effectifs des *C. mydas* (N=759) recensées lors de l'étude sur l'herbier de N'Gouja, selon la hauteur d'eau

Par ailleurs, en terme de phytomasse, *H. uninervis* (33%), *Th. sp*. (27%) et *S. isoetifolium* (21%) sont les espèces dominantes de l'herbier de N'Gouja.

La biomasse totale de phanérogames (aérienne et souterraine) de l'herbier de N'Gouja était de **438,6 ±1,8gPF.m$^{-2}$**.

## 3.2. Caractéristiques de la population d'étude *C. mydas*

### 3.2.1. Structure de la population

- *Effectifs*

Une première estimation de l'effectif de la population peut être calculée grâce au procédé de capture-marquage-recapture. En considérant que la proportion d'individus bagués dans un échantillon observé est identique à celle de la population totale, alors l'effectif total de la population est $N=M \times n/m$

*(avec : m= nb moyen de tortues baguées observées dans l'échantillon=5,6 ; n= nb moyen de tortues dans l'échantillon=25,3 ; M=nb de tortues baguées dans la population totale=55 ; N=nb de tortues dans la population totale)*

d'où **N=248,5 tortues**

- *Sex-ratio*

Sur la base de nos données et suite à l'application d'une analyse de variance (Anova), on constate un écart significatif entre les sex-ratios de la Fig.19a ($N=759$ ; $R^2=0,144$ ; $F_{2,87}=7,306$ ; $P=0,001$). Le test post hoc LSD de Fisher indique que la proportion **de mâles est statistiquement supérieure à celle des femelles et immatures** *(M=mâles N=295 ; F=femelles N=220 ; I=immatures N=244:* $P_{M/F}=0,000$ ; $P_{M/I}=0,013$ ; $P_{F/I}=0,234$*).* De plus, lorsque l'on compare par un Test t de Student le nombre d'adultes (mâles et femelles : individus mâtures) au nombre de sub-adultes et juvéniles (immatures sexuellement) : les matures sont nettement plus nombreux ($t_{(91ddl)}= 3,621$ ; $P=0,001$) (Fig.19b).

### 3.2.2. Fréquentation de l'herbier

Au cours des 30 patrouilles réalisées en PMT entre 06 :00 et 18 :00 pour des marnages compris entre 0.7 et 3.3m (durée moyenne 56±1 minutes, surface moyenne patrouillée 11242±796m²), le **taux de rencontre de tortues était de 24.10$^{-4}$ ±10$^{-4}$ tortues.m$^{-2}$**, soit un total de 759 tortues recensées (Fig.20 & 21).

Le nombre total de tortues présentes sur l'herbier **ne dépend statistiquement ni de l'heure d'observation ni du marnage** (*GLM (General Linear Model):* $R^2=0,401$ ; *Heure :* $F_{5,18}=1,391$ , $P=0,274$ ; *Profondeur :* $F_{1,18}=1,188$ , $P=0,290$ ; *Heure x Profondeur :* $F_{5,18}=0,745$, $P=0,600$).

Les mêmes résultats sont obtenus si on considère les classes d'individus séparément (mâles, femelles, immatures).

*Résultats du GLM :*

| *Mâles N=295* | $R^2=0,328$ | | *Femelles N=220* | $R^2=0,505$ | |
|---|---|---|---|---|---|
| *Heure* | $F_{5,18}=1,185$ | $P=0,355$ | *Heure* | $F_{5,18}=2,205$ | $P=0,099$ |
| *Profondeur* | $F_{1,18}=0,006$ | $P=0,939$ | *Profondeur* | $F_{1,18}=3,203$ | $P=0,090$ |
| *Heure x Profondeur* | $F_{5,18}=0,859$ | $P=0,527$ | *Heure x Profondeur* | $F_{5,18}=1,363$ | $P=0,284$ |

| *Immatures N=244* | $R^2=0,360$ | |
|---|---|---|
| *Heure* | $F_{5,18}=0,882$ | $P=0,513$ |
| *Profondeur* | $F_{1,18}=0,859$ | $P=0,366$ |
| *Heure x Profondeur* | $F_{5,18}=0,899$ | $P=0,503$ |

Une étude récente utilisant des marques individuelles ayant montré que le temps de fréquentation de l'herbier est de 12 heures *(Taquet & al. sous presse)*, on peut considérer que les tortues observées au cours des patrouilles étaient présentes sur l'herbier tout au long de la journée. Ceci permet de calculer une seconde estimation de la taille de la population de tortues vertes sur la zone recensée : **$N= 24.10^{-4}$ (tortues.$m^{-2}$.$j^{-1}$)* 102750 ($m^2$) = 246,6 tortues.**

## 3.3. Impact trophique des tortues sur leur milieu

### 3.3.1. Répartition et sélectivité alimentaire de *C. mydas*

- *Observations directes*

Lors des différentes plongées de prospection ou de suivis, il apparaît que *C. mydas* consomme préférentiellement ***H. uninervis* et *Sy. isoetifolium*.**

- *Taux de rencontre de C. mydas par communauté végétale*

La fréquentation des différentes communautés végétales de l'herbier par l'ensemble des individus n'est pas proportionnelle à la surface relative de chaque communauté *($R^2=0,484$ ; $F_{3,16}=4,994$ ; $P=0,012$).* Un test post hoc LSD de Fisher indique que la **communauté (C3) à *H. uninervis* et *Sy. isoetifolium* est la plus fréquentée** et la plus exploitée par *C. mydas*, avec 56,8% des individus, contre C1=3,2%, C2=19,2% et C4=20,8%, *($P_{C1/C3}=0,002$ ; $P_{C2/C3}=0,018$ ; $P_{C3/C4}=0,023$).*

**Par contre, aucun adulte** (mâle ou femelle) n'a été recensé **en communauté F1** (à *H. wrightii*). Aussi, les tests statistiques tentant de discriminer la fréquentation des différentes communautés selon les sexes (mâle ou femelle) ont été réalisés sur les données des trois autres communautés et **aucune ne semble être exploitée plus qu'une autre par *C. mydas*** *(Mâles N=45: $R^2=0,287$ ; $F_{2,12}=2,417$ ; $P=0,131$ – Femelles N= 32 : $R^2=0,231$ ; $F_{2,12}=1,806$ ; $P=0,206$).*

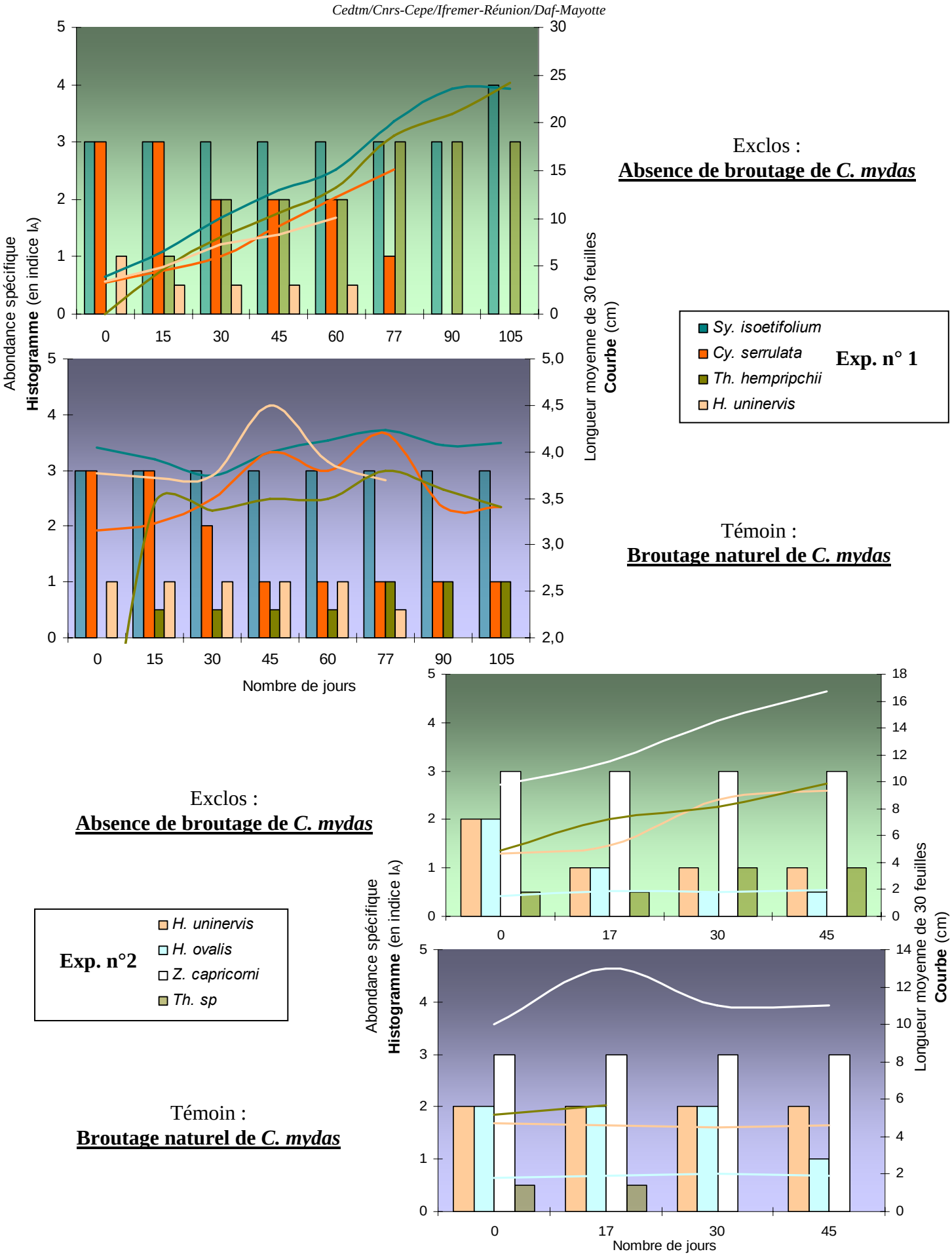



Fig.22 **Evolution de l'abondance et de la phytocroissance de phanérogames soumises à différents traitements de broutage** *(mesure des feuilles tous les 15 jours)*

Les **immatures** ont quant à eux été observés sur l'ensemble des communautés de l'herbier, mais leur recensement ne reflète **aucun attachement** à l'une d'entre elles *(N=48 ; $R^2$=0,328 ; $F_{3,16}$=2,602 ; P=0,088).*

### 3.3.2. Caractérisation de la pression d'herbivorie de *C. mydas*

➢ *Estimation de l'effet du broutage sur l'herbier*

La Fig.22 regroupe les graphiques d'évolution des abondances et phyto-croissances de phanérogames soumises à deux traitements : absence de broutage et broutage naturel de *C. mydas*, expérimentés en deux sites de l'herbier (Fig.23)

Fig.23 Dispositif d'étude permettant la comparaison de parcelles d'herbier soumises ou non au broutage de *C. mydas* - *Herbier N'Gouja* -

*Exp. n°1 : 12°57'55.61'' S 45°04'12.00'' E Communauté C3*

*Exp. n°2 : 12°57'51.42'' S 45°04'15.00'' E Communauté C2*

*Exp. n°1*

En absence de broutage, bien que *H. uninervis* puis *C. serrulata* disparaissent soudainement à 60 et 77 jours, chaque espèce de phanérogame croît régulièrement, contrairement aux conditions naturelles, où les croissances restent cependant globalement hétérogènes (Tabl.2), à l'exception de l'espèce dominante, *S. isoetifolium*.

Absence de broutage (Tabl.3) : A t0, deux espèces, *S. isoetifolium* et *C. serrulata*, en dominent une troisième, *H. uninervis*. Une quatrième apparaît durant les 15 premiers jours de l'expérience : *Th. sp.*, dont l'abondance et la taille croissent simultanément, jusqu'à quasiment égaler celles de *S. isoetifolium*.

L'abondance de *S. isoetifolium* reste stable durant l'étude, tandis que la diminution de celles de *H. uninervis* et *C. serrulata* traduit leur disparition progressive, corrélée aux développement de *S. isoetifolium* et *Th. sp.*.

Tabl.2 : Résultats de l'Anova : test de comparaisons des croissances de feuilles dans le temps

| ***Exp. 1*** | ***Exclos : absence de broutage*** | | | ***Témoin : broutage naturel*** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ***Espèce*** | **$R^2$** | **$F_{7,232}$** | **P** | **$R^2$** | **$F_{7,232}$** | **P** |
| *S. isoetifolium* | 0,957 | 734,132 | 0,000 | 0,023 | 0,795 | 0,592 |
| *C. serrulata* | 0,964 | 911,198 | 0,000 | 0,206 | 8,591 | 0,000 |
| *Th. sp* | 0,978 | 1477,803 | 0,000 | 0,790 | 124,950 | 0,000 |
| *H. uninervis* | 0,951 | 650,051 | 0,000 | 0,899 | 293,438 | 0,000 |

| ***Exp. 2*** | ***Exclos : absence de broutage*** | | | ***Témoin : broutage naturel*** | | |
|---|---|---|---|---|---|---|
| ***Espèce*** | **$R^2$** | **$F_{3,116}$** | **P** | **$R^2$** | **$F_{3,116}$** | **P** |
| *H. uninervis* | 0,779 | 136,124 | 0,000 | 0,012 | 0,488 | 0,692 |
| *H. ovalis* | 0,058 | 2,385 | 0,073 | 0,025 | 0,998 | 0,397 |
| *Z. capricorni* | 0,852 | 221,937 | 0,000 | 0,426 | 28,639 | 0,000 |
| *Th. sp.* | 0,830 | 188,318 | 0,000 | 0,963 | 997,219 | 0,000 |

Tabl.3: Test de Spearman : Coefficients des corrélations croissance/abondance/temps de phanérogames soumises à deux traitements (Exp. 1 & 2)

*vert : exclos, absence de broutage ; bleu : témoin, broutage naturel – $I_A$ : abondance ; Lg : longueur de feuille – Sy : S. isoetifolium ; Cy : C. serrulata ; Th : Th. sp. ; Hd : H. uninervis*

**Exp. 1**

| | Temps | | $I_A$ Sy | | Lg Sy | | $I_A$ Cy | | Lg Cy | | $I_A$ Th | | Lg Th | | $I_A$ Hd | | Lg Hd | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Temps | 1.000 | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $I_A$ Sy | 0.577 | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lg Sy | 0.976 | 0.543 | 0.412 | | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | | | |
| $I_A$ Cy | -0.964 | -0.860 | -0.514 | | -0.964 | -0.496 | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | |
| Lg Cy | -0.156 | 0.356 | -0.498 | | -0.156 | 0.443 | 0.224 | -0.689 | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | |
| $I_A$ Th | 0.951 | 0.911 | 0.434 | | 0.951 | 0.410 | -0.974 | -0.717 | -0.050 | 0.361 | 1.000 | 1.000 | | | | | | |
| Lg Th | 1.000 | 0.605 | 0.577 | | 0.976 | 0.029 | -0.964 | -0.640 | -0.156 | 0.522 | 0.951 | 0.751 | 1.000 | 1.000 | | | | |
| $I_A$ Hd | -0.913 | -0.858 | -0.452 | | -0.913 | -0.451 | 0.913 | 0.532 | 0.131 | 0.055 | -0.960 | -0.827 | -0.913 | -0.302 | 1.000 | 1.000 | | |
| Lg Hd | -0.488 | -0.726 | -0.423 | | -0.488 | -0.226 | 0.570 | 0.355 | 0.491 | 0.359 | -0.564 | -0.655 | -0.488 | -0.182 | 0.668 | 0.933 | 1.000 | 1.000 |

**Exp. 2**

| | Temps | | $I_A$ Hd | | Lg Hd | | $I_A$ Hov | | Lg Hov | | $I_A$ Z | | Lg Z | | $I_A$ Th | | Lg Th | |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| Temps | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | | | | | | | |
| $I_A$ Hd | -0.801 | . | 1.000 | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lg Hd | 0.942 | -0.679 | -0.662 | | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | | | |
| $I_A$ Hov | -0.924 | -0.767 | 0.943 | | -0.871 | 0.050 | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | | | |
| Lg Hov | 0.891 | 0.640 | -0.959 | | 0.717 | -0.988 | -0.927 | 0.000 | 1.000 | 1.000 | | | | | | | | |
| $I_A$ Z | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Lg Z | 0.990 | 0.150 | -0.724 | | 0.976 | -0.445 | -0.891 | 0.134 | 0.818 | 0.322 | | | 1.000 | 1.000 | | | | |
| $I_A$ Th | 0.875 | -0.875 | -0.577 | | 0.987 | 0.670 | -0.816 | 0.577 | 0.609 | -0.707 | | | 0.928 | 0.232 | 1.000 | 1.000 | | |
| Lg Th | 0.993 | -0.850 | -0.855 | | 0.900 | 0.628 | -0.939 | 0.576 | 0.938 | -0.673 | | | 0.965 | 0.295 | 0.819 | 0.998 | 1.000 | 1.000 |

Broutage naturel (Tabl.3): La composition floristique, identique à celle de l'exclos en conditions initiales, varie également durant la période d'étude : *H. uninervis* disparaît, *C. serrulata* persiste mais en moindre abondance qu'à t0, *Th. sp*. apparaît également durant la première quinzaine de jours et *S. isoetifolium* domine durant l'étude.

*Exp. n°2*

En absence de broutage, excepté *H. ovalis*, chaque espèce de phanérogame croît régulièrement, contrairement aux conditions naturelles de broutage (Tabl.2).

Absence de broutage (Tabl.3) : A t0, quatre espèces composent l'exclos, *Z. capricorni*, dominante, *Th. sp.*, minoritaire et *H. uninervis* et *H. ovalis*, intermédiaires. En fin d'expérience, *Th. sp*. n'est plus minoritaire.

*H. uninervis* grandit tout en se raréfiant, proportionnellement au développement de *Z. capricorni* et *Th. sp. ; H. ovalis* maintient sa taille alors que son abondance chute, corrélée à la croissance des trois autres espèces ; *Th. sp*., croît et abonde simultanément.

Broutage naturel (Tabl.3) : dans l'ensemble, les croissances se stabilisent mais la composition floristique, identique à celle de l'exclos en conditions initiales, varie durant la période d'étude : *Th. sp.* disparaît au cours de la troisième quinzaine de jours.

- *Estimation des besoins de C. mydas en phanérogames*

Afin d'apprécier les besoins de *C. mydas* en phanérogames, le principe développé dans cette partie se base sur la comparaison de croissance de phanérogames se développant sous exclos à l'abri de l'action des tortues, à celle de phanérogames exposées au broutage naturel de *C. mydas* :

Au terme de 15 jours d'expérience, les brins protégés ont grandis et produit $7{,}7.10^{-4}$gPF.brins$^{-1}$.j$^{-1}$, tandis que les brins broutés mesurent globalement (: toute espèce confondue, excepté *Th. sp.* qui apparaît plus tard) une taille identique à celle observée en conditions initiales *(t=1,157 ; ddl=89 ; P=0,250)*. Ainsi, la production moyenne de phanérogames se développant sous exclos, rapportée à la densité moyenne de l'herbier de 6666,3 brins.m$^{-2}$, permet d'apprécier la consommation de *C. mydas* en phanérogames : **l'estimation de la pression d'herbivorie quotidienne des *C. mydas* sur l'herbier de phanérogames de N'Gouja s'élèverait alors à ~5,1gPF.m$^{-2}$.j$^{-1}$.**

➢ *Appréciation de la capacité d'accueil de l'herbier en C. mydas*

Grâce au suivi de la croissance de phanérogames, avec ou sans l'incidence du broutage des tortues, un taux de croissance moyen de l'herbier a pu être estimé : 0,21cm.$j^{-1}$, soient **une production de 8,26gPF.$m^{-2}$.$j^{-1}$ pour un besoin de *C. mydas* de 5,1gPF.$m^{-2}$.$j^{-1}$**.

**Les *C. mydas* exploitant l'herbier de N'Gouja consommeraient donc 61,7% de la production journalière l'herbier.**

# 4. Discussion

4.1. Dynamisme de l'herbier : causes et limites

Secteur exposé à des alternances régulières d'émersion et submersion, l'herbier de N'Gouja correspond à l'*étage** médiolittoral dans lequel de nombreux facteurs écologiques agissent. Ces facteurs sont physiques (substrat, température, lumière, humidité/immersion), chimiques (salinité, pH, oxygène et sels nutritifs), et biotiques (compétition, synergie, épiphytie, prédation, etc…). Tous ces facteurs sont liés et se répartissent selon le gradient d'éloignement à la côte, gradient également suivi dans la zonation des espèces de phanérogames (*Bandeira, 2002 ; Ballorain, 2005)*.

La méthodologie la plus élaborée pour la délimitation et la description des communautés végétales est inspirée des travaux de Braun-Blanquet (1928). Sur le site de N'Gouja, l'analyse phytoécologique de l'herbier (Fig.12) révèle une organisation des espèces en différentes communautés successives, réparties de manière graduelle selon la distance de l'herbier au rivage. Cette répartition est globalement superposable au régime d'exondation et à la structure pédologique (Fig.15&16). Quatre principales communautés sont identifiées et définies par leur(s) espèce(s) caractéristique(s) préférentielle(s) et la nature du substrat. Par ordre d'éloignement au rivage :

- C1 : à *Halodule wrightii* et substrat sablo-vaseux
- C2 : à *Halodule uninervis* et substrat sableux
- C3 : à *Halodule uninervis* & *Syringodium isoetifolium* et substrat sableux
- C4 : à *Syringodium isoetifolium* et substrat sablo-détritique

Cependant, ces associations de phanérogames ne sont pas des entités rigoureusement définies et délimitées. Leur composition spécifique peut varier et leur limites sont parfois floues et marquées par des zones de transition avec les associations voisines. De plus, pour des raisons matérielles, une seule patrouille de délimitation physionomique des formations végétales a pu

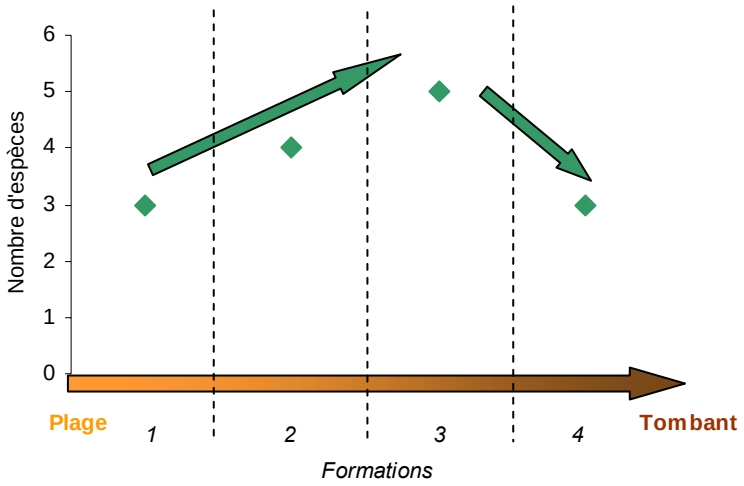



Fig.24 Evolution du nombre moyen d'espèces de phanérogames de l'herbier de N'Gouja, avec la distance au rivage *(2004/05)*

être réalisée durant l'étude. Dans l'avenir, des cartographies supplémentaires permettront sans doute d'identifier des variations saisonnières et annuelles de la composition de l'herbier de N'Gouja.

Le secteur littoral de l'herbier est caractérisé par une turbidité, une salinité et un envasement importants, associés à de fortes concentrations en sulfates et à un pH faible. Les conditions dans cette partie de l'herbier sont donc difficiles et peu propices à la concurrence et expliquent la prédominance de *H. wrightii*, espèce eurytherme tolérant de fortes salinités (*Phillips, 1960, McMillan & Moseley 1967, Carlson, 2002).* A l'inverse, plus on se rapproche du cœur de l'herbier, plus les conditions de vie se banalisent et le nombre d'espèces augmente (Fig.24). Cependant, la diversité faiblit à nouveau à l'approche du tombant.

Parmi les espèces de l'herbier, deux principales adaptations morphologiques se distinguent : les espèces les plus proches du rivage (*H. wrightii* et *H. ovalis*) possèdent un système racinaire très peu profond, probablement en réponse à l'envasement fréquent, et/ou une largeur de feuille réduite, limitant la déshydratation de la plante face aux émersions régulières. Par contre, les espèces le plus longuement submergées présentent des feuilles plus larges et/ou des racines bien ancrées dans le substrat (*Th. sp., C. serrulata, S. isoetifolium*).

*S. isoetifolium* est également eurytherme *(Phillips, 1960*), mais sa distribution est fortement régulée par l'accessibilité des feuilles à la lumière *(Bulthuis, 1983 ; Lee & Dunton, 1997)* et se développe par conséquent préférentiellement dans les zones les plus profondes et moins turbides.

Den Hartog décrit en 1964 différentes morphes de l'extrémité foliaire d'*H. uninervis*, mettant en cause la hauteur respective des trois crêtes de l'apex. Les deux morphes identifiées à N'Gouja correspondent donc bien à une même espèce. Par ailleurs, chacune des morphes semble s'accorder à une largeur de feuille, pouvant traduire une adaptation morphologique aux contraintes environnementales : les feuilles les plus fines étant les plus exposées aux émersions, et donc aux conditions de dessiccation, limiteraient ainsi les pertes en eau. Globalement, en comparaison avec *H. wrightii* et *S. isoetifolium*, *H. uninervis* semble être une espèce nécessitant des conditions de vie intermédiaires.

Ainsi, si la nature du substrat n'apparaît pas comme un des responsables majeurs de la répartition des phanérogames au sein de l'herbier, l'éloignement à la côte en est le principal. La distance à la côte entraîne en effet, en plus d'une variation du substrat, une augmentation de la hauteur de la colonne d'eau et une diminution de la turbidité, de la température et de la salinité. Par conséquent, le marnage agissant directement sur le niveau de la ligne d'eau, est fortement impliqué dans la dynamique de l'herbier.

Fig.25 Dispositif d'étude permettant de suivre la recolonisation d'un milieu préalablement défolié et déraciné
*Exclos n°1- Communauté à H. uninervis / N'Gouja,*
*(parcelle d'herbier 1m² préalablement défoliée et déracinée)*

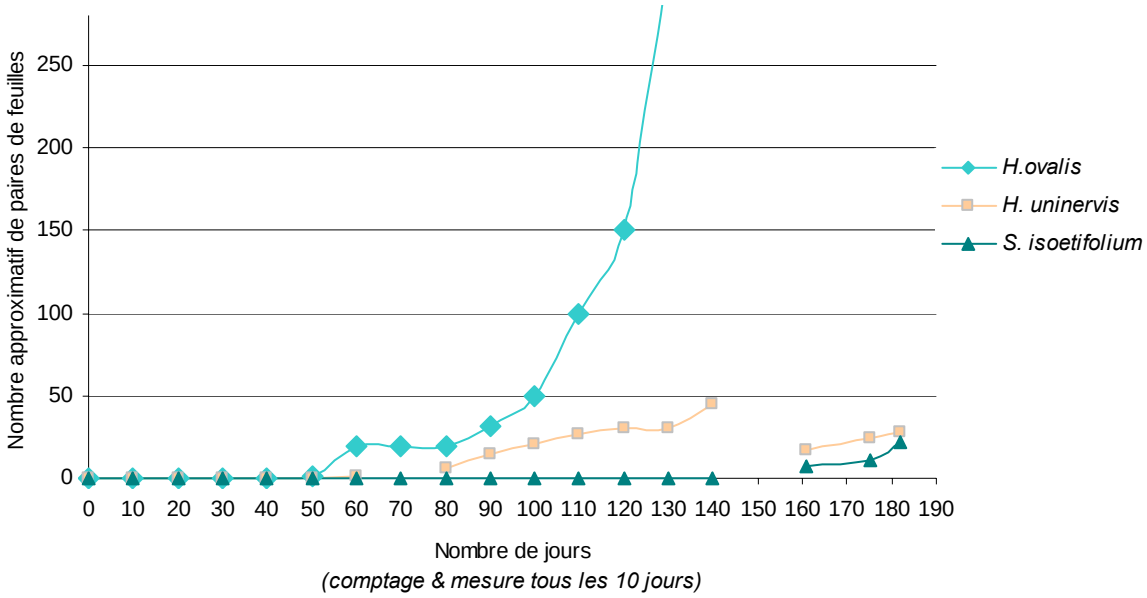



Fig.26 Recolonisation du milieu par les phanérogames – Exclos n°1
*(Aux 3 dernières dates, les données ont été récoltées par Christophe Chatelet)*

Les trois autres principales espèces composantes de l'herbier étudié, *C. serrulata*, *Th. sp.* et *H. ovalis*, sont qualifiées d'*indifférentes* au regard de leur vaste distribution. Cependant, contrairement à *Th. sp*. et *C. serrulata* qui se répartissent sur une grande partie de l'herbier de manière éparse, *H. ovalis* adopte une stratégie de développement différente : celle-ci colonise rapidement les milieux nus ou altérés, puis disparaît face à l'épanouissement d'autres espèces à croissance plus lente. *H. ovalis*, dite pionnière, car inféodée aux fortes contraintes *(Hillman & McComb, 1998)* et se développant rapidement sur sol nu, a donc développé des adaptations qui lui confèrent un avantage en terme de capacité de survie et de croissance et non en terme de compétition interspécifique. Ainsi, l'espèce est très présente en début d'herbier. Par contre, dans un habitat peu contraignant, tel un secteur plus au cœur de l'herbier, la compétition interspécifique représente le principal facteur régulant et l'espèce tend à disparaître.

Lors de l'étude, une expérience aura permis de vérifier le processus de recolonisation d'un milieu altéré et d'en conclure au parcours de la succession végétale en absence d'herbivorie de *C. mydas* : une parcelle d'herbier d'1m², localisée en communauté 3 (Fig.25), a été déracinée et défoliée puis protégée des tortues sous exclos grillagé et observée à intervalles réguliers. Au terme de 182 jours d'expérience (Fig.26), *H. ovalis* est la première à apparaître, puis *H. uninervis* et enfin *S. isoetifolium*. L'étude n'a pas permis de poursuivre l'expérience jusqu'à l'apparition d'une formation stable dans le temps. Or, si l'on considère qu'une même communauté possède une seule trajectoire en absence de pâturage, l'étude de la parcelle d'herbier de la communauté C3 mise sous exclos (§3.3.2) correspond probablement à la suite de la succession floristique débutée sous l'exclos n°1 (Fig.26). Ainsi, *Th. sp*. devrait se développer jusqu'à rentrer en équilibre avec *S. isoetifolium* au dépend des autres espèces qui s'éteindront. Cependant, la stabilité de la composition spécifique n'a pas été atteinte durant l'étude, mais ces premiers résultats ajoutés aux données bibliographiques tendraient à indiquer que *Thalassia sp*. soit la forme climacique de l'herbier en absence de pression d'herbivorie prononcée.

L'équilibre entre l'optimum écologique et la concurrence entre espèces entraîne alors, du début en fin d'herbier, une zonation visible des espèces pionnières aux espèces climaciques ou pré-climaciques.

*Impact de l'herbivorie*

Le modèle standard de succession et rétrogression végétale (*Standard range & retrogression model*), inspiré de l'écologie clémentsiane, suppose qu'en absence de pâturage le climax correspond à l'état persistant. Le modèle d'état et de transition (*State & transition*

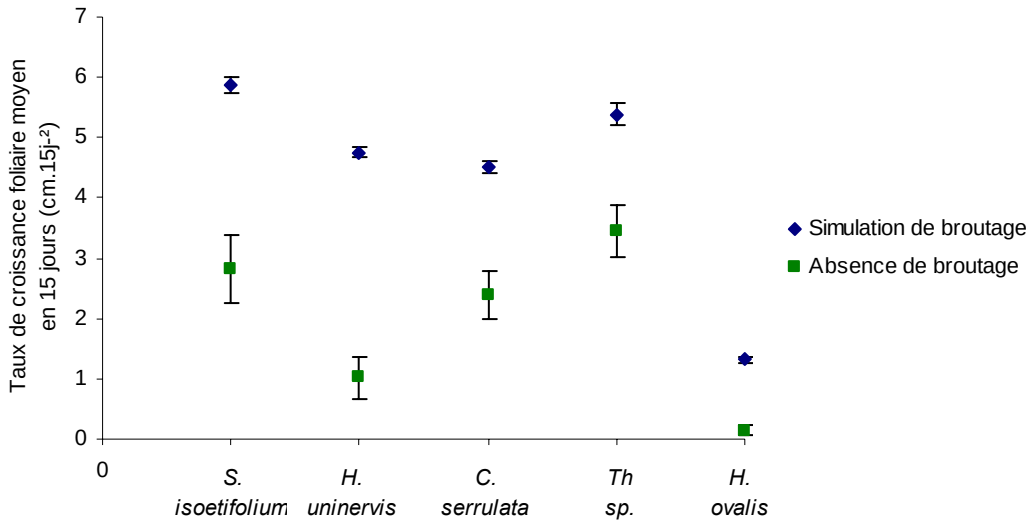



Fig.27 Comparaison du taux de croissance de phanérogames sous 2 traitements
*Herbier N'Gouja - (cm.15j$^{-1}$ ± erreur standard)*
*(Simulation : Coupe à ras tous les 15 jours)*

*model*) de Westoby et al. (1989) en décrit une alternative, en présumant que pour une seule partie de la succession, il existerait une série d'états distincts et relativement stables de communautés végétales. Les transitions entre états, qui sont des modifications d'une communauté relativement stable vers une autre, sont déclenchées par une combinaison de différents facteurs écologiques.

En absence de brouteurs, la croissance des plantes est déterminée par la disponibilité en nutriments du sol, l'accessibilité à la lumière, les possibles compétitions interspécifiques et les différentes contraintes environnementales. Sous la pression de l'herbivorie, le stress de la défoliation s'additionne.

Les herbivores sont d'importants agents de sélection contre lesquels les végétaux ont développés des adaptations structurales et métaboliques remarquables, tel que des taux de croissance élevés compensatoires au taux de broutage, une activité photosynthétique accrue, l'utilisation de produits de réserves etc… *(Duffy & Hay, 2001 ; MacNaughton, 1983 ; Lindroth, 1989 ; Davidson, 1993 ; Tiffin, 2000).*

L'expérience de mise en exclos de parties de l'herbier ainsi protégées de l'herbivorie de *C. mydas* montre que, à l'exception de *H. ovalis*, les espèces décrites dans la Fig.27 possèdent un taux de croissance bien plus important sous la contrainte de la coupe que sous la protection de toute défoliation ($t_{S.\ isoetifolium}=5,24$ ; $ddl=185$ ; $p>0,001$ – $t_{H.uninervis}=10,7$ ; $ddl=335$ ; $p>0,001$ - $t_{C.serrulata}=5,1$ ; $ddl=183$ ; $p>0,001$ – $t_{Th.\ sp.}=3,95$ ; $ddl=$ ; $p>0,001$). Ces taux de croissance élevés sont probablement à relier à un possible impact du broutage. Cependant, *Th. sp*. ne tolère que très peu de temps la défoliation et disparaît rapidement du secteur brouté par simulation. Il s'agit d'une espèce à croissance lente, de forme climacique et la Fig.27 révèle uniquement sa capacité à s'adapter à une courte perturbation.

Grâce au suivi parallèle d'herbiers mis sous enclos (=soumis à une simulation de coupe) et d'une parcelle témoins (=milieu naturellement brouté, adjacent de l'exclos, Exp.n°1 §3.3.2.), différentes stratégies de développement de phanérogames apparaissent, tant dans la composition spécifique que le recrutement et la croissance de feuilles (Fig.28). Au terme de 75 jours d'expérience, l'évolution du contenu de l'enclos, soumis à une défoliation artificielle quasi-totale à intervalle régulier, diffère du secteur témoin, exposé aux conditions naturelles. Trois hypothèses non exclusives peuvent expliquer cette dissemblance : (1) la contiguïté de l'herbier témoin et de l'exclos provoquerait un effet de voisinage : la composition floristique du témoin serait influencée par le développement des espèces protégées des tortues, sachant que

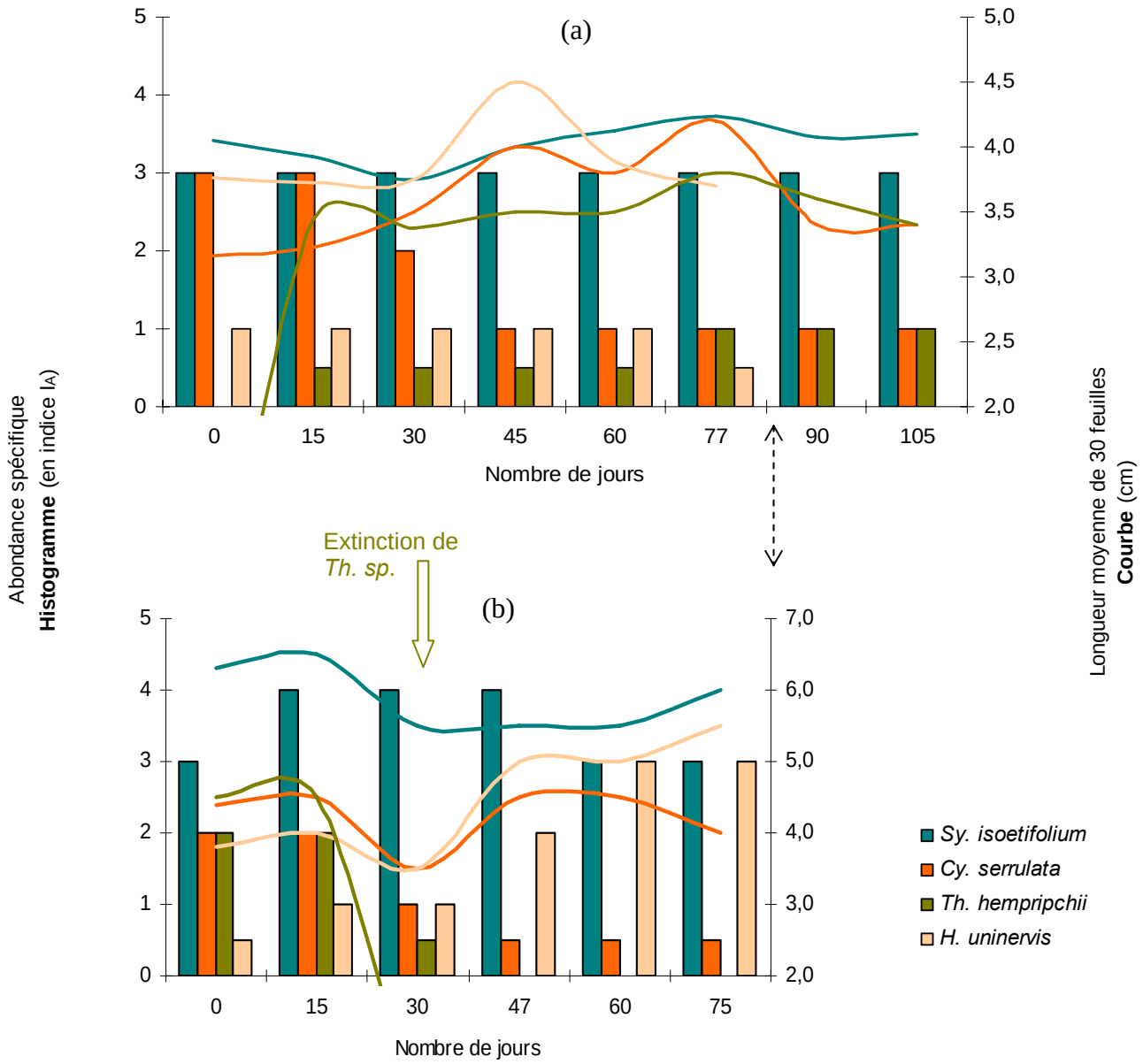



Fig.28 Evolution de l'abondance et de la phytocroissance de la même communauté de phanérogames C3 soumises à deux types d'herbivorie (a) et (b)

*(a) broutage naturel de C. mydas : mesure tous les 15 jours*

*(b) broutage artificiel : coupe à ras et mesure tous les 15 jours*

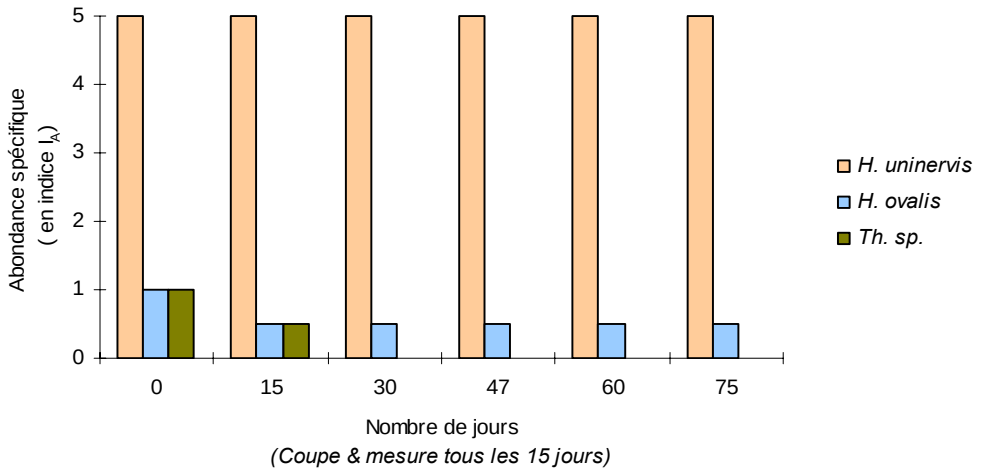



Fig.29 Evolution de l'abondance de phanérogames soumises à une défoliation artificielle

les phanérogames colonisent le milieu par reproduction végétative au moyen de longs rhizomes, (2) la régularité des coupes de simulation contre le hasard d'un broutage naturel : un même type d'herbier répondrait différemment selon que le broutage de l'ensemble des brins soit synchrone et régulier ou qu'il soit temporellement et spatialement aléatoire, (3) une coupe simulée excessive refléterait l'impact d'un surpâturage et induirait des adaptations autres en réponse à une perturbation plus intense. Une coupe intensive de phanérogames devrait induire une baisse de leur croissance *(Thayer & al. et Zieman & al., 1984).*

En réponse à cette dernière hypothèse, la vitalité de l'herbier peut être testée au travers de l'évolution de son taux de croissance durant les manipulations de simulation : pour chaque espèce, une Anova basée sur la comparaison des tailles des feuilles au cours du temps ne révèle aucune diminution de la hauteur moyenne de chaque espèce *(S. isoetifolium : $R^2$=0,097 ; $F_{3,116}$=4,141 ; P=0,008 – post hoc LSD, $P_{15jours/75jours}$=0,479 / C. serrulata : $R^2$=0,023 ; $F_{3,116}$=0,917 ; P=0,435 / H. uninervis : $R^2$=0,165 ; $F_{3,116}$=7,644 ; P=0).* Ces résultats sont en accord avec ceux de Aragones (1996) et Aragones & Marsh (1999).

*Calcul de l'Anova : les valeurs de t30 (Fig.28) n'ont pas été considérées étant donné leur possible corrélation avec la disparition de Th. sp : une diffusion de substances toxiques de sénescence pourrait inhiber la croissance des espèces restantes – ou bien ces dernières ont pu modifier ponctuellement leur stratégie de développement en favorisant l'accroissement et le déploiement du système racinaire afin de coloniser rapidement l'espace rendu disponible ; l'allocation d'énergie ralentirait ou retarderait la phytocroissance.*

Aussi, afin d'apprécier et modéliser l'impact de l'herbivorie sur l'herbier, l'étude des conséquences d'une simulation de broutage parait être plus efficace dans le cas présent que celle du pâturage aléatoire d'un herbier en conditions semi naturelles – si l'on considère l'influence que peut avoir l'épanouissement des phanérogames protégées sous exclos sur l'abondance du secteur témoin. Sous l'enclos, toutes les espèces sont soumises à la même intensité de perturbation sur une période suffisamment longue pour observer une évolution de leur développement et suffisamment courte pour ne pas risquer d'épuiser l'herbier et induire les conséquences d'une surexploitation.

Ainsi, d'après la Fig.28, la pression d'herbivorie favoriserait le recrutement d'*H. uninervis* et maintiendrait celui de *S. isoetifolium*, aux dépend de celui des autres espèces présentes. De plus, d'autres expériences de simulation de coupe de phanérogames marines révèlent, en plus d'une simulation de croissance, une augmentation de la valeur nutritionnelle des feuilles *(Aragones 2001)*.

***C. mydas* est donc un agent de structuration de son habitat nourricier en favorisant le développement des espèces les plus consommées. Aussi, *S. isoetifolium* et *H. uninervis* sont les espèces dominantes de l'herbier de N'Gouja, bien que dépendantes de leurs conditions écologiques de survie et distribuées en conséquent.**

Il découle de cette étude des indicateurs du stade phytodynamique de l'herbier. Cependant, ces résultats doivent être considérés dans leur contexte écosystémique et saisonnier et ne peuvent être utilisés pour tout herbier de phanérogames.
Ainsi, dans le cas d'*H. ovalis*, non seulement l'espèce n'est pas recrutée par l'action du broutage mais elle ne résiste pas à la compétition interspécifique. Pour quelle raison est-elle alors si répandue parmi les différentes communautés de l'herbier ? Il s'agit d'une espèce opportuniste, colonisatrice de secteurs altérés, or les tortues elles-mêmes détériorent régulièrement l'herbier par endroit en creusant pour se nourrir de rhizomes. De plus, depuis ces dernières années le platier de N'Gouja connaît une fréquentation croissante de baigneurs. L'abondance grandissante d'*H. ovalis* pourrait témoigner d'une altération progressive de l'herbier. Cette hypothèse souligne la nécessité de suivre de près l'évolution saisonnière et annuelle de l'herbier et de sa fréquentation par *C. mydas* et le public.

La diversité spécifique de l'herbier ne semble pas être favorisée par le broutage en lui-même, puisqu'en cas de défoliation répétée et intense la composition tend à s'homogénéiser (Fig.28&29). C'est en prélevant sa nourriture de manière quasi-aléatoire au sein d'une communauté que *C. mydas* maintient l'hétérogénéité des habitats phanérogamiques et la biodiversité de l'herbier.
De plus, l'effectif actuel de *C. mydas* se nourrissant le site de N'Gouja n'est pas suffisamment conséquent pour causer l'extinction des espèces à croissance lente, défavorisées par la défoliation.

### 4.2. Stratégies et besoins alimentaires de *C. mydas*

Seulement 125 individus, sur 759 observés, ont pu être localisés sur l'herbier avec précision grâce au GPS différentiel GéoXT-Trimble. Aussi, la détermination d'un indice d'attractivité fiable des communautés de phanérogames restera donc à préciser ultérieurement, après davantage de comptages. Cependant, lorsque l'on intègre ces données à celles comptabilisées par le GPS Garmin-Etrex (soit 281 individus) qui présente une erreur moyenne

de 8m, les résultats révèlent également un attachement spatial plus prononcé de *C. mydas* (population et sexes) en faveur de la communauté C3 à *H. uninervis* et *S. isoetifolium* (AnnexesD). Or, la C3 est la plus vaste de l'herbier et regroupe les deux espèces de phanérogames dominantes. En 1994, Coyne observe également au Texas que *C. mydas* se nourrit de l'espèce la plus abondante dans le milieu.
A N'Gouja, si chaque individu cherche à se nourrir des deux espèces *H. uninervis* et *S. isoetifolium*, alors ceux exploitant la C3 fournissent moins d'efforts. Reste donc à identifier avec précision les besoins alimentaires de *C. mydas*.

Selon la composition de l'herbier que fréquente *C. mydas*, les stratégies de consommation diffèrent. Un herbier monospécifique à *Thalassia testudinum* en Floride sera exploité par patch dans le but de brouter continuellement les mêmes pieds offrant des feuilles jeunes, riches et tendres *(Bjorndal, 1980)*. D'après l'étude de contenus stomacaux de tortues se nourrissant sur des herbiers plurispécifiques, il a été observé des proportions spécifiques différentes de celles du milieu, révélant un comportement sélectif *(Balazs, 1980 ; Sazima & Sazima 1983 ; Ross 1985 ; Garnett et al., 1985)*. La stratégie de broutage dépendrait donc de la composition de l'herbier.
Sur le site de N'Gouja, les tortues adultes sélectionnent *S. isoetifolium* et *H. uninervis*, particulièrement abondantes, mais ne recherche pas les autres espèces (sauf cas exceptionnel). *Th. sp*. et *C. serrulata*, distribuées de manière éparses, sont également consommées mais en moins grande quantité. Par contre, les tortues vertes adultes semblent éviter *H. ovalis* probablement du fait que sa petite taille en rend le prélèvement difficile. Enfin, en consommant *Th. sp*., bien que fortement ligneuse et peu appétant les tortues vertes régulent probablement son extension et entravent la succession originelle de l'herbier (en absence d'herbivorie) en faveur d'*H. uninervis* et *S. isoetifolium*.
Quant à la communauté C1, dans laquelle aucune des deux espèces dominantes n'est présente, elle est la moins exploitée par les tortues. Sa pauvre composition et son accessibilité moindre en raison du marnage et de la présence de baigneurs expliqueraient cette fréquentation. De nombreux auteurs indiquent de plus la faible appétance des végétaux soumis à un stress. Les phanérogames qui survivent dans un milieu aussi contraignant que la bordure inférieure de l'herbier pourraient sécréter des substances non digestes ou non attrayantes pour les tortues.

Par économie d'énergie, les herbivores sélectionnent et consomment majoritairement les jeunes feuilles, plus pauvres en lignine, en cellulose et en hémicellulose et donc plus

nutritives et digestes que les plus anciennes *(Field, 1976 ; McNaughton, 1976 ; Moss & Miller, 1976 ; Moss, 1977 ; Thayer & al., 1984 ; Zieman & al., 1984 ; Pirc, 1985 ; Walker, 1989 ; Bjorndal, 1980)*. De même, la qualité constitutive des espèces à fort taux de croissance est supérieure à celle des espèces plus lentes à se développer. Cela expliquerait pourquoi *C. mydas* consomme peu de *Th*. sp. et *C. serrulata* et creuse pour dégager les rhizomes d'*H. uninervis* et *S. isoetifolium* : les jeunes pousses et bourgeons encore ensablés offriraient une plus grande qualité nutritionnelle à l'animal lui permettant de compenser la faible valeur énergétique globale des phanérogames.
A N'Gouja, l'espèce *H. ovalis* est essentiellement consommée par les immatures, comme cela a également été observé dans le Queensland *(Read1991 ; Brand 1995)*. *H. ovalis*, plus digeste et plus riche *(Aragones, 1996)* que d'autres, notamment en nitrogène, élément essentiel à la synthèse des protéines des herbivores *(Mattson, 1980 ; Crawley, 1983)*, parait important dans le régime d'individus ne possédant pas encore une flore intestinale complète et n'ayant pas encore atteint leur taille adulte.
Alors est-ce un hasard ou une stratégie des adultes qui creusent pour se nourrir et favorisent le développement d'*H. ovalis*… ?

A partir de contenus stomacaux, Bjorndal (1980) estimait les besoins en *Thalassia testudinum* de *C. mydas* (en poids sec PS) à 218gPS.j$^{-1}$, soit 2180gPF.j$^{-1}$ (en poids frais PF), pour une tortue de 66kg. *(Le poids sec de phanérogames équivaut à 10% de son poids frais, Duarte 2001)*
La présente étude aura permis au regard de l'herbier, d'estimer les quantités de phanérogames prélevées par l'ensemble de la population de *C. mydas* étudiée à 5,1gPF.m$^{-2}$.j$^{-1}$. La population de *C. mydas* de N'Gouja étant composée davantage d'adultes que d'immatures, le poids moyen (inconnu actuellement) serait supérieur à celui de l'individu suivi par Bjorndal.
Si l'on calcule la pression d'herbivorie d'une population de même effectif que celle échantillonnée durant l'étude mais d'un poids moyen de 66kg, la quantité de phanérogames prélevée sur un site similaire à celui de N'Gouja serait de 5,2gPF.m$^{-2}$.j. Or, d'après son étude, Bjorndal observe une augmentation significative des besoins alimentaires d'une tortue avec la croissance de l'organisme. Une population d'un poids moyen supérieur à 66kg, aurait donc des besoins plus conséquents que 5,2gPF.m$^{-2}$.j.
Il est probable que la technique des exclos utilisée durant la présente étude sous-estime les réels besoins des tortues. Cependant, les résultats annoncés par Bjorndal se basent sur la consommation d'un herbier monospécifique d'une espèce différente de celles consommées à N'Gouja.

Bien que les tortues présentes sur des herbiers à *Th. testudinum* les exploitent de manière à ne consommer que de jeunes feuilles, l'espèce possède une croissance plus lente que *H. uninervis* et *S. isoetifolium,* lesquelles seraient alors plus nutritives et plus digestes. Afin de compenser cette faible valeur énergétique, les besoins en *Th. testudinum* devraient donc probablement être plus conséquents, expliquant également la différence de valeurs sous-entendue ci-dessus.

Une nouvelle méthode d'identification des besoins alimentaires de *C. mydas* fut testée durant l'étude et comparée à celle du suivi d'exclos. Il s'agit d'une observation directe des individus s'alimentant et d'une estimation visuelle de la quantité de phanérogames ingérée : les résultats sont étonnement proches de ceux indiqués précédemment et évaluent les besoins à ~ 4 à 5 $gPF.m^{-2}.j$.

Afin de réellement comparer les besoins alimentaires de deux populations de tortues, il est nécessaire de considérer les dépenses énergétiques de chacune, si l'on suppose que l'ingestion d'aliments s'aligne sur les exigences énergétiques de l'animal. De plus, Bjorndal observe que le poids du contenu stomacal varie de manière saisonnière. Il parait donc indispensable d'estimer et de suivre dans le temps la consommation journalière des tortues.

La plupart des vertébrés et invertébrés herbivores consommeraient moins de 30% de la phyto-production du milieu *(Thayer & al., 1984 ; Klump & al., 1993 ; Cebrian & Duarte, 1994).* Sur le site de N'Gouja, la pression d'herbivorie est importante, plus de 50% de la phyto-production de l'herbier, qui produit cependant plus que ce dont ont besoin la totalité des individus *C. mydas* quotidiennement. La population de tortues comme l'état de santé de l'herbier de N'Gouja doivent donc être surveillés attentivement et régulièrement. Une baisse de production de l'herbier liée à des conditions environnementales se dégradant aurait donc rapidement une influence sur les tortues.

# Conclusion & Perspectives

Cette étude aura permis de caractériser l'habitat nourricier de *C. mydas* sur le site de N'Gouja, en décrivant la structure et le fonctionnement de l'herbier dans son contexte écologique.

L'étude phytoécologique de l'herbier aura tout d'abord établi la répartition des ressources alimentaires de *C. mydas*. L'ensemble des phanérogames sont organisées, en quatre

principales communautés, répondant chacune à des conditions écologiques spécifiques et distribuées graduellement au départ de la côte. Cet herbier plurispécifique se caractérise également par une répartition hétérogène de la biomasse.

L'étude montre également le rôle important de l'herbivorie dans la dynamique de l'herbier. Celle-ci modifie le parcours climacique de l'herbier, considéré en absence de broutage, en une succession dans laquelle sont favorisées les deux espèces clefs du régime alimentaire de *C. mydas* : *Halodule uninervis* et *Syringodium isoetifolium*. En broutant, les tortues favorisent non seulement le recrutement des espèces les plus consommées mais maintiennent une diversité spécifique de l'herbier. Non pas grâce à la seule action de la défoliation, mais au comportement de pâturage relativement aléatoire de *C. mydas*, qui permet le développement, même restreint ou temporaire, d'autres espèces de phanérogames. En entretenant la variété des habitats au sein de l'herbier, *C. mydas* favorise la biodiversité.
Par ailleurs, la composition de l'herbier reflète l'activité de prédation des tortues. Apprécier la vigueur d'une population de *C. mydas* en phase de nourrissage ou suivre son évolution dans le temps est alors possible, au regard de l'herbier qu'elle exploite.

Le comportement alimentaire vise à assurer une situation pour laquelle l'apport énergétique résultant de la prise alimentaire est égal à la dépense énergétique de l'organisme : une situation d'équilibre se traduit alors par la stabilité du niveau des réserves énergétiques, et donc de la masse grasse et du poids qui en sont le reflet.
De nombreux auteurs admettent que les femelles jeûnent durant leurs phases de reproduction et profitent des phases d'alimentation pour accumuler des réserves graisseuses afin d'assurer les dépenses énergétiques nécessaires aux migrations génésiques (nage, accouplements, pontes…).
Reste donc à éclaircir de nombreux points : Quels sont les besoins alimentaires de *C. mydas* ? Quelles stratégies adoptent-elle pour y répondre, et varient-elles avec l'âge ou le sexe ? La prise de nourriture s'aligne-t-elle sur les dépenses énergétiques à venir ?
A terme, l'appréciation des impacts de l'herbivorie sur le milieu combinée à l'identification des besoins énergétiques et alimentaires d'une population de tortues vertes permettra de modéliser les interactions herbiers-tortues dans le temps et l'espace et d'améliorer les plans de gestion et de conservation de *C. mydas*.

# - ANNEXES -

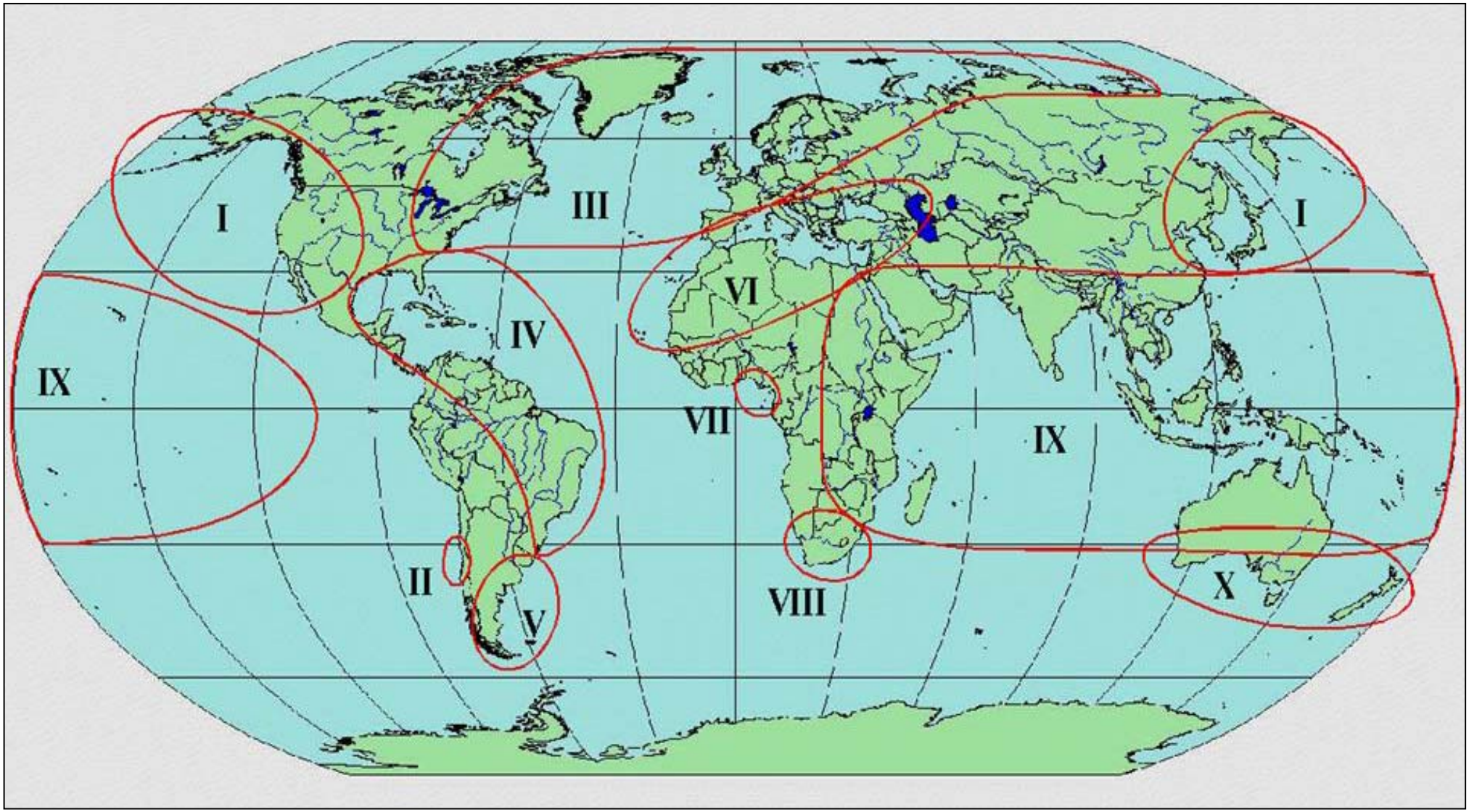

- Seagrass species distribution : Annexe A III
  - *Global distribution*
  - *Mayotte : Species list 2004/2005*

- Fiches caractéristiques des phanérogames de N'Gouja : Annexe B IX
  - *Halophila ovalis*
  - *Thalassia hemprichii*
  - *Thalassia sp.*
  - *Halodule wrightii*
  - *Halodule uninervis*
  - *Syringodium isoetifolium*
  - *Cymodocea serrulata*
  - *Thalassodendron ciliatum*
  - *Zostera capricorni*
  - Fruits, genre *Thalassia*

- Diagrammes phytoécologiques : Annexes C XXI
  - *Transects A, B, C et D*
- Résultat statistiques : Annexes D XXVII
- Lexique XXIX
- Bibliographie XXXI

# *Global Seagrass distribution*

Annexe A




# Global Seagrass Distribution

*(Global Sea grass Research Methods)*
*Short FT & Coles RC, 2001*

# Seagrass species distribution

*(den Hartog 1970, Phillips and Menez 1988, Kirkman 1995)*

**I North Pacific Region** [14 species]
(Japan to Baja California)

**Asian Coast**

*Zostera marina* (dominant)
*Phyllospadix iwatensis*
*Phyllospadix japonicus*
*Ruppia maritima*
*Zostera asiatica*
*Zostera caespitosa*
*Zostera caulescens*
*Zostera japonica*
*Halophila ovalis* - Japan

**North American Coast**

*Zostera marina* (dominant)
*Phyllospadix scouleri*
*Phyllospadix serrulatus*
*Phyllospadix torreyi*
*Ruppia maritima*
*Zostera asiatica*
*Zostera japonica* (introduced)
*Halodule* spp. - Mexico only
*Halophila decipiens* - Mexico only

**II Chile Region** [1 species]

*Heterozostera tasmanica*

**III North Atlantic Region** [4 species]
(North Carolina to Spain)

**North American Coast**

*Zostera marina* (dominant)
*Ruppia maritima*
*Halodule wrightii* - North Carolina only

**Europe**

*Zostera marina* (dominant)
*Ruppia maritima*
*Zostera noltii*

**IV Caribbean Region** [9 species]
(Florida to Brazil)

**Caribbean Sea & Gulf of Mexico**

*Thalassia testudinum* (dominant)
*Syringodium filiforme* (dominant)
*Halodule wrightii* (dominant)
*Halodule* spp. complex
*H. beaudettei,*
*H. bermudensis*- Bermuda only
*H. ciliata*
*H. emarginata*
*Halophila baillonis*
*Halophila decipiens*
*Halophila engelmanni*
*Halophila johnsonii* - east Florida only
*Ruppia maritima*

**Brazil**

*Halodule wrightii* (dominant)
*Halodule* spp.
*Halophila decipiens*
*Ruppia maritima*

**V Southwest Atlantic Region** [1 species]

**South America**

*Ruppia maritime*

**VI Mediterranean Region** [9 species]
(Including Black, Caspian and Aral Seas and NW Africa)

**Mediterranean Sea**

*Posidonia oceanica* (dominant)
*Cymodocea nodosa*
*Ruppia cirrhosa (spiralis)*
*Ruppia maritima*
*Zostera marina*
*Zostera noltii*
*Halophila stipulacea* (introduced)

**Atlantic Northwest Africa, Canary Is.**

*Cymodocea nodosa*
*Halodule wrightii*
*Halophila decipiens*
*Zostera noltii*

**Black Sea**

†*Potamogeton pectinatus*
*Ruppia maritima*
*Ruppia cirrhosa (spiralis)*
*Zostera marina*
*Zostera noltii*

**Caspian Sea and Aral Sea**

*Zostera noltii*

**VII Southeast Atlantic Region** [1 species]

**West Africa**

*Halodule wrightii*

**VIII South Africa Region** [6 species]

**Indian Ocean**

*Halophila ovalis*
*Ruppia* spp.
*Zostera capensis*
*Halodule uninervis* - south Mozambique
*Syringodium isoetifolium* - "
*Thalassodendron ciliatum* - "

**IX Indo-Pacific Region** [24 species]
(East Africa and South Asia to Eastern Pacific)

**Persian Gulf**

*Halodule uninervis*
*Halophila ovalis*
*Halophila stipulacea*
*Syringodium isoetifolium*

**Red Sea and East Africa**

*Cymodocea rotundata*
*Cymodocea serrulata*
*Enhalus acoroides*

# Seagrass species distribution

*(den Hartog 1970, Phillips and Menez 1988, Kirkman 1995)*

*Halodule uninervis*
*Halodule wrightii*.
*Halophila decipiens*
*Halophila minor*
*Halophila ovalis*
*Halophila stipulacea*
*Syringodium isoetifolium*
*Thalassia hemprichii*
*Thalassodendron ciliatum*
*Zostera capensis*

**India**
*Cymodocea serrulata* (dominant)
*Halodule uninervis* (dominant)
*Halodule pinifolia* (dominant)
*Thalassia hemprichii* (dominant)
*Cymodocea rotundata*
*Enhalus acoroides*
*Halophila beccarii*
*Halophila decipiens*
*Halophila minor*
*Halophila ovalis*
*Halophila stipulacea*
*Ruppia maritima*
*Syringodium isoetifolium*

**Philippines**
*Cymodocea rotundata*
*Cymodocea serrulata*
*Enhalus acoroides*
*Halodule pinifolia*
*Halodule uninervis*
*Halophila beccarii*
*Halophila decipiens*
*Halophila minor*
*Halophila ovalis*
*Halophila ovata*
*Halophila spinulosa*
*Ruppia maritima*
*Syringodium isoetifolium*
*Thalassia hemprichii*
*Thalassodendron ciliatum*

**Vietnam**
*Zostera japonica*

**Hawaii**
*Halophila hawaiiana*

**Northeast Australia**
*Cymodocea rotundata*
*Cymodocea serrulata*
*Enhalus acoroides*
*Halodule pinifolia*
*Halodule uninervis*
*Halophila capricorni*
*Halophila decipiens*
*Halophila minor*
*Halophila ovalis*
*Halophila spinulosa*
*Halophila tricostata*
*Syringodium isoetifolium*
*Thalassia hemprichii*
*Thalassodendron ciliatum*
*Zostera capricorni*

**Northwest Australia**
*Cymodocea angustata*
*Cymodocea rotundata*
*Cymodocea serrulata*
*Enhalus acoroides*
*Halodule pinifolia*
*Halodule uninervis*
*Halophila decipiens*
*Halophila minor*
*Halophila ovalis*
*Syringodium isoetifolium*
*Thalassia hemprichii*
*Thalassodendron ciliatum*

**X Southern Australia Region** [18 species]

**Southeast Australia & Tasmania**
*Amphibolis antarctica*
*Halophila australis*
*Halophila decipiens*
*Halophila ovalis*
*Heterozostera tasmanica*
†*Lepilaena cylindrocarpa*
*Posidonia australis*
*Ruppia megacarpa.*
*Zostera capricorni*
*Zostera mucronata*
*Zostera muelleri*

**New Zealand**
*Zostera capricorni*
*Zostera novazelandica*

**Southwest Australia**
*Posidonia australis* (dominant)
*Amphibolis antarctica* (dominant)
*Amphibolis griffithii* (dominant)
*Halophila australis*
*Halophila decipiens*
*Halophila ovalis*
*Heterozostera tasmanica*
†*Lepilaena marina*
*Posidonia angustifolia*
*Posidonia sinuosa*
*Posidonia ostenfeldi* complex
*P. robertsoniae,*
*P. denhartogii,*
*P. coriacea,*
*P. kirkmanii*
*Ruppia megacarpa*
*Ruppia tuberosa*
*Syringodium isoetifolium*
*Thalassodendron pachyrhizum*

# MAYOTTE : Species list, 2005

CEDTM / IFREMER

---

| | |
|---|---|
| - *Cymodocea serrulata* | (R. Brown) Ascherson and Magnus |
| - *Cymodocea rotundata* | Ehrenberg and Hemprich ex Ascherson |
| - *Halodule wrightii* | Ascherson |
| - *Halodule uninervis* | (Forsskal) Ascherson |
| - *Halophila ovalis* | (R. Brown) Hooker |
| - *Halophila minor* | (Zollinger) den Hartog |
| - *Halophila decipiens* | Ostenfeld |
| - *Halophila johnsonii* | Eiseman |
| - *Zostera capricorni* | Ascherson |
| - *Syringodium isoetifolium* | (Ascherson) Dandy |
| - *Thalassia hemprichii* | (Ehrenberg) Ascherson |
| - *Thalassia sp.* | |
| - *Thalassodendron ciliatum* | (Forsskal) den Hartog |

# MAYOTTE : Species list, 2004

Coqueugniot et al.

---

| | |
|---|---|
| - *Cymodocea serrulata* | (R. Brown) Ascherson and Magnus |
| - *Cymodocea rotundata* | Ehrenberg and Hemprich ex Ascherson |
| - *Enhalus acoroides* | (Linnaeus f.) Royle |
| - *Halodule uninervis* | (Forsskal) Ascherson |
| - *Halophila ovalis* | (R. Brown) Hooker |
| - *Halophila minor* | (Zollinger) den Hartog |
| - *Halophila sp.* | |
| - *Zostera capensis* | Setchell |
| - *Syringodium isoetifolium* | (Ascherson) Dandy |
| - *Thalassia hemprichii* | (Ehrenberg) Ascherson |
| - *Thalassodendron ciliatum* | (Forsskal) den Hartog |

# *Fiches caractéristiques des phanérogames de N'Gouja*

Annexe B

Extract of *Seagrass distribution & Key to the Genera and Species of Sea grasses*

(K. Ballorain)

**This information is compiled from documentation of species description and distribution**

*The Sea Grasses of the World: origin, evolution and geographical distribution of the seagrasses*, den Hartog, 1970

*Flora of Tropical East Africa: Hydrocharitaceae*, D. Simpson, B.Sc., Ph.D., 1989

*Global Seagrass Distribution*, Short FT & Coles RC, 2001

*Species names and taxonomy*, J. Dineen, Smithsonian Marine Station, 2001

*Florida Oceanographic Online* – Florida Oceanographic Coastal Center, 2003

National Museum of Natural History
Cedtm / Cnrs-Cepe (K. Ballorain)

Photography K. Ballorain

# *Halophila ovalis*

(R. Brown) Hooker

*CHARACTERISTICS*:

Dioceous. Roots 1(-2) per node. Rhizome narrowly terete, often dichotomously branched, 0,2-1,5 mm in diameter, whitish or greenish. Erect stems ± absent. Leaves in pairs, 1 pair on each erect stem; blade obovate, ovate, oblong elliptic or spathulate, rarely linear, 1-4 (rarely to 7) cm long, 0,5 cm wide, obtuse, rounded at base, glabrous, opaque or somewhat translucent, mid-green to dark green, with 2 longitudinal veins running along or very near the margin, connected by 7-25 pairs of cross-veins ascending at an angle of 45-60°; margins entire, petiole 1,5-2 cm long. Stipules obovate or sub orbicular, 3-6 mm long, 1,5-3 mm wide, slightly notched, auriculate at base, often distinctly keeled, glabrous, greenish or whitish. Spath-bracts ovate, 3-4,5(-5) mm long, 0,8-1,3 mm wide, acute, often keeled, greenish or whitish, somewhat translucent.

Males flowers: pedicel up to 2,5 cm long; petals elliptic or ovate, 3-4 mm long, 2'3 mm wide, obtuse, spreading or reflexed, yellowish; anthers 2-4 mm long. Female flowers: ovary of 3 carpels, ovoid, 1-3 mm long; perianth-tube 3-10 mm long, the lower portion persisting as beak in fruit, styles 3; stigmas 3, 10-25 mm long.

Fruit globose, 3-4 mm diameter, with beak up to 6 mm long, whitish or brown. Seeds 20-30, globose, ± 1 mm in diameter, tuberculate or reticulate, light brown.

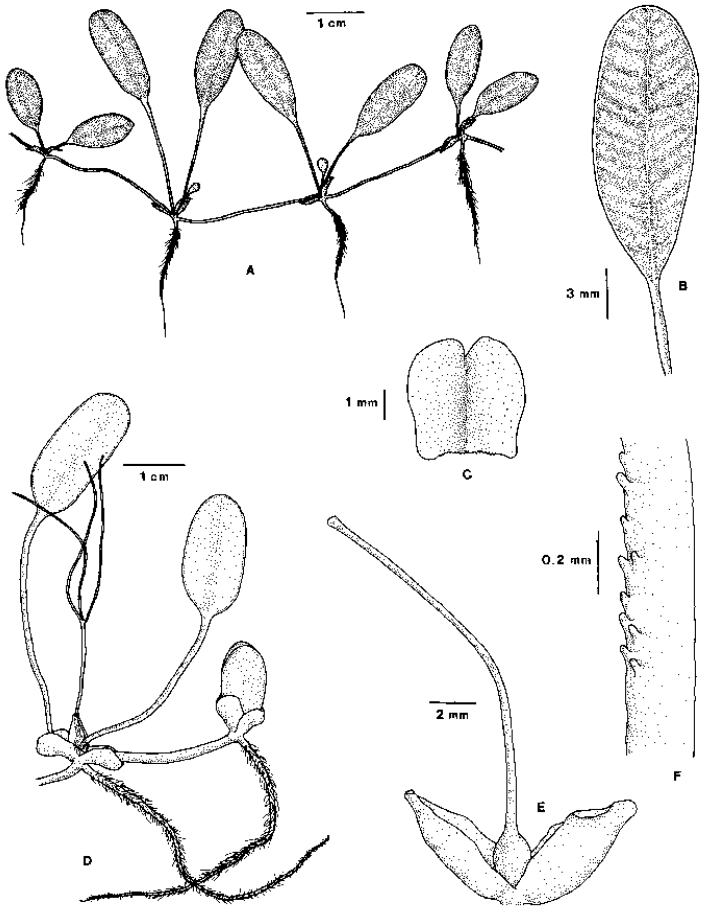
Subsp. ***ovalis*** : leaves oblong-elliptic to ovate with 11-15 pairs of cross-veins.

*HABITAT*:

Species is extremely eurybiontic, extending from the intertidal level to 10-12 m deep. Plants grow on coarse coral rubble to soft mud. The species is the most eurythermic of all seagrasses, occurring from the tropics to the warm temperate.

*SYNONYMS*: ***Caulinia ovalis*** R. Br., Prodr. Fl. Nov. Holl. 1:339 (1810)
***Kernera ovalis*** Schultes, Syst. Veg. 7:170 (1829)

*NOTE*: ***H. ovalis*** shows a wide range of variation, and has been divided into 4 further subspecies by den Hartog (Sea Grasses of the World: 251 (1970)). 3 of these are confined to either Australia (subsp. ***australis*** (Doty & Stone) Hartog), the Hawaiian Islands (subsp. ***hawaiiana*** (Doty & Stone) Hartog) or the western Pacific (subsp. ***bullosa*** (Setchell) Hartog). Subsp. ***linearis*** (Hartog) Hartog occurs along the coast of Mozambique and could also be present in East Africa. It is distinguished from the typical subspecies by its linear leaf-blades with ± 10 pairs of ascending cross-veins.




A, habit of plant ; B, enlarged leaf ; C, enlarged scale ; D, habit of plant with pistillate flower ; E, spathe enclosing beaked fruit ; F, enlarged portion of style with papillae.

X

# *Syringodium isoetifolium*

(Ascherson) Dandy

*CHARACTERISTICS*:

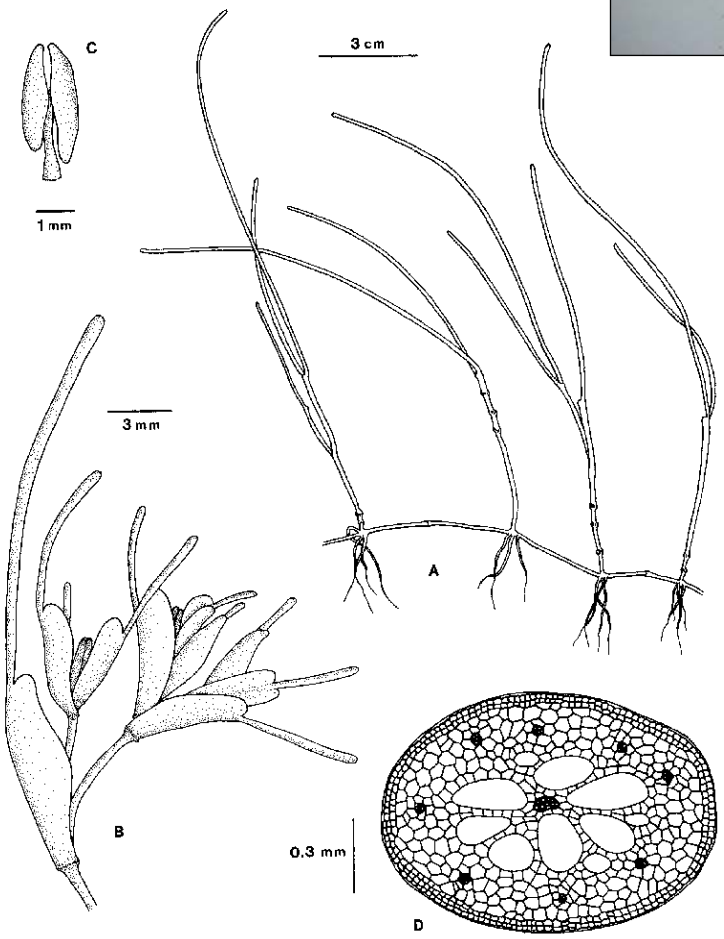
Rhizome internodes 1,5-3,5 cm long ; nodes each with a short shoot and 1-3 roots. Leaf sheath 1,5-4 cm long. Leaf blade 7-30 cm long, 1-2 mm wide; 7-10 pericentral veins.

Male flower on a 7 mm long stalk; anthers ovate, 4 mm long. Female flower sessile; ovary ellipsoid; stigmata 4-8 m long.

Fruit obliquely ellipsoid, 3,5-4 mm long, 1,75-2 mm wide.

*HABITAT*:

Plants occur mainly on mud substrates in the subtidal and from low water to 6 m deep. The species may occur in the intertidal in shallow pools on tidal flats or coral reefs, but it can tolerate air exposure for only a very short time.




A, habit of plant ; B, portion of a male plant; C, staminate of flower; D, section of leaf blade showing central vascular bundle and air channels

# *Thalassia hemprichii*

(Ehrenberg) Ascherson

*CHARACTERISTICS*:

Rhizome terete, 2-5 mm in diameter, greenish to light brown; erect stem terete, up to 5 mm in diameter. Leaves 4-25 (-40) cm long, 2,5-7 (-11) mm wide, bright to dark green; leaf-sheths compressed, up to 9 cm long, whitish, somewhat translucent, membranous and persistent.

Male spathe with peduncule up to 3 cm long; spathe-bracts with margins entire, rarely serrulate near apex, 1,7-2,5 cm long, ± 5 mm wide, light brown striated with dark reddish brown. Male flowers: pedicels 2-3 cm long; petals 7-8 mm long, ± 3 mm wide, light brown or colourless, dotted or striated with dark reddish brown; stamens (-3) 6-9 (-12); anthers 7-11 mm long, yellow. Female spathe with peduncule up to 1,5 cm long; bracts 1,7-2,5 cm long, ± 1 cm wide, light brown striated with dark reddish brown. Female flowers: ovary of 6 carpels up to 10 mm long, perianth-tube 20-30 mm long; stigmas 10-15 mm long, light brown, becoming recurved at maturity.

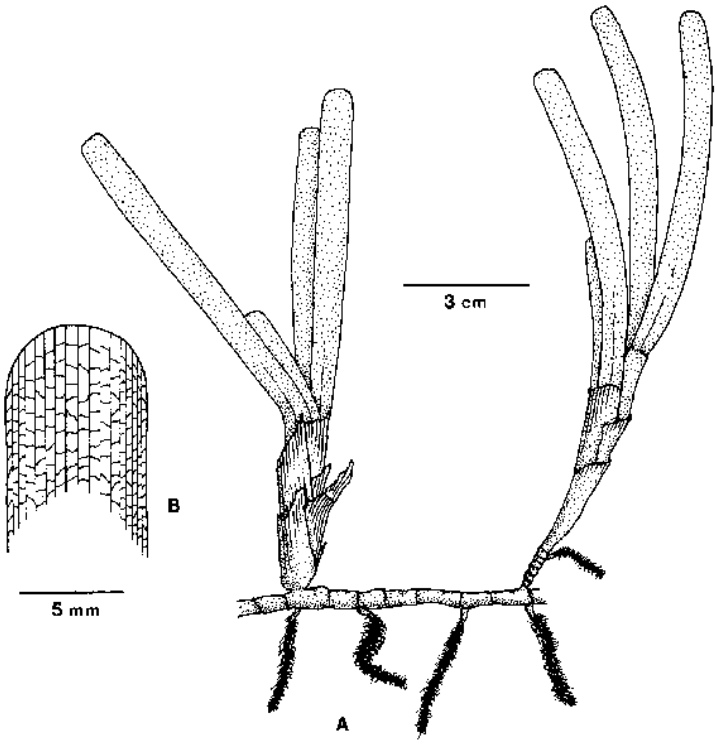
Fruit 2-2,5 cm long, 1,7-3,25 cm wide, light green. Seeds 3-9, ± 8 mm long and wide, greenish, the basal portion brown.

*HABITAT*:

Fine mud to clean coral-sand on reef platforms and sublittoral flats from low mark to 5 m depth.

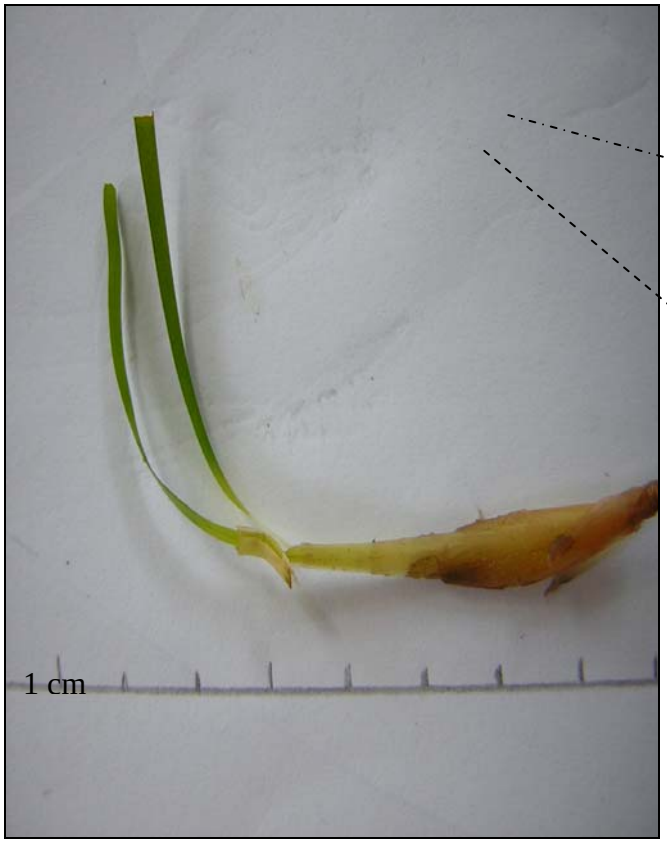
*SYNONIMS*: ***Schizotheca hemprichii*** Solms in Schweinf., Beitr. Fl. Aethiop. 194, 246 (1867)

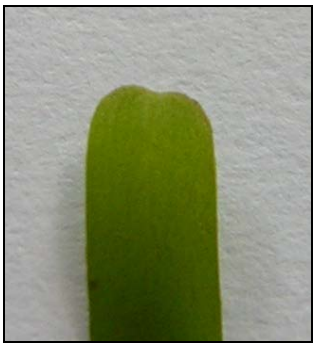
1 cm




A, habit of plant ; B, leaf tip.

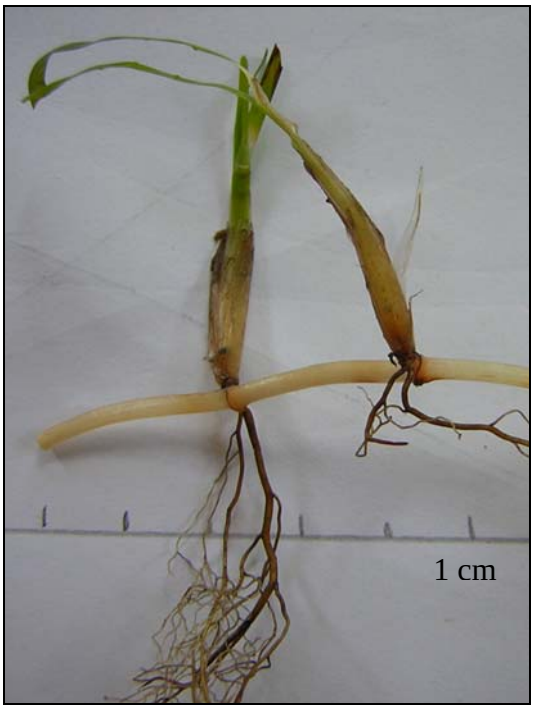
# *Thalassia ... (autre morphe)*



0,3 cm
Apex foliaire

Partie non racinaire : gaine foliaire épaisse (lg ~4cm) et limbe (lg ~5cm)




Individus : rhizome lisse et racines branchues

# *Halodule wrightii*

Ascherson

*CHARACTERISTICS*:

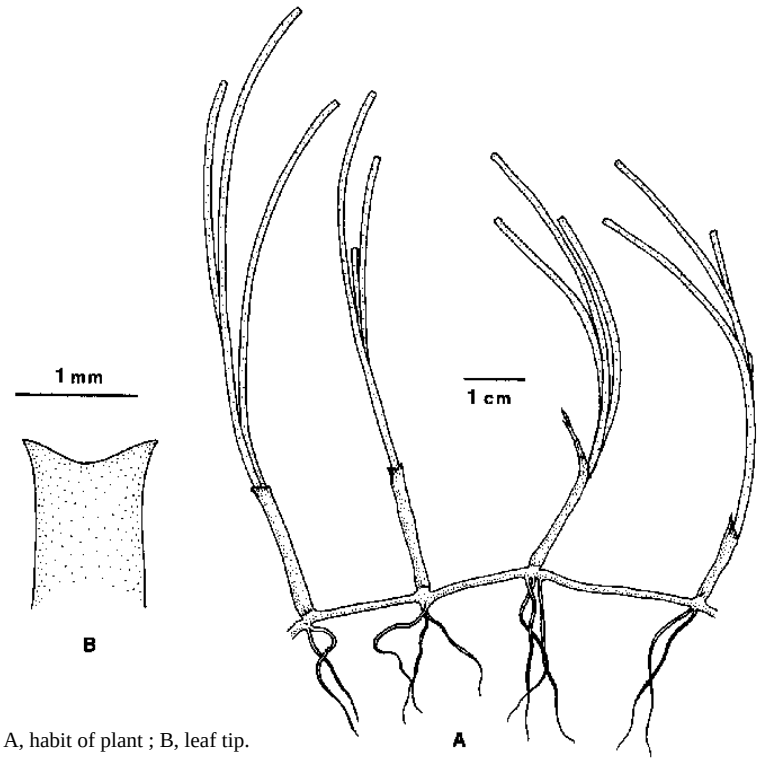
Rhizome internodes 0,75-3,5 cm long ; nodes each with 2-5 roots and a leafy shoot. Leaf sheath 1,5-4 cm long. Leaf blade 3,5-32 cm long, ~0,10 cm wide.

Male flower on a stalk 12,5-23 mm long, anthers 3,5-5 m long. Female flower with a globose to ellipsoid ovary 1,5-2 mm long; style 10-28 mm long.

Fruit ovoid or globose, 1,5-2 mm long.

*HABITAT*:

Plans are widely distributed in the lower intertidal and upper subtidal zones on sandy and muddy substrates in sheltered as well as exposed locations. Plants may also occur on coral reefs and in creeks in mangrove swamps. In places populations are found from 8-12 m deep.




A, habit of plant ; B, leaf tip.

# *Halodule uninervis*

(Forsskal) Ascherson

*CHARACTERISTICS*:

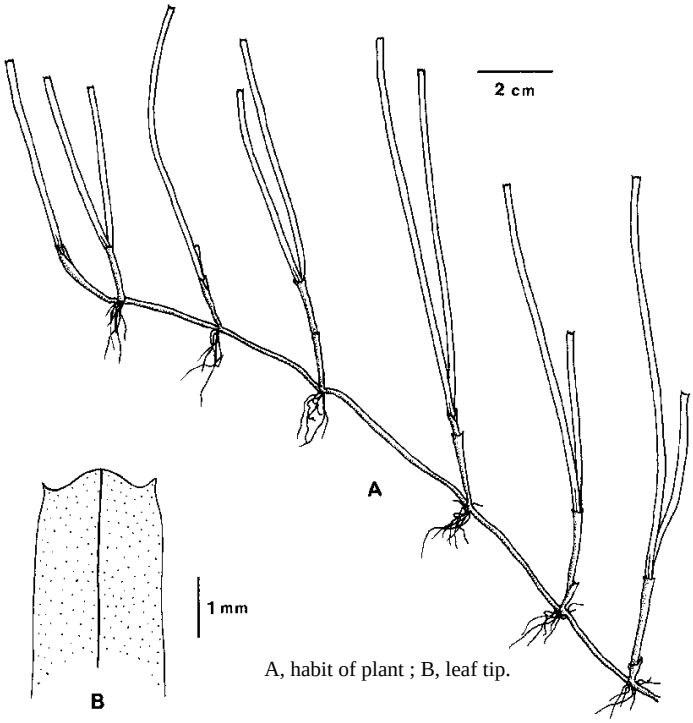
Rhizome internodes 0,5-4 cm long ; nodes each with 1-6 roots and a leafy shoot. Leaf sheath 1-3,5 cm long. Leaf blade 6-15 cm long, 0,15-0,35 cm wide.

Male flower on a stalk 6-20 mm long, anthers 2-3 mm long. Female flower with an ovoid ovary, 1 mm long; style 28-42 mm long.

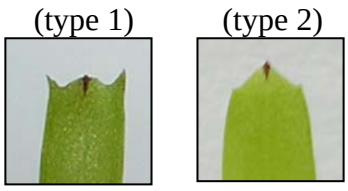
Fruit 2-2,5 mm x 1,75-2 mm.

*HABITAT*:

Plants occur from the inertidal to 30 m deep on firm sand and soft mud in extremely sheltered to exposed locations on coral reefs and in creeks in mangrove swamps.




A, habit of plant ; B, leaf tip.



# *Cymodocea serrulata*

(R. Brown) Ascherson and Magnus

*CHARACTERISTICS:*

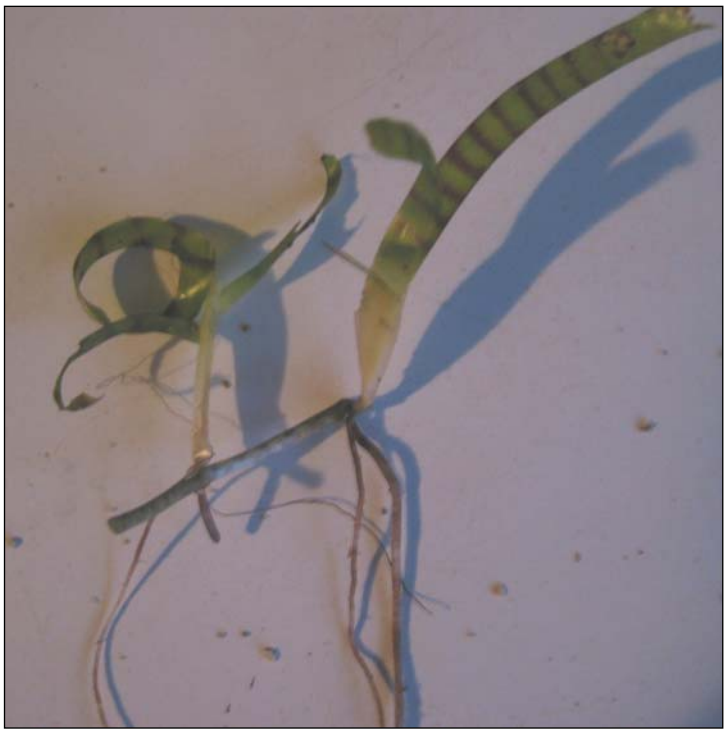
Rhizome internodes 2-5,5 cm long; nodes each with 2-3 roots and a leafy shoot. Leaf sheath 1,5-3 cm long, shed entire which leaves a circular scar on the stem. Leaf blade 6-15 cm long, 4-9 mm wide; 13-17 veins.

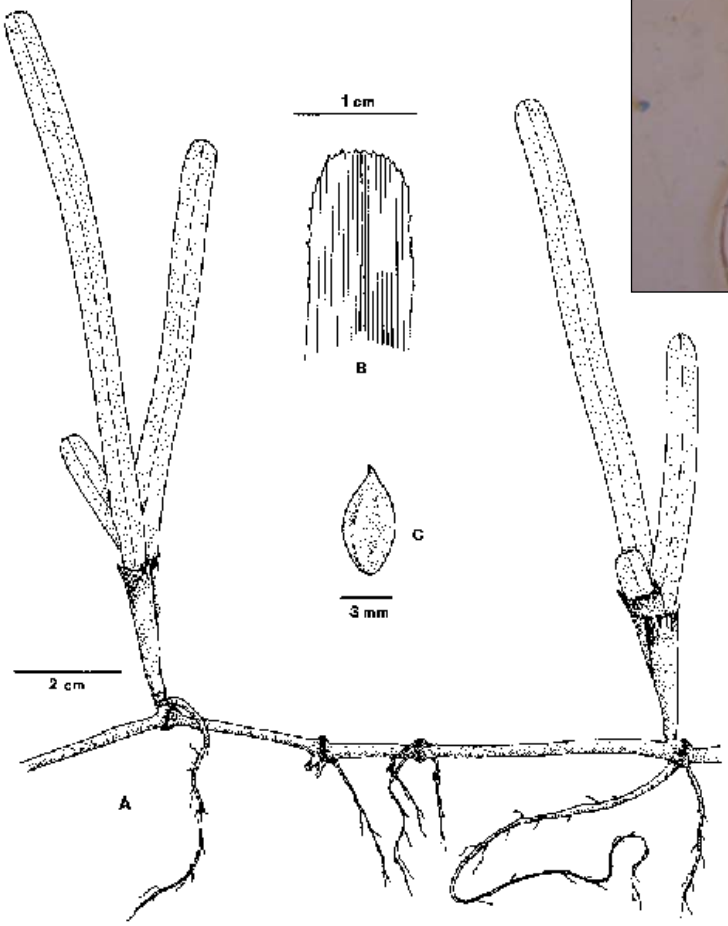
Male flower unknown. Female flower with an ovary 1,5 mm long; style 2-4mm long; stigmata 23-27 mm long.

Fruit elliptic, laterally compressed, 7-9 mm long, 3,75-4,5 mm wide, 2 mm thick; 3 dorsal blunt ridges.

*HABITAT*:

Plants occur below mean low water spring tide levels on mud sand and coral sand substrates. On coarse sand substrates the species is poorly developed. Plants do not tolerate a dilution in salinity.






A, habit of plant ; B, leaf tip.

# *Thalassodendron ciliatum*

(Forsskal) den Hartog

*CHARACTERISTICS*:

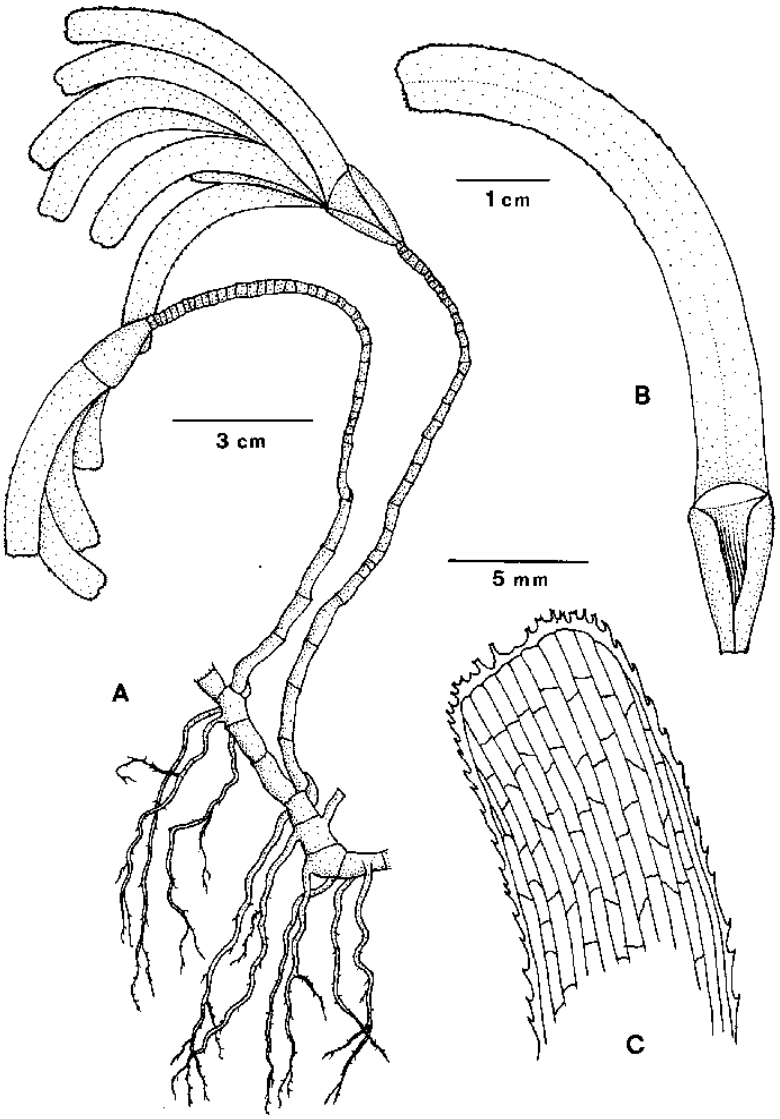
Rhizome internodes 1,5-3 cm long. Stem 1-2, 10-65 cm long. Roots 1-5, little or much branched, coiled, 0,5-2 mm wide. Leaf sheath 15-30 mm long; ligula 2-2,5 mm long; leaf scar 2-8 mm apart. Leaf blade 6-13 mm wide; veins 17-27; teeth along margin form an irregular serration.

Female flower: style 4 mm long

False fruit 3,5-5 cm long.

*HABITAT*:

The species occurs in the upper subtidal from mean low water spring tides down to a least 10 m deep.



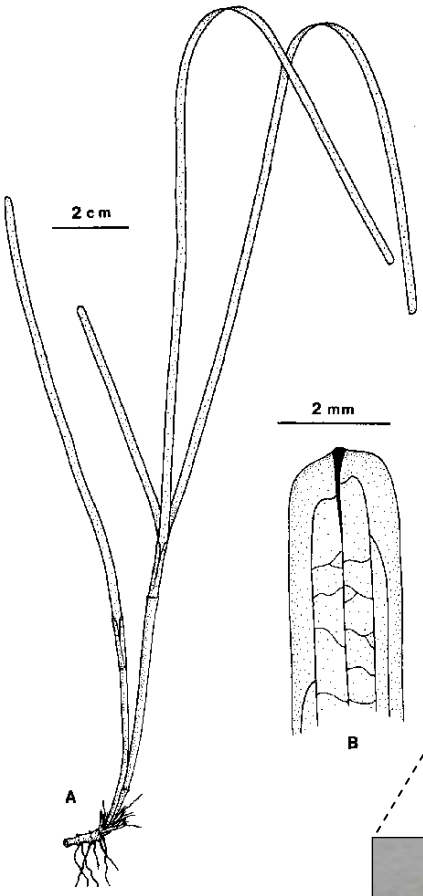

A, habit of plant ; B, enlarged leaf; C, leaf tip.

# *Zostera capricorni*

Ascherson

*CHARACTERISTICS*:

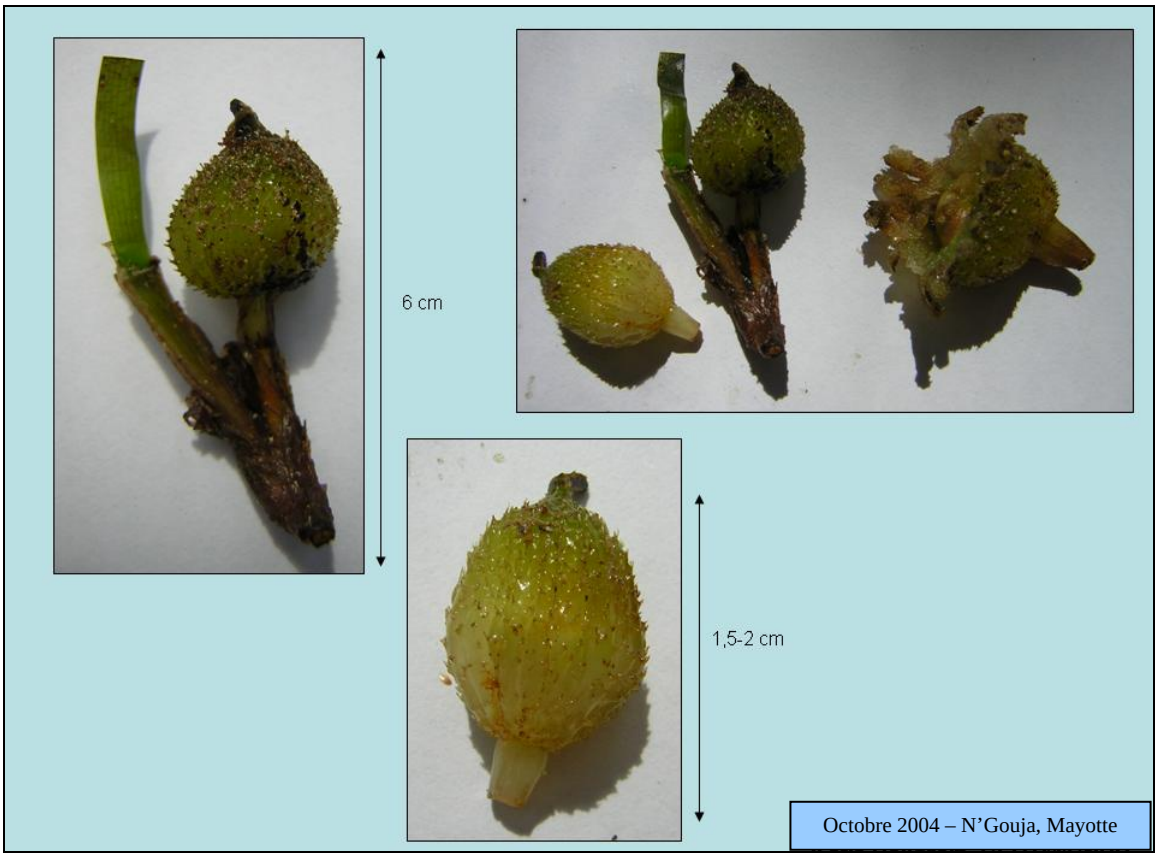
Long strap-shaped leaves which can be wide or narrow depending on habitat. 5 longitudinal veins. Cross veins which form a mesh across the leaf blade. Rounded leaf tip. Leaf grows straight from the rhizome, no stem. Fibrous root system.

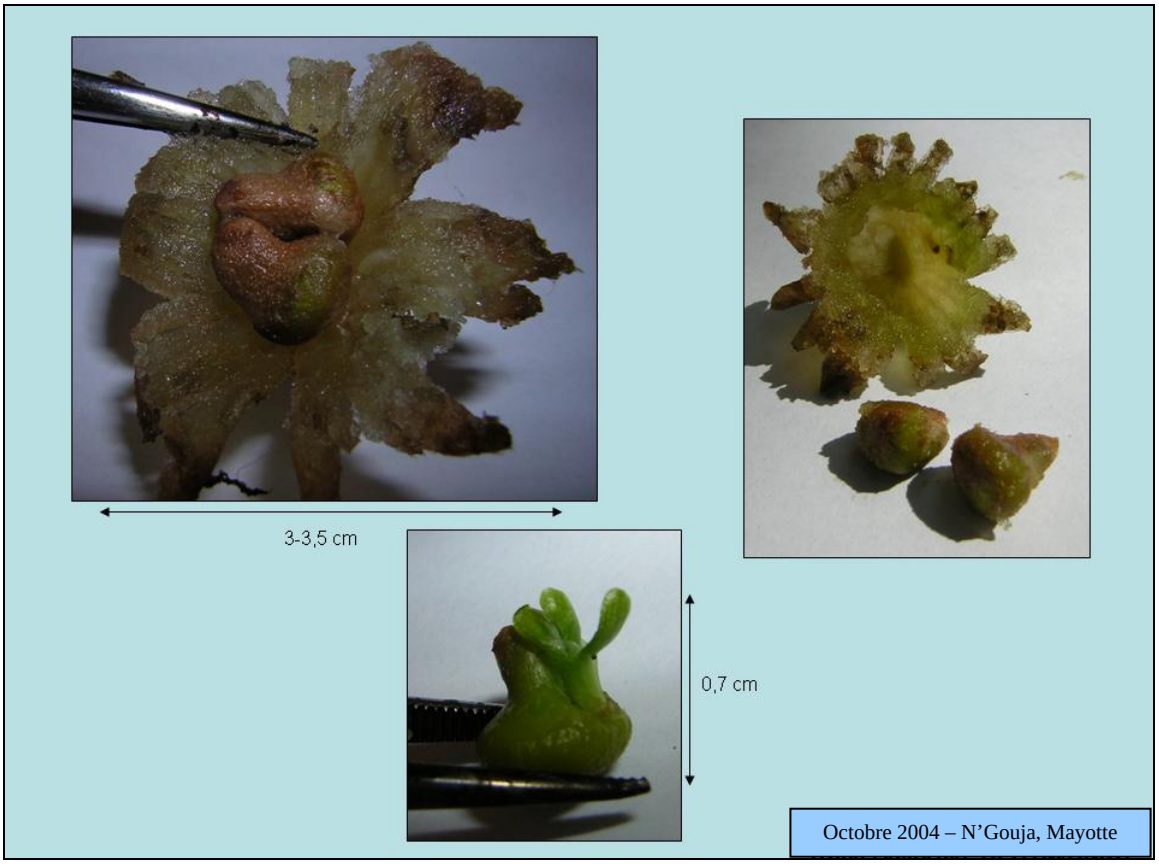



A, habit of plant ; B, leaf tip.

⇔ 0,2 cm

# Fruits & seeds of *Thalassia*



# *Diagrammes phytoécologiques*

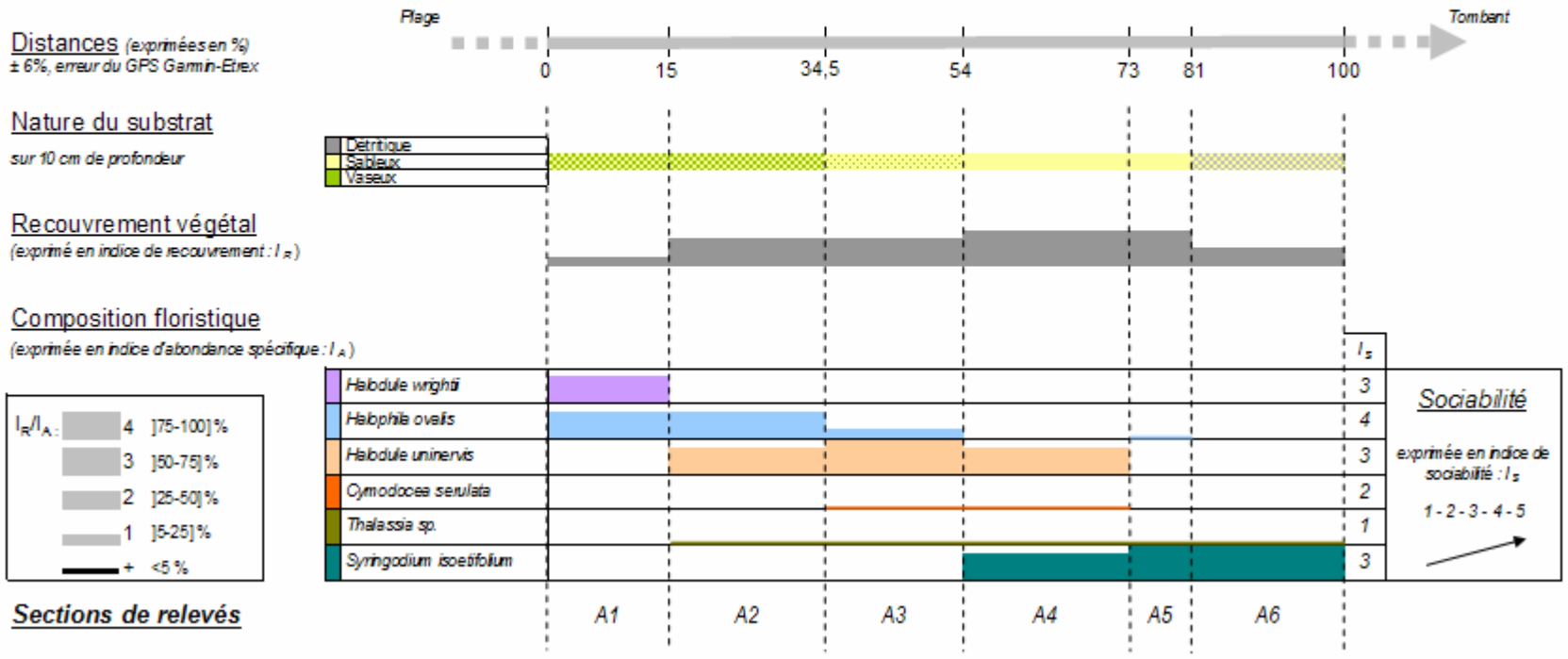
Annexes C

Ile de Mayotte, site **N'GOUJA** Date : **Juin 2005 / Hiver**

## *Diagramme phyto-écologique - Transect A*

*Station : Herbier marin, type "prairie"*

*Surface du transect : 130 x 4 m*



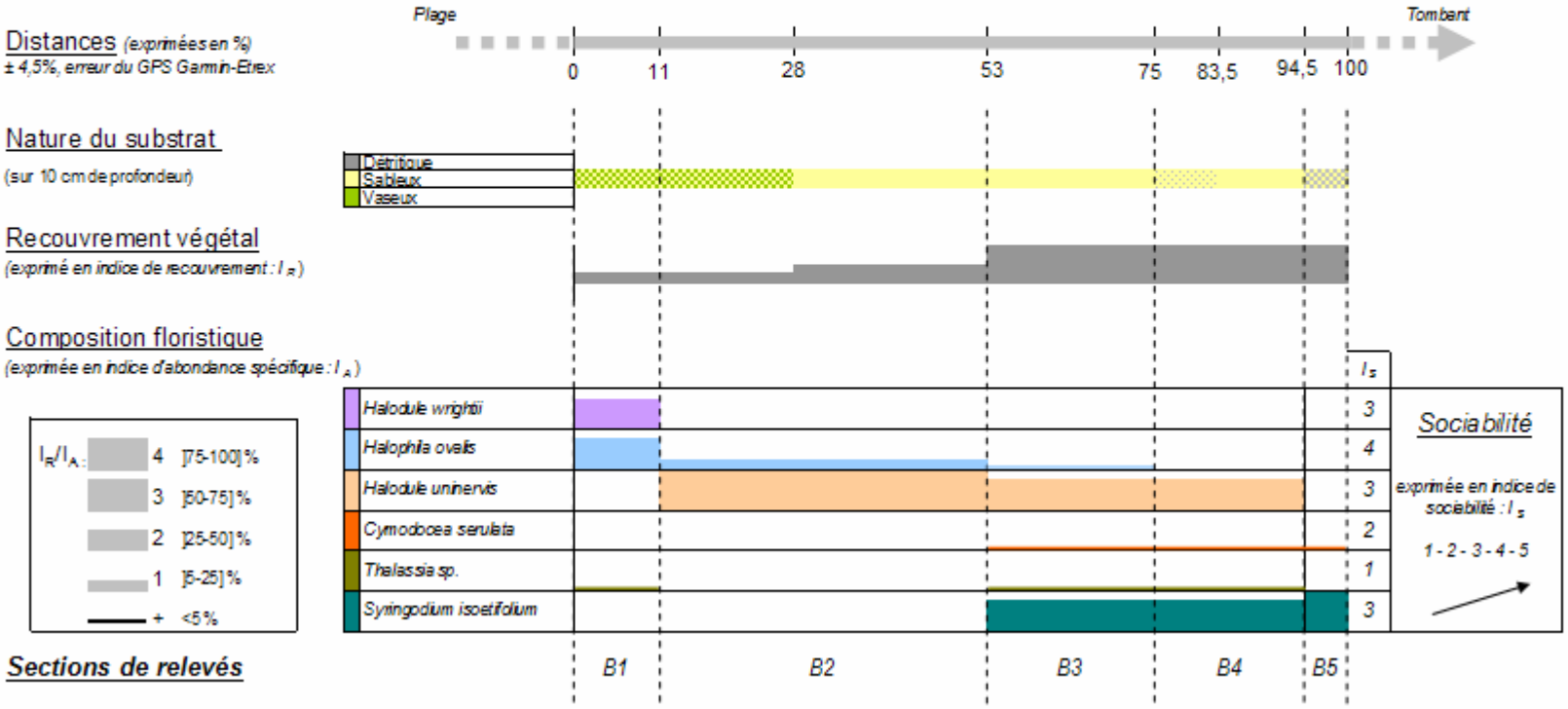

*Transect A : 6 sections de relevés, 6 espèces de phanérogames recensées*

Ile de Mayotte, site **N'GOUJA** Date : **Juin 2005 / Hiver**

## *Diagramme phyto-écologique - Transect B*

*Station : Herbier marin, type "prairie"*

*Surface du transect : 180 x 4 m*



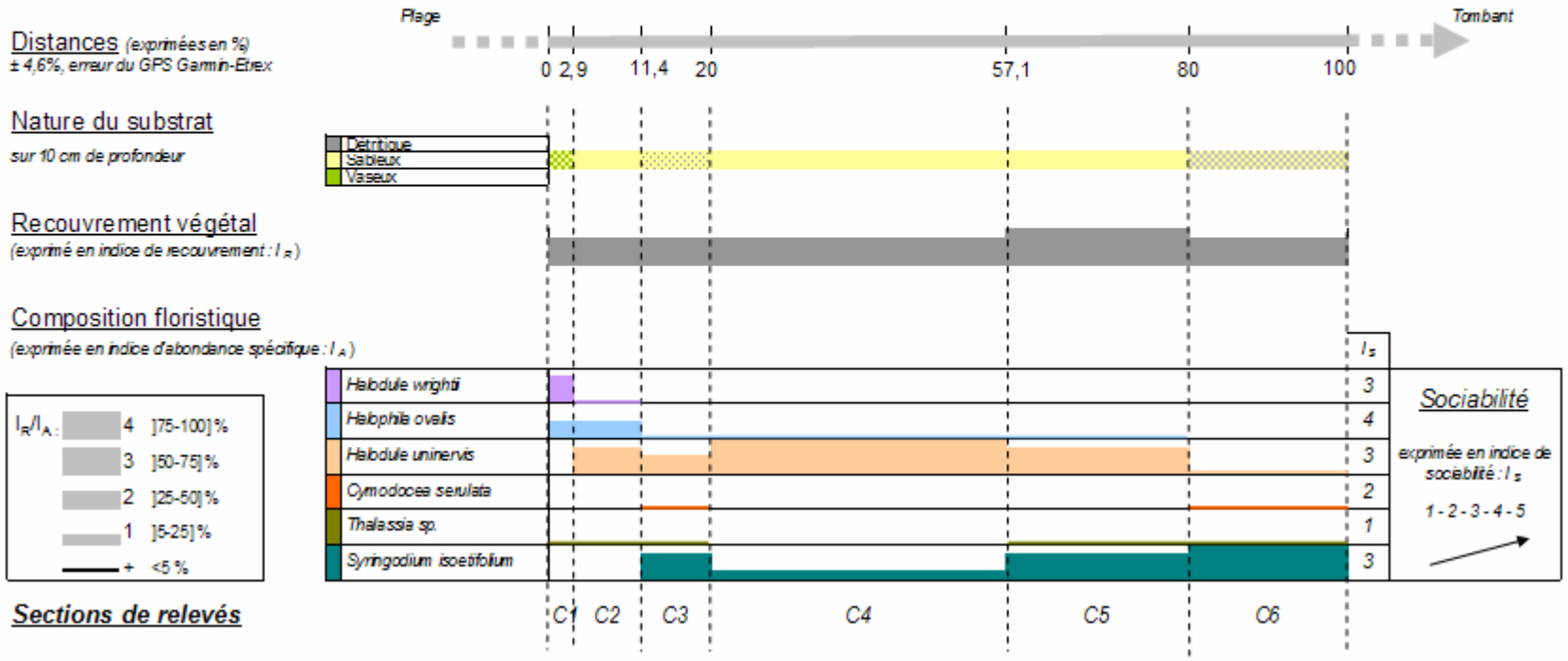

*Transect B : 5 sections de relevés, 6 espèces de phanérogames recensées*

Ile de Mayotte, site **N'GOUJA** Date : **Juin 2005 / Hiver**

## *Diagramme phyto-écologique - Transect C*

*Station : Herbier marin, type "prairie"*

*Surface du transect : 175 x 4 m*



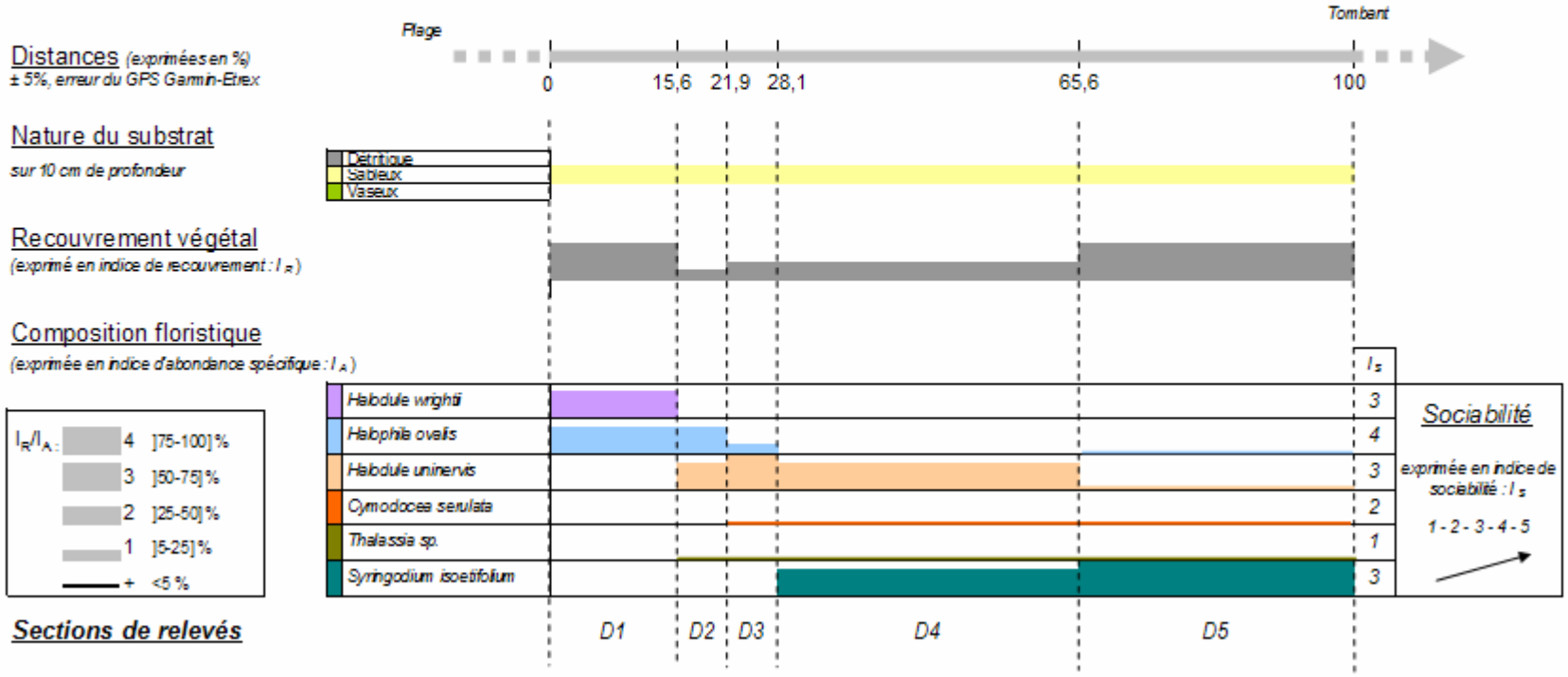

*Transect C : 6 sections de relevés, 6 espèces de phanérogames recensées*

Ile de Mayotte, site **N'GOUJA** Date : **Juin 2005 / Hiver**

## *Diagramme phyto-écologique - Transect D*

*Station : Herbier marin, type "prairie"*

*Surface du transect : 160 x 4 m*




*Transect D : 5 sections de relevés, 6 espèces de phanérogames recensées*

# Fréquentation des communautés de phanérogames par *C. mydas*

## - ANOVA, Résultats -

Categorical values encountered during processing are:
Communautés (4 levels)
F1, F2, F3, F4

---

Dependant Variable: **Nombre de tortues**
Multiple R: 0.767
Squared multiple R: 0.588

*Analysis of Variance*

| Source | Sum-of-Squares | df | Mean-Square | F-ratio | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Communautés | 977.896 | 3 | 325.965 | 20.966 | 0.000 |
| Error | 684.083 | 44 | 15.547 | | |

*Fisher's Least-Significant-Difference Test.*
Matrix of pairwise comparison probabilities:

| | F1 | F2 | F3 | F4 |
|---|---|---|---|---|
| F1 | 1.000 | | | |
| F2 | 0.003 | 1.000 | | |
| F3 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | |
| F4 | 0.028 | 0.412 | 0.000 | 1.000 |

---

Dep Var: **Nombre de males M**
Multiple R: 0.655
Squared multiple R: 0.430

*Analysis of Variance*

| Source | Sum-of-Squares | df | Mean-Square | F-ratio | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Communautés | 133.729 | 3 | 44.576 | 11.045 | 0.000 |
| Error | 177.583 | 44 | 4.036 | | |

*Fisher's Least-Significant-Difference Test.*
Matrix of pairwise comparison probabilities:

| | F1 | F2 | F3 | F4 |
|---|---|---|---|---|
| F1 | 1.000 | | | |
| F2 | 0.011 | 1.000 | | |
| F3 | 0.000 | 0.005 | 1.000 | |
| F4 | 0.111 | 0.315 | 0.000 | 1.000 |

---

Dep Var: **Nombre de femelles F**
Multiple R: 0.713 Squared multiple R: 0.509

Analysis of Variance

| Source | Sum-of-Squares | df | Mean-Square | F-ratio | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Communautés | 92.250 | 3 | 30.750 | 15.202 | 0.000 |
| Error | 89.000 | 44 | 2.023 | | |

*Fisher's Least-Significant-Difference Test.*
Matrix of pairwise comparison probabilities:

| | F1 | F2 | F3 | F4 |
|---|---|---|---|---|
| F1 | 1.000 | | | |
| F2 | 0.026 | 1.000 | | |
| F3 | 0.000 | 0.000 | 1.000 | |
| F4 | 0.026 | 1.000 | 0.000 | 1.000 |

---

Dep Var: **Nombre d'immatures I**
Multiple R: 0.602 Squared multiple R: 0.362

*Analysis of Variance*

| Source | Sum-of-Squares | df | Mean-Square | F-ratio | P |
|---|---|---|---|---|---|
| Communautés | 98.417 | 3 | 32.806 | 8.320 | 0.000 |
| Error | 173.500 | 44 | 3.943 | | |

*Fisher's Least-Significant-Difference Test.*
Matrix of pairwise comparison probabilities:

| | F1 | F2 | F3 | F4 |
|---|---|---|---|---|
| F1 | 1.000 | | | |
| F2 | 0.071 | 1.000 | | |
| F3 | 0.000 | 0.005 | 1.000 | |
| F4 | 0.188 | 0.610 | 0.001 | 1.000 |

# *Lexique

*Abondance spécifique*
L'expression en % de l'abondance-dominance d'une espèce par rapport aux autres espèces présentes ; elle est exprimée en *indice* $I_A$

*Communauté*
Système biologique regroupant l'ensemble des populations de différentes espèces vivant dans un espace écologique déterminé et caractérisé par une structure et une architecture végétale spécifique.

*Différentielle (espèce)*
Une espèce, qui, par sa présence (différentielle positive) ou son absence (différentielle négative), permet de différencier un ensemble de relevés d'un autre ensemble.

*Etage*
Espace vertical du domaine marin benthique où les conditions écologiques indépendantes du substrat, mais fonction de la situation par rapport au niveau de la mer, sont sensiblement constantes ou varient régulièrement entre deux niveaux critiques marquant les limites de l'étage. Chaque étage possède un peuplement caractéristique et ces limites sont révélées par le changement de son peuplement, au voisinage des niveaux critiques marquant les conditions limites des espèces intéressées. Ces étages bionomiques peuvent être divisés en sous étages et horizons.

*Phanérogames marines*
Elles forment l'unique groupe de plantes, parmi les angiospermes, capable se développer en milieu marin. Une soixantaine d'espèces se répartissent dans le monde (Den Hartog, 1970). Autotrophes, elles possèdent une reproduction sexuée (fleurs et graines) et asexuée (végétative). Le développement floral est rare (~ tous les 3-4 ans) et donc difficile à observer. La reproduction végétative par rhizome, permet alors de manière constante la colonisation rapide du milieu.

*Sociabilité (ou agrégation)*
Estimation globale du mode de répartition spatiale et du degré de dispersion des espèces dans l'aire-échantillon.

*Syntaxon élémentaire*
Ensemble de relevés homogène et possédant des espèces différentielles ; *« le syntaxon élémentaire se définit absolument par ses espèces constantes et relativement par ses espèces différentielles » (De Foucault, 1986)*

## SIGLES

CEDTM : Centre d'Etude et de Découverte des Tortues Marines (Réunion)
CELRL: Conservatoire de l'Espace Littoral et des Rivages Lacustres
CEPE : Centre d'Eco-Physiologie Energétique
CNRS : Centre National de la Recherche Scientifique
DAF : Direction de l'Agriculture et de la Forêt
IFREMER : Institut Français de Recherche pour l'Exploitation de la Mer
SE : Service Environnement
SF : Service Forêts
SPEM : Service des Pêches et de l'Environnement Marin
ZNIEFF : Zone Naturelle d'Intérêt Faunistique et Floristique

# *Bibliographie*


**Aragones, LV**., 1996. *Dugongs and green turtles : grazers in the tropical seagrass ecosystem.* PhD thesis, James Cook University, Townsville: 292pp

**Aragones, LV. & Marsh, H**., 1999. *Impact of dugong grazing and green turtle cropping on tropical Seagrass communities.* Pacific Conservation Biology 3

**Aragones, LV**., 2001. A Review of the Role of the Green Turtle in Tropical Seagrass Ecosystems. In: Sea Turtles of the Indo West Pacific : Research, Management and Conservation. Eds N. Pilche, G. Ismail, ASEAN, Academic Press Ltd, London: 69-85

**Bandeira S.O**., 2002. *Diversity and distribution of seagrasses around Inhaca Island, southern Mozambique.* South African Journal of Botany, Vol. 68, no. 2, p191-198(8).

**Ballorain, K.,** 2003. *Etude comportementale des tortues marines de N'Gouja (Mayotte)*. Mémoire, Université Rennes 1.

**Balzas, G. H**., 1980. *Synopsis of biological data on the green turtle, Chelonia mydas* in the Hawaiian Island,. NOAA Tech. Memo. NOAA-TM-NMFS-SWFC-7, Honolulu, Hawaii.

**Bjorndal, K.A**., 1980. *Nutrition and grazing behavior of the green turtle, Chelonia mydas.* Marine Biology, 56:147–154.

**Bjorndal, K.A**., 1985. *Nutritional Ecology of Sea Turtles*. Copeia, 3: 736-751.

**Bjorndal, K.A**., 1997. *Foraging Ecology and Nutrition of Sea Turtles* (chap. 8). In: The biology of sea turtles. Eds. P.L. Lutz, J.A. Musick, CRC Mar. Sci. Ser. Press, Florida, 199-232.

**Brand, S.J**., 1995. *Diet selection by juvenile green turtle, Chelonia mydas, in subtropical flathead gutter, Moreton Bay*. Honorus thesis, University of Queensland, Brisbane: 84pp

**Bulthuis, D.A**., 1983. *Effects of in situ light reduction on density and growth of the Seagrass Hteerozostera tasmanica in Western Port, Victoria, Australia.* Journal of Exp. Mar. Biol. & Ecol. 67, 91-103.

**Burell, D. C. & J. R. Schubel**, 1977. *Seagrass Ecosystem Oceanography*. In McRoy, C. P. & C. Helfferrich (eds), *Seagrass Ecosystems, A Scientific Perspectives*. Marcel Dekker, Inc., New York, U.S.A. Marine Science 4: 195- 232.

**Carlson, P. R. & *al***., 2002.*The influence of sediment sulphide on the structure of south florida Seagrass communities*. Greening, H.S. (ed.) p215-227.

**Cebrian, J., & Duarte, C.M**., 1994. *The dependance of herbivory on growth rate in natural plant communities.* Funct. Ecol. 8, 518-525.

**Cebrian, J., & Duarte, C.M.,** 1997. *Leaf growth response to simulated herbivory : a comparison among seagrass species*. Journal of Experim. Mar. Biol. And Ecol., 220: 67-81.

**Cebrian, J., & Duarte, C.M.,** 1998. *Patterns in leaf herbivory on seagrasses*. Aquatic Botany, 60: 67-82

**Ciccione, S., & al.** *Assistance à la DAF de Mayotte pour l'encadrement scientifique et la formation des agents sur les programmes d'étude et de conservation des tortues marines et de leurs habitats à Mayotte*. Rapports 2003 & 2004 – Cedtm/Ifremer (Réunion).

**Coyne, M. S.** 1994. Feeding ecology of subadult green sea turtles in South Texas waters. Thesis submitted to the Office of Graduate Studies of Texas A&M University.

**Crawley, M.J**., 1983. *Herbivory: the dynamics of animal-plant interactions*. University of California Press: 435pp

**Daby, D.**, 2003. *Some quantitative aspects of seagrass ecology in a coastal lagoon of Mauritius*. Marine Biology (2003) 142: 193–203 (DOI 10.1007/s00227-002-0924-4)

**Dahdouh-Guebas, F. & al.**, 1999. Remote sensing and zonation of seagrasses and algae along the Kenyan coast. Hydrobiologia 400: 63-73.

**Dajoz, R**., 2000, *Précis d'écologie* (7ième édition), Dunod

**Duarte, C., & *al*.,** 1998. *Root production and belowground Seagrass biomass.* Mar. Ecol. Prog. Ser., Vol.171: 97-108.

**Hartog, C. den**. 1964. *An approach to the taxonomy of the sea-grass genus Halodule Endl. (Potamogetonaceae).* Blumea 12: 289-312 ;

**Den Hartog, C.**, 1970. *The Sea Grasses of the World: origin, evolution and geographical distribution of the seagrasses.* North-Holland Publ. Co., Amsterdam.

**Den Hartog, C.**, 1977. *Structure, function and classification in seagrass communities.* In McRoy, C. P. & C. Helfferish (eds), Marine Science Volume 4: *Seagrass Ecosystems, A Scientific Perspectives*. Marcel Dekker, Inc., New York, U.S.A. Marine Science 4: 89-122.

**Elger, A., & *al*.,** 2002**.** *Plant palatability and disturbance level in aquatic habitats : an experimental approach using the snail Lymnea stagnalis (L.).* Freshwater Biology 47, 931-940.

**Fenchel, T.,** 1977. *Aspects of the decomposition of seagrasses*. In McRoy, C. P. & C. Helfferich (eds), Seagrass Ecosystems, A Scientific Perspective. Marcel Dekker, Inc., New York, U.S.A. Marine Science 4: 123–145.

**Field, C. R**.,1976. *Palatability factors and nutrient values of the food of buffaloes (Syncerus caffer) in Uganda.* E. Afr. Wildl. J. 14, 181-201.

**Frontier, S. & Pichod-Viale, D**., 1991, *Ecosystèmes : Structure – Fonctionnement – Evolution*, Masson.

**Fry, B. & al.**, 1983. *$^{13}C/^{12}$ Ratios in Marine Food Webs of the Torres Strait, Queensland*. Aust. J. mar. Freshw. Res. 34:707-715.

**Gallegos, M. E. & *al*.**. 1994. *Growth patterns and demography of pioneer Caribbean seagrasses Halodule wrightii and Syringodium filiforme. Marine Ecology Progress Series* 109:99–104.

**Garnett, S. T. & al.**, 1985. *The diet of the green turtle, Chelonia mydas (L.), in Torres Strait.* Aust. Wild. Res., 12,103.

**Ginsberg, R. N. & H. A. Lowenstam**, 1958; The *influence of marine bottom communities on the deposition environment of sediments*. Journal of Geology 66: 310-318.

**Gillet, F.**, 2000. *La phytosociologie synusiale intégrée : guide méthodologique, Document 1*. Laboratoire d'Ecologie Végétale, Université de Neuchâtel – Institut de Botanique.

**Gullström, M., & *al*.**, 2002. *Seagrass Ecosystem in the Western Indian Ocean*. Ambio, Vol.31-N°7-8.

**Hemmiga, M.A. & al.**, 1994. *Carbon outwelling from a mangrove forest with adjacent seagrass beds and coral reefs (Gazi Bay, Kenya).* Mar. Ecol. Prog. Ser. 106: 291-301.

**Henry, C.**, 2001, *Biologie des populations animales et végétales*, Dunod.

**Hillman, K. & McComb, A.J.,** 1988. *The primary production of the Seagrass Halophila ovalis in the Swan/Canning estuary, Western Australia*. II. Seasonal changes in productivity and morphology. In: Biology of seagrasses (Larkum, A., McComb, A., & Shepherd, eds): 635-685.

**Irlandi, E. A.**, 1997. *Seagrass patch size and survivorship of an in faunal bivalve.* Oikos 78: 511-518.

**Klumpp, D.W., & *al*.,** 1993. *Feeding ecology and trophic role of sea urchins in a tropical seagrass community.* Aquat. Bot. 45, 205-229.

**Leber, K. M.**, 1985. *The influence of predatory decapods, refuge and microhabitat selection on seagrass communities.* Ecology 66: 1951-1964.

**Lee, K-S., & Dunton K.H.**, 1997. *Effects of in situ light reduction on the maintenance, growth and partitioning of carbon resources in Thalassia testudinum*. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology 210:53-73.

**Marguillier, S. & al.**, 1997. *Trophic relationships in an interlinked mangrove-seagrass ecosystem as traced by δ13C and δ15N.* Mar. Ecol. Prog. Ser. 151: 115-121.

**Mattson**, W.J. Jr., 1980. *Herbivory in relation to plant nitrogen content*. Annual review on Ecology and Systematics, 11: 119-161.

**McMillan, C. & F. N. Moseley**, 1967. *Salinity tolerances of five marine spermatophytes of Redfish Bay, Texas. Ecology* 48: 503–506.

**McNaughton, S. J**., 1976. *Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing*. Science, NY. 191, 92-94.

**Mortimer, JA**., 1981. *The Feeding Ecology of the West Caribbean Green Turtle (Chelonia mydas) in Nicaragua***.** Biotropica v13 p 49.

**Mortimer, JA**., 1982. *Feeding Ecology of Sea Turtle.* p103-109, in : Biology Conservation of sea turtles (K. A. Bjorndal (ed.). Smithsonian Institution Press, Washington, D.C.

**Moss, R.**, 1977. *The digestion of heather by red grouse during the spring.* Condor 79, 471-477.

**Moss, R., & Miller, G. R.**, 1976. *Production, dietback and grazing of heather (Calluna vulgaris) in relation to members of red grouse (Lgopus l. scoticus) and mountain hares (Lepus timidus) in North-east Scotland*. J. appl. Ecol. 13, 369-337.

**Ouaskioud, D.** 1999. *Contribution à l'étude de la dynamique de la végétation steppique après une mise en défens de longue durée : cas de la station d'amélioration pastrale Anhbad Boumalne Dades (Ouarzazate).* Mémoire de 3ième cycle, Institut Agronomique et Vétérinaire Hassan II, Royaume du Maroc.

**Phillips, R.C.**,1960. *Observations on the ecology and distribution of the Florida seagrasses*. Prof. Pap. Ser., No. 2. Fla. St. Bd. Conserv. Mar. Lab., St. Petersburg. 72 p.

**Phillips, R. C. and Meñez, E.,** 1988. *Seagrasses*, Smithsonian Contributions to the Marine Sciences, No. 34.

**Perkins-Visser, E. & al.**, 1996. *Nursery role of seagrass beds: enhancedgrowth of juvenile blue crabs (Calinectes sapidus Rathbun).* J. exp. Mar. Biol. Ecol. 198: 155-173;

**Pinto, L. & N. N. Punchihewa**, 1996. *Utilisation of mangroves and seagrasses by fishes in the Negombo Estuary, Sri Lanka.* Mar. Biol. 126: 333-345.

**Pirc, H.,** 1985. *Growth dynamics in Posidonia oceanica (L.) Delile. I. Seasonal changes of soluble carbohydrates,starch, free amino acids, nitrogen and organic anions in different parts of the plant*. P.S.Z.N.I. Mar. Ecol. 6, 141–165.

**Pollard, P. C.**, 1998. *Measuring photosynthetic characteristics of the seagrass Syringodium isoetifolium: implications for in situ productivity estimates.* New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research.

**Read, MA**., 1991. *Observation on the feeding ecology of immature green turtle, Chelonia mydas, in the Moreton Banks region of Moreton Bay, south-east Queensland*. Honorous thesis, University of Queensland, Brisbane: 68p.

**Roos, D., & *al*.,** 2005**.** *Aerial and snorkelling census technique green tirtle abundance on foraging areas: A pilot study in Mayotte Island (Indian Ocean).* Aquat. Living Resour. 18, 193-198.

**Rose, C. D.,** 1997. *A review of the mechanisms structuring Seagrass communities.* Florida International University, Depart. Of Biology, Univ. Park, Miami, Florida.

**Ross, J. P.,** 1985. *Biology of the green turtle, Chelonia mydas, on an Arabian feeding ground*. J. Herpetol., 19, 459.

**Sazima, I. & Sazima, M.,** 1983. *Aspectos de comportemento alimentar e dieta da tartaruga marinha, Chelonia mydas, no litoral norte paulista*. Bolm Inst. Oceanogr. Sao Paulo, 32, 199.

**Simpson, D. & al**, 1989. *Flora of Tropical East Africa: Hydrocharitaceae*.

**Slim, F. J. & al.**, 1996. *Tidal exchange of macrolitter between a mangrove forest and adjacent seagrass beds (Gazi Bay, Kenya).* Neth. J. Aquat. Ecol. 30(2-3): 119-128.

**Smith, W. G. & Hayasaka, S. S.**, 1982. *Nitrogenase activity associated with Halodule wrightii roots*. Applied and Environmental Microbiology, Vol. 43 N°6 p1244-1248.

**Taquet, C.,** 2005. *Foraging rhythms of the green sea turtle (Chelonia mydas) on seagrass beds in N'Gouja Bay, Mayotte (Indian Ocean), determined by acoustic transmitters and listening station. Sous presse.*

**Terrados, J., & *al*.,** 1998**.** *Changes in community structure and biomass of Seagrass communities along gradients of siltation in SE Asia.* Estuarine, Coastal and Shef Science 46, 757-768.

**Thayer, G. W. & al.**, 1984. *Role of larger herbivores in Seagrass communities*. Estuaries 7, 351-376.

**Walker, D.I**., 1989. *Regional studies - seagrass in Shark Bay, the foundations of an ecosystem*. In: "Biology of Seagrasses. A treatise on the biology of seagrasses with

special reference to the Australian region." (Eds. A.W.D. Larkum, A.J. McComb, S.A. Shepherd) (Aquatic Plant Studies 2) (Elsevier, Amsterdam). p.182-210

**Williams, S. L.**, 1988. *Thalassia testudinum productivity and grazing by green turtle in a highly disturbed Seagrass bed.* Mar. Biol., Vol. 98-N°3: 447-455.

**Zieman, J. C., & *al.*,** 1984. *Role of seagrasses and mangroves in estuarine food webs: temporal and spatial changes in stable isotope composition and amino acid content during decomposition.* Bull. Mar. Sci. 35: 380-392.

www.floridaoceanographic.org, *Florida Oceanographic Coastal Center*. 2003 Florida Oceanographic Society ;

www.eFloras.org. *Flora of North America*. FNA Vol. 22.