

L'Institut Agro Rennes-Angers

☐ Site d'Angers ☒ Site de Rennes

Année universitaire : 2024-2025

Spécialité :

Ingénieur Agronome

Spécialisation (et option éventuelle) :

Sciences Halieutiques et Aquacoles,
préparée à L'Institut Agro Rennes-Angers
(ECOLH)

Mémoire de fin d'études

☐ d'ingénieur de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)

☐ de master de l'Institut Agro Rennes-Angers (Institut national d'enseignement supérieur pour l'agriculture, l'alimentation et l'environnement)

☐ de l'Institut Agro Montpellier (étudiant arrivé en M2)

☒ de l'Institut Agro Dijon

Vers des bioindicateurs lagunaires de Mayotte : développement et évaluation de la robustesse d'approches basées sur les éponges marines.

Par : Louanne POUMARAT



Stylissa carteri



Morphotype 86

Soutenu à Rennes le 10/09/2025

Devant le jury composé de :

Président : Pablo BROSSET

Maître de stage : Emmanuel CORSE

Enseignant référent : Pablo BROSSET

Autres membres du jury

*Olivier LE PAPE, Enseignant-chercheur à
l'Institut Agro Rennes – Angers*

*Alexandre ROBERT, Ingénieur de recherche à
l'IFREMER*

Les analyses et les conclusions de ce travail d'étudiant n'engagent que la responsabilité de son auteur et non celle de l'Institut Agro Rennes-Angers

Ce document est soumis aux conditions d'utilisation «Paternité-Pas d'Utilisation Commerciale-Pas de Modification 4.0 France» disponible en ligne <http://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/deed.fr>



Fiche de confidentialité et de diffusion du mémoire

Confidentialité

☒ Non ☐ Oui

Si oui : ☐ 1 an ☐ 5 ans ☐ 10 ans

Pendant toute la durée de confidentialité, aucune diffusion du mémoire n'est possible ⁽¹⁾.

Date et signature du maître de stage ⁽²⁾ : 03/09/2025

A la fin de la période de confidentialité, sa diffusion est soumise aux règles ci-dessous (droits d'auteur et autorisation de diffusion par l'enseignant à renseigner).

Droits d'auteur

L'auteur ⁽³⁾ Nom Prénom POUMARAT Lianne

Autorise la diffusion de son travail (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

☒ Oui ☐ Non

Si oui, il autorise

☐ la diffusion papier du mémoire uniquement⁽⁴⁾

☐ la diffusion papier du mémoire et la diffusion électronique du résumé

☒ la diffusion papier et électronique du mémoire (joindre dans ce cas la fiche de conformité du mémoire numérique et le contrat de diffusion)

(Facultatif) ☐ accepte de placer son mémoire sous licence Creative commons CC-BY-NC-Nd (voir Guide du mémoire Chap 1.4 page 6)

Date et signature de l'auteur : Poumarat

Autorisation de diffusion par le responsable de spécialisation ou son représentant

L'enseignant juge le mémoire de qualité suffisante pour être diffusé (immédiatement ou à la fin de la période de confidentialité)

☒ Oui ☐ Non

Si non, seul le titre du mémoire apparaîtra dans les bases de données.

Date et signature de l'enseignant : BROSSET

Utilisation de l'Intelligence Artificielle (IA) pour la rédaction du mémoire

L'intelligence artificielle a été utilisée pour améliorer le texte ☒ Oui ☐ Non

Si oui, préciser pour quelle partie de texte et à quelles fins ? corriger les fautes d'orthographe + erreurs R

Toute absence de déclaration précise sera considérée comme un manquement aux règles de l'éthique scientifique.

Date et Signature de l'auteur : Poumarat

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Emmanuel Corse, Kurt Villsen et Charles Le Bozec pour leur encadrement tout au long de ce stage. Ils ont su être constamment disponibles pour répondre à mes nombreuses questions, et leurs explications ainsi que leurs conseils ont été déterminants dans ma progression. Je tiens aussi à les remercier pour leur disponibilité et leur implication, tant lors des réunions que dans les relectures attentives de ce rapport. Enfin, je souhaite exprimer toute ma gratitude pour leur bienveillance, qui a largement contribué à rendre ce stage particulièrement agréable. Je remercie Emmanuel et Charles de m'avoir permis de participer à la campagne terrain en mer, d'abord comme plongeuse puis comme surveillante de surface, une expérience particulièrement marquante.

J'aimerais aussi remercier toute l'équipe de l'Université de Mayotte pour le temps qu'ils m'ont consacré, pour leurs précieux conseils et pour l'aide qu'ils m'ont apportée tout au long de ce travail. Merci également pour tous les bons moments partagés au quotidien.

Je voudrais aussi adresser un grand merci à mes collègues stagiaires : Alice, Claire, Lou, Coline et Roukaya, avec qui j'ai partagé toute la durée de ce stage. Merci à elles pour leur aide, leur bonne humeur, les nombreux fous rires et tous ces instants qui ont rendu ce stage encore plus agréable.

Enfin, je souhaite remercier Olivier Le Pape, Pablo Brosset et Alexandre Robert, mon jury de stage. J'espère qu'ils prendront plaisir à lire ce rapport.

Table des matières

Introduction.....	1
1- Les récifs coralliens : importance et pressions globales	1
2- La bioindication : suivi et quantification des pressions locales.....	1
3- Les éponges : organismes clefs de la bioindication	2
4- L'île de Mayotte : un cas particulier de récif corallien avec des pressions locales fortes.....	3
5- Le projet Epodic.....	4
6- Problématique et objectifs du présent projet.....	5
I. Matériels et méthodes	6
I.1. Elimination des morphotypes peu occurrents	6
I.2. Approche par conditions de référence.....	7
I.2.1. Principe et objectif	7
I.2.2. Critères de référence et sélection des stations de référence	8
I.2.3. Etapes et métriques calculées.....	8
I.3. Indicateurs biologiques	9
I.3.1. Association des morphotypes occurrents aux variables environnementales.....	10
I.3.2. Calcul des indicateurs.....	11
a) Standardisation des abondances des morphotypes	11
b) Pondération des morphotypes selon leurs traits fonctionnels.....	12
c) Formule des indicateurs	13
d) Standardisation des indicateurs.....	13
I.3.3. Validation des indicateurs : fiabilité et robustesse	13
a) Validation 1 : fiabilité univariée aux données réelles	13
b) Validation 2 : fiabilité multivariée, l'analyse archétypale	14
c) Validation 3 : robustesse des indicateurs.....	14
I.3.4. Utilisation des données de la campagne 2025.....	14
II. Résultats	15
II.1. Sélection des morphotypes occurrents.....	15
II.2. Approche par conditions de référence	15
II.3. Indicateurs biologiques	17
II.3.1. Association des morphotypes occurrents avec les variables environnementales.....	17
II.3.3. Pondération des morphotypes : choix du coefficient de pondération	19
II.3.4. Formules des indicateurs	20

II.3.5. Résultats des indices pour la campagne 2021-2022	21
II.3.6. Evaluation de la robustesse des indicateurs	22
II.3.7. Evaluation de la fiabilité des indicateurs.....	23
III. Discussion	28
III.1. Approche par conditions de référence	28
III.1.1. Structure de l'approche.....	28
III.1.2. Evaluation de la robustesse et de la fiabilité.....	28
III.1.3. Pour et contre de l'approche par conditions de référence.....	30
III.2. Approche par des indicateurs biologiques ciblés	30
III.2.1. Structure des indicateurs	30
III.2.2. Evaluation de la robustesse des indicateurs	32
III.2.3. Evaluation de la fiabilité des indicateurs.....	33
III.2.4. Pour et contre des indicateurs biologiques ciblés.....	34
Conclusion	35
Bibliographie.....	36
Annexes	40

Table des figures :

<u>Figure 1</u> : Eponges du récif frangeant de Mayotte.....	2
<u>Figure 2</u> : Plan d'échantillonnage du projet Epodic.....	4
<u>Figure 3</u> : Richesse et abondance des morphotypes d'éponges observées dans le lagon.....	5
<u>Figure 4</u> : Procédure de sélection des morphotypes occurrents à partir du seuil d'occurrence minimal.....	7
<u>Figure 5</u> : Discrétisation par quartiles pour standardiser les abondances des morphotypes.....	12
<u>Figure 6</u> : Filtration des morphotypes peu communs.....	15
<u>Figure 7</u> : Carte des stations de référence.....	16
<u>Figure 8</u> : Métriques d'inclusion des stations testées dans l'enveloppe de référence pour chaque secteur.....	17
<u>Figure 9</u> : Association des morphotypes occurrents aux variables environnementales.....	18
<u>Figure 10</u> : Evaluation de différentes incrémentations de pondérations sur la performance des indicateurs.....	20
<u>Figure 11</u> : Résultats des indicateurs calculés par station pour la campagne 2021 – 2022.....	22
<u>Figure 12</u> : Impact du retrait d'un morphotype sur le calcul des indicateurs.....	23
<u>Figure 13</u> : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs aux données réelles des variables environnementales de la campagne 2021 - 2022.....	24
<u>Figure 14</u> : Validation 2 de la fiabilité multivariée des indicateurs.....	25

Figure 15 : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs de la campagne 2025 aux données réelles des variables environnementales sur une courte période temporelle (2023-2024)..... 26

Figure 16 : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs de la campagne 2025 aux données réelles des variables environnementales sur une période de moyen terme (2019-2024)..... 28

Figure 17 : Validation de l'approche par conditions de référence pour chaque secteur..... 29

Table des formules :

Formule 1 : Formule des indicateurs calculés à partir des abondances standardisées des morphotypes occurrents..... 13

Table des tableaux :

Tableau 1 : Bilan des morphotypes infirmatifs pour chaque facteur environnemental ciblé..... 19

Table des annexes :

Annexe 1 : Plan d'échantillonnage du projet Epodic..... 42

Annexe 2 : Profils écologiques des morphotypes occurrents et justification du biais lié à la taille de la niche écologique..... 44

Annexe 3 : Traits fonctionnels pondérés et morphotypes associés par indicateur..... 46

Annexe 4 : Tableau des 21 morphotypes occurrents..... 47

Annexe 5 : Variations des abondances des morphotypes occurrents en fonction des valeurs réelles des variables environnementales..... 51

Annexe 6 : Apport de fiabilité par la pondération de certains morphotypes occurrents dans le calcul des indicateurs de *turbidité*, *d'envasement* et *d'ammonium*..... 58

Annexe 7 : ACP utilisées pour la construction des analyses archétypales..... 59

Annexe 8 : Validation croisée des stations de référence par la méthode leave-one-out..... 60

Liste des abréviations :

ACP : Analyse en Composantes Principales

DCE : Directive Cadre sur l'Eau

HMA : High Microbiote Abundance

LMA : Low Microbiote Abundance

NMDS : Non-metric MultiDimensional Scaling

ORC : Observatoire des récifs coralliens

Introduction

1- Les récifs coralliens : importance et pressions globales

Les récifs coralliens couvrent à peine 0,3 % de la surface des océans, mais abritent près de 25 % des espèces connues. Véritables foyers de biodiversité, ils assurent des services écosystémiques essentiels, en particulier comme source de protéines pour plusieurs millions de personnes (Sheppard et al. 2017). Les espèces halieutiques récifales représentent à elles seules un quart des captures des pays en développement. Ils constituent aussi un atout économique majeur : 94 pays bénéficient du tourisme récifal, dont 23 où il pèse au moins 15 % du PIB. Enfin, ils jouent un rôle de barrière naturelle, protégeant environ 150 000 km de côtes de l'érosion et des tempêtes (Burke et al. 2012). Cependant, malgré leur importance, les récifs coralliens sont parmi les écosystèmes les plus vulnérables aux pressions environnementales (Hughes et al. 2003). Les principales menaces liées au changement climatique incluent la modification de la composition chimique de l'eau et l'augmentation de sa température. Le blanchissement des coraux, induit par des vagues de chaleur prolongées, entraîne leur affaiblissement, voire leur mortalité à large échelle. L'acidification des océans, quant à elle, réduit le pH de l'eau et freine la croissance corallienne en affaiblissant leur squelette calcaire (Burke et al. 2012). À ces stress climatiques globaux s'ajoutent des pressions anthropiques locales majeures : la surpêche et les techniques de pêche destructrices altèrent les équilibres écologiques, le tourisme intensif et l'urbanisation côtière dégradent les habitats, tandis que la sédimentation et les pollutions issues des bassins versants affectent gravement la santé des récifs (A. El-Naggar 2021).

2- La bioindication : suivi et quantification des pressions locales

Dans ce contexte, il apparaît essentiel d'assurer un suivi rigoureux de la qualité des eaux et de l'état biologique du lagon, tout en identifiant les liens existants entre ces paramètres et les forçages anthropiques. La bioindication constitue pour cela une approche pertinente puisqu'elle repose sur l'étude quantitative de bioindicateurs afin d'évaluer l'état de santé d'un écosystème ou de détecter des changements en son sein. Les bioindicateurs sont des organismes vivants qui réagissent aux variations environnementales. En effet, certains micro-organismes bioluminescents sont utilisés pour évaluer la présence de substances toxiques dans l'eau, tandis que l'apparition ou le déclin de certaines espèces peut indiquer des variations des conditions environnementales. Cette méthode, non invasive et peu coûteuse, offre l'avantage d'apporter des informations fonctionnelles et intégratives sur les effets biologiques réels des pressions, là où les méthodes analytiques traditionnelles peuvent être plus limitées (Parmar et al. 2016).

Une première étape dans le cadre de l'évaluation de l'état d'un écosystème par la bioindication peut être l'approche par conditions de référence. Le principe repose sur la quantification de la différence entre un site test et un groupe de sites de référence. Cette mesure traduit l'impact des pressions sur le site test. Les sites de référence reflètent les conditions naturelles ou peu perturbées d'un écosystème, caractérisées par un bon état écologique ou une bonne qualité environnementale. Cette méthode reconnaît donc qu'il existe une variabilité des conditions biotiques et abiotiques, même dans des contextes favorables, appelés « conditions de référence ». La comparaison des sites test aux référents est généralement réalisée à partir d'assemblages d'espèces bioindicatrices et permet de détecter et de quantifier les écarts entre les sites tests et ces conditions idéales (Bailey et al. 2004). Plusieurs approches par conditions de référence sont utilisées à travers le monde pour quantifier les

dégradations que subit un écosystème : AusRivAS, BEAST (Reynoldson et al. 1997), CABIN (Bailey et al. 2014)...

Afin de caractériser et de quantifier les pressions qui sont à l'origine de ces déviations, des indicateurs biologiques peuvent être construits. Il s'agit d'une mesure choisie pour évaluer l'état ou le fonctionnement d'un écosystème (Marques 2008, Angermeier & Karr 2019). Selon les données disponibles (présence/absence, abondance, biomasse...) ou les connaissances sur les espèces (sensibilité connue à un type de forçage, espèces bioaccumulatrices...), différents types d'indicateurs sont alors calculés (Marques 2008). Ils doivent répondre à plusieurs critères pour être véritablement utiles dans l'évaluation des écosystèmes : être mesurables, pertinents à la fois sur les plans écologique et sociétal, compréhensibles, économiques à mettre en œuvre, et adaptés aux échelles spatiales et temporelles (Karr 2008).

3- Les éponges : organismes clefs de la bioindication

Les éponges sont des organismes présents dans des écosystèmes variés tels que les récifs coralliens tropicaux (figure 1) (Carballo et al. 2019), les milieux profonds (Hogg et al. 2010), froids (Morganti et al. 2022) ou encore tempérés (Xavier & Van Soest 2012). Ce sont des organismes filtreurs qui abritent une grande variété de micro-organismes. Ces holobiontes réalisent des services écosystémiques essentiels au maintien de l'homéostasie du milieu. (Pita et al. 2018) font une synthèse de ces services mais l'un des plus documentés est la boucle éponge. Ces dernières sont capables d'assimiler la matière organique dissoute (DOM) produite par les coraux pour former des particules détritiques (POM) assimilées par les détritivores tels que des ophiures et des polychètes. Les éponges sont donc des organismes clefs des réseaux trophiques récifaux en tant que lien entre les coraux et les niveaux trophiques supérieurs (De Goeij et al. 2013, Maldonado et al. 2015, Maldonado 2016, Rix et al. 2018). De plus, les éponges sont des organismes sessiles qui sont donc dépendants du contexte environnemental local. Leurs variations spatiales sont principalement influencées par la qualité et la diversité du substrat (González-Murcia et al. 2023), la sédimentation (Bell et al. 2015) et la qualité de l'eau : eutrophisation (Holmes 2000), apport en matière organique pour alimenter la boucle éponge, polluants (Roberts et al. 1998)... Les éponges constituent donc des organismes qui peuvent être utilisés dans un but de bioindication.



Figure 1 : Éponges du récif frangeant de Mayotte. A gauche, une *Stylissa massa* photographiée lors d'une plongée sur le site Baobab (BAO). A droite, une *Haliclona fascigera* photographiée lors d'une plongée sur le site Acoua (ACO).

4- L'île de Mayotte : un cas particulier de récif corallien avec des pressions locales fortes

Mayotte, située entre Madagascar et le continent africain, au nord du canal du Mozambique, se compose de deux îles principales — Grande-Terre et Petite-Terre — ainsi que d'une trentaine d'îlots d'origine volcanique ou corallienne. Le lagon qui l'entoure est unique au monde par sa configuration, combinant trois unités récifales distinctes : un récif frangeant, une double barrière et un récif-barrière externe (Charroux 2023).

Le lagon mahorais n'échappe pas aux pressions auxquelles font face tous les récifs coralliens, comme évoqué précédemment. Concernant les pressions globales dues au réchauffement climatique, il a subi en avril 2024 un épisode majeur de blanchissement, entraînant une perte de 22 % de recouvrement corallien (Nicet et al. 2024). Ce phénomène s'est vu aggraver en décembre 2024 par les destructions mécaniques causées par le cyclone Chido. L'impact des deux événements est très élevé puisque la mortalité cumulée des récifs frangeants de Grande-Terre est estimée à 60 % (Nicet et al. 2025).

Au niveau local, d'une superficie de 374 km², Mayotte connaît une croissance démographique soutenue de 3,5 % par an, bien supérieure à la moyenne nationale métropolitaine (0,3 %) (Insee 2024b). En 2014, Mayotte comptait 223 713 habitants contre 320 282 en 2024 (Insee 2024a) soit une augmentation de près de 9 700 habitants par an. Cette croissance exponentielle s'accompagne d'un déficit d'infrastructures d'assainissement, entraînant des rejets polluants directs dans le lagon, qu'ils soient issus des eaux usées ou des ruissellements (Tabary et al. 2020). En effet, le recensement effectué en 2012 fait état de seulement 18 % des habitants raccordés à un dispositif d'assainissement ponctuel. Aussi, le parc d'assainissement n'est pas en capacité de traiter tous les rejets de l'île puisqu'il présente de multiples dysfonctionnements et des stations de traitement des eaux usées non conformes en équipement (Tabary et al. 2020).

L'urbanisation croissante imperméabilise les sols, tandis que le développement des monocultures favorise l'érosion, accentuée par les fortes précipitations de la saison des pluies. En effet, il existe un recul des espaces naturels forestiers au profit des monocultures de manioc et de banane, préférés au jardin mahorais traditionnel, qui augmente fortement le taux d'érosion des bassins versants. La mise à nu des parcelles lors de travaux importants est la source majeure du transport de sédiments fins vers le lagon (Desprats et al. 2023). Enfin, la pratique du lavage de linge dans les cours d'eau entraîne un apport significatif de produits chimiques et de phosphates (Créocéan 2024).

À Mayotte, plusieurs suivis ont été mis en place, ciblant divers compartiments biologiques tels que les coraux, les poissons et les algues (Créocéan 2024, Wickel et al. 2024), et des mesures physico-chimiques sont régulièrement effectuées dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE) (Abdallah & Saies 2015, Tabary et al. 2020). Toutefois, ces suivis se font à grande échelle, avec un découpage des 295 km de côtes mahoraises en huit masses d'eau côtières. Les résultats sont agrégés à l'échelle de la masse d'eau, ce qui ne permet pas une détection fine des impacts différenciés des pressions locales, notamment au niveau des villes ou des bassins versants. Aucun suivi n'a été dédié aux éponges, alors même que leur rôle écologique est reconnu. Le projet Epodic, dans lequel s'inscrit la présente étude, vise à pallier ces manquements en prospectant l'utilisation des assemblages d'éponges comme bioindicateurs pour suivre l'état de santé du lagon mahorais.

5- Le projet Epodic

Le projet EpoDic s'appuie sur une campagne de terrain réalisée en 2021-2022 qui a permis d'échantillonner 24 stations sur tout le pourtour de l'île dans la zone du récif corallien frangeant : sur le platier et à la base du tombant. Une deuxième campagne de terrain a été effectuée pendant mon stage en 2025. Une zonation de chaque station basée sur le substrat a été établie depuis la plage jusqu'au pied du tombant (figure 2) (Corse & Le Bozec 2022).

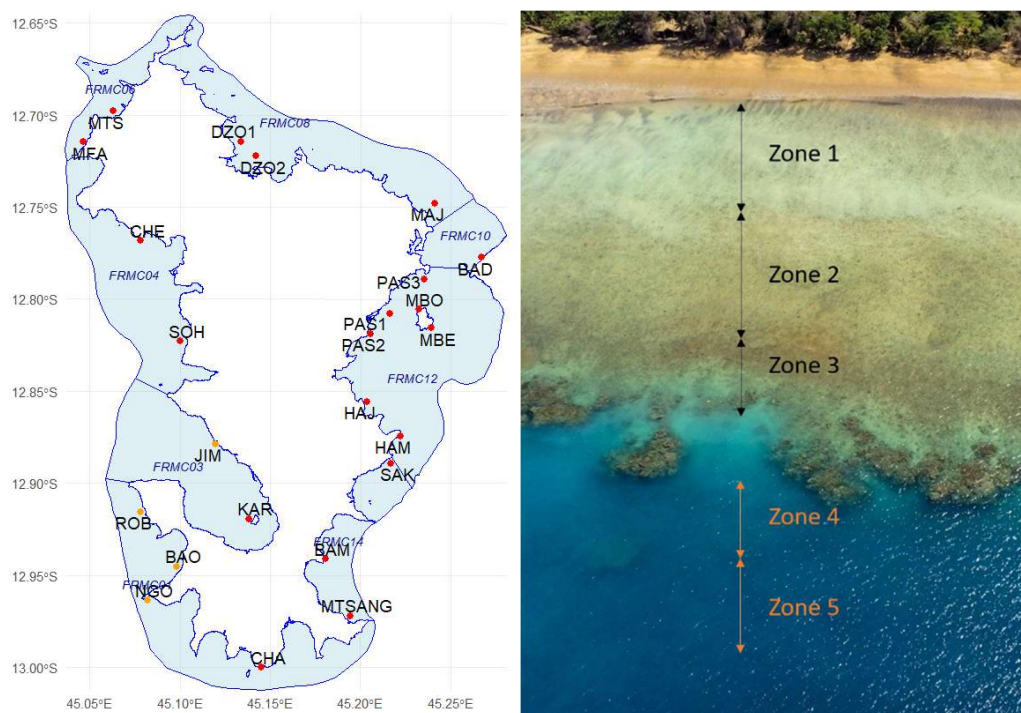


Figure 2 : Plan d'échantillonnage du projet Epodic. A gauche, carte de la répartition des stations échantillonnées en 2021-2022 et 2025 (rouge) et des stations seulement échantillonnées en 2022 (orange). A droite, zonation choisie sur la base du substrat pour toutes les campagnes du projet Epodic (Corse & Le Bozec 2022).

Le détail des travaux terrain effectués est disponible en Annexe 1. Sur chaque site deux échantillonnages ont été réalisés. Le premier est biologique et consiste à l'identification et au dénombrement des morphotypes d'éponges. Historiquement, un morphotype est utilisé afin de caractériser plusieurs formes d'individus d'une même espèce avec des critères morphologiques différents (Kettlewell 1955). La diversité des éponges étant encore très peu inventoriée à Mayotte et leur identification taxonomique nécessitant un haut niveau d'expertise (Guiollot et al. 2024), les projets ont choisi de travailler à l'échelle des morphotypes : des unités morphologiques moins précises que les espèces, mais qui conservent une valeur écologique. En effet, le devenir d'un morphotype est avant tout déterminé par le contexte environnemental, ce qui permet de maintenir l'information recherchée, à savoir le suivi de groupes dont les variations d'abondance reflètent les conditions du milieu. Parallèlement, un travail d'identification taxonomique est en cours et a permis d'assigner environ 30% des morphotypes, notamment les plus fréquents, au moins au niveau du genre. Les caractéristiques morphologiques (couleurs, forme, texture...), l'adéquation pour le substrat et la forme des spicules sont des critères utilisés pour distinguer les morphotypes. Ainsi, 94 morphotypes sont dénombrés à travers toutes les stations de l'île. Le deuxième échantillonnage est une caractérisation

des habitats par l'identification et la quantification du pourcentage de recouvrement des différents substrats : vase, corail, dalle, herbier...

Les deux premières phrases du projet ont permis de caractériser des variations spatiales à deux niveaux. Tout d'abord, on observe une hétérogénéité des assemblages d'éponges entre les stations, avec des différences d'abondance et de richesse selon les zones (à gauche sur la figure 3). Ces deux paramètres sont particulièrement élevés dans les zones 4 et 5, ce qui semble être expliqué par les différences de substrats et de profondeur entre les zones. Le second schéma de variation se manifeste entre les stations catégorisées en fonction du degré d'anthropisation des bassins versants voisins (au milieu et à droite sur la figure 3). Les stations les plus impactées par l'activité humaine (en rouge sur la figure 3) présentent des valeurs de richesse et d'abondance supérieures à celles des stations oligotrophes, moins soumises aux pressions anthropiques.

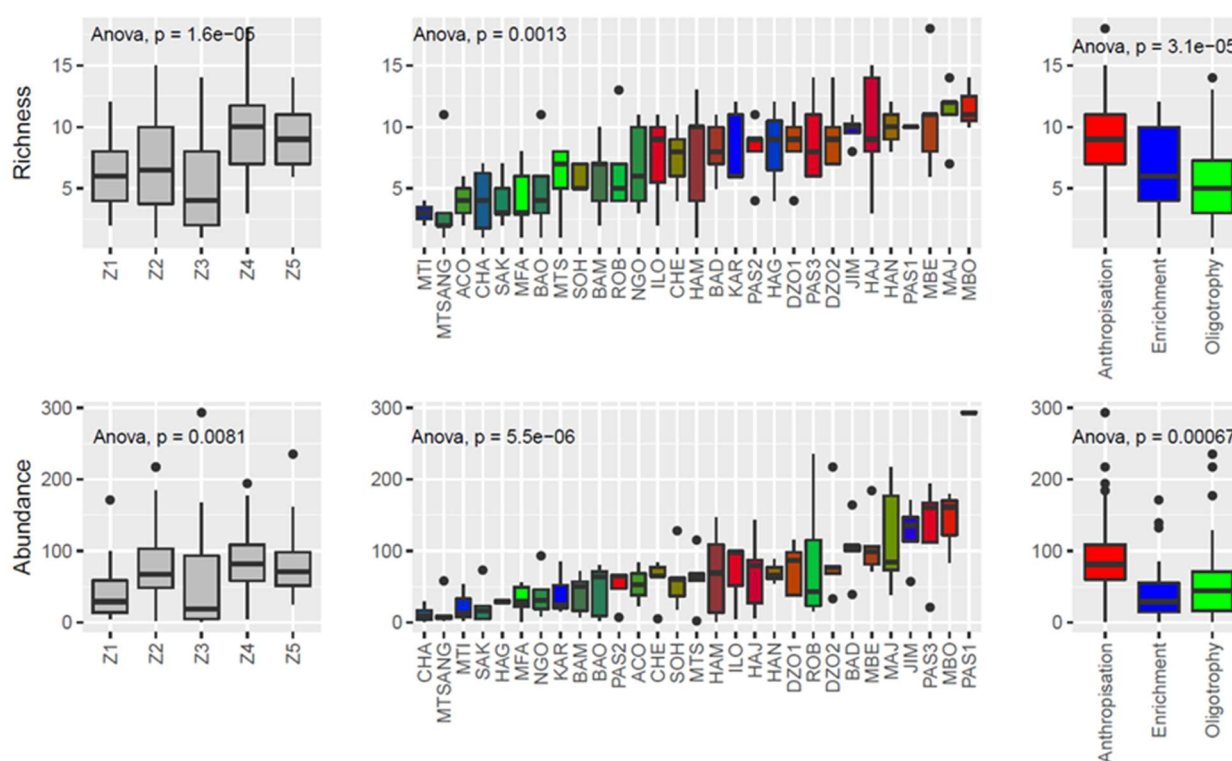


Figure 3 : Richesse et abondance des morphotypes d'éponges observées dans le lagon. Les différents graphiques représentent la richesse (en haut) et l'abondance (en bas) des éponges du lagon suivant plusieurs échelle : à travers les zones à gauche, les stations au milieu et suivant trois typologies à droite. Cette figure est adaptée du rapport Epodic II (Corse et al. 2024).

Ces résultats suggèrent que les variations d'assemblages d'éponges sont fortement liées aux niveaux d'anthropisation des bassins versants. Les projets Epodic ont donc illustré le potentiel que représente le modèle éponge pour le développement d'indicateurs biologiques reflétant le niveau de pressions anthropiques agissant sur le lagon mahorais.

6- Problématique et objectifs du présent projet

L'objectif général du projet Epodic est de développer la bioindication basée sur les assemblages d'éponges afin de suivre la qualité du milieu et les effets de l'activité humaine dans le lagon mahorais.

Ce rapport s'inscrit dans la continuité des phases précédentes et vise à explorer deux stratégies qui pourraient, à terme, être déployées par les gestionnaires de l'environnement dans le cadre de suivi environnementaux. La première repose sur l'approche par conditions de référence permettant d'identifier les stations peu ou pas impactées par les pressions anthropiques ainsi que celles fortement affectées. Cette approche, permettant d'établir un état du contexte environnemental global, doit être complétée par une approche visant à détailler les causes plus fines (c'est-à-dire proximales) à l'origine de la dégradation des stations. Pour cela, des indicateurs biologiques ciblés seront construits pour les variables suivantes : *envasement*, *couverture corallienne*, *turbidité*, *chlorophylle A*, *ammonium*, *phosphate* et *nitrite*. Ces indicateurs permettront de quantifier précisément quelles variables sont responsables de la dégradation de certaines stations.

Pour cela, le jeu de données de la campagne 2021-2022 sera utilisé afin de développer les deux stratégies et d'évaluer leur fiabilité et leur robustesse. Il comprend les données d'abondance des éponges et les données des variables environnementales. Le jeu de données de la campagne acquis pendant mon stage en 2025, structuré de manière identique, sera utilisé ponctuellement pour des comparaisons.

I. Matériels et méthodes

I.1. Elimination des morphotypes peu occurrents

L'élimination des morphotypes à faible occurrence dans le jeu de données est essentielle afin de diminuer les risques d'erreurs de type I. En effet, étant donné la puissance modérée du jeu de données (24 stations), il n'est pas possible de distinguer une véritable relation abondance–environnement pour les espèces rares (souvent présentes sous forme de singletons) d'un simple effet du hasard. Le jeu de données a donc été restreint aux morphotypes présentant un nombre d'occurrences suffisant pour établir des relations appuyées par de nombreuses observations. De plus, si la présence des éponges renseigne sur la qualité du milieu (*historical niche hypothesis*) l'inverse n'est pas toujours vrai (*historical distribution*) (Becerro et al. 2013). Le critère de l'occurrence a primé sur celui de l'abondance. La fiabilité de la relation morphotype–environnement dépend avant tout du nombre d'occurrences : chaque occurrence apporte une information supplémentaire car elle correspond à un contexte environnemental différent. À l'inverse, un morphotype observé dans une seule station, qu'il y soit abondant ou non, n'apporte pas assez d'information pour établir une relation robuste. L'élimination des espèces peu occurrentes s'est faite par l'établissement d'un seuil d'occurrence minimale. Le choix du seuil est crucial pour la construction des indicateurs puisqu'il garantit l'intégration d'un nombre assez important de morphotypes afin de pouvoir les calculer et conserver la majorité des informations du milieu. Pour quantifier la perte d'information et le nombre de morphotypes sélectionnés pour un seuil donné, des tests de Mantel successifs ont été effectués entre le jeu de données complet et le jeu de données tronqué pour des seuils d'occurrence allant de 0 à 30. Le test statistique de Mantel se base sur la corrélation entre deux matrices de distances : la matrice de distance avec tous les morphotypes et celle avec les morphotypes sélectionnés. Ainsi, une corrélation élevée entre les deux matrices signifiera que la structure relative des stations est similaire entre les deux jeux de données, au regard des assemblages des morphotypes (Gobet et al. 2010).

La procédure de sélection des morphotypes occurrents à partir du seuil minimal s'est faite à l'échelle des zones. En effet, pour chaque zone, les morphotypes dont l'occurrence est égale ou supérieure au

seuil minimal sont sélectionnés. Le jeu de données initial est ensuite tronqué afin de ne garder que les morphotypes occurrents (figure 4). Dans la suite du présent rapport, la construction de tous les indicateurs ainsi que toutes les analyses seront faites à partir de ce nouveau jeu de données. Ainsi, lorsque les morphotypes sont évoqués, on considère qu'il ne s'agit que de ceux sélectionnés par cette procédure.

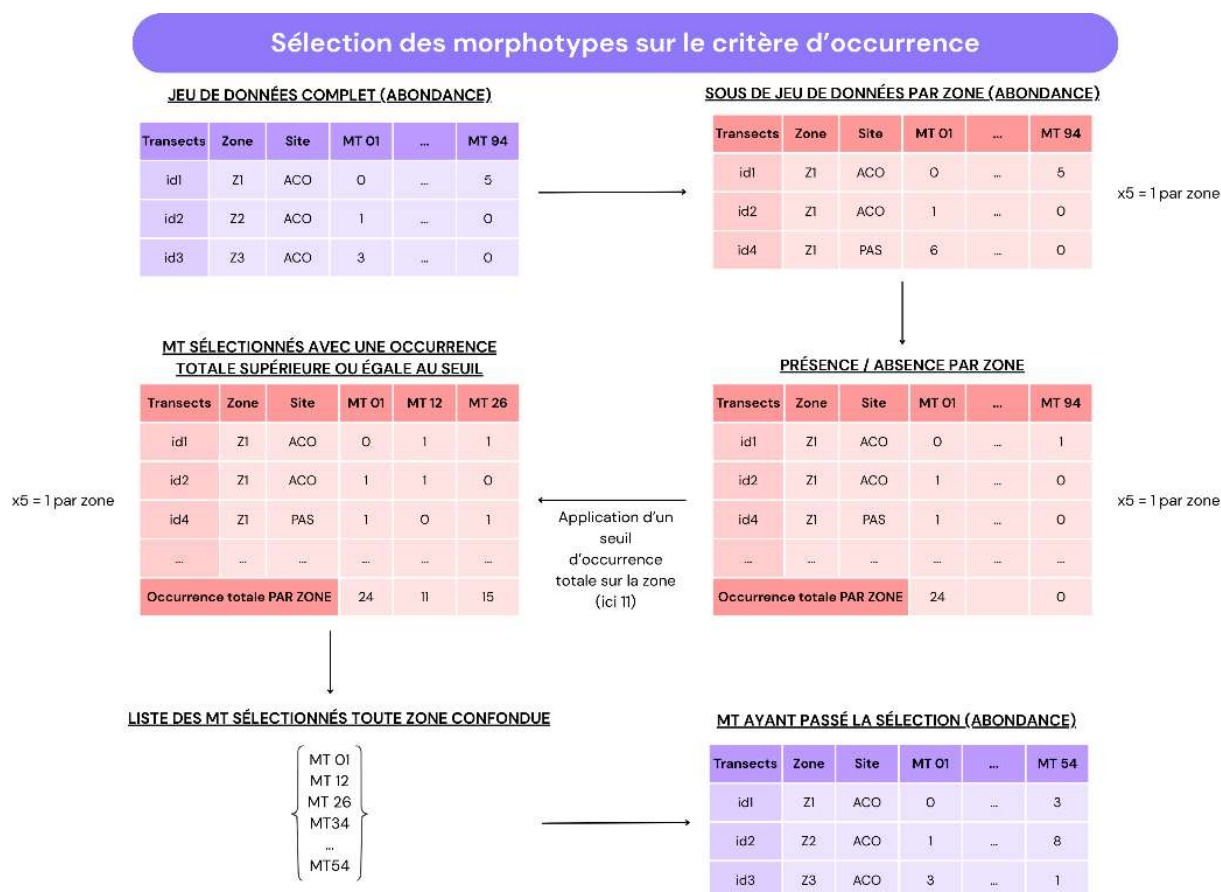


Figure 4 : Procédure de sélection des morphotypes occurrents à partir du seuil d'occurrence minimal.
En bleu le jeu de données avec l'abondance des morphotypes. En rouge, le jeu de données transformé en présence/absence des morphotypes. MT = morphotype.

I.2. Approche par conditions de référence

I.2.1. Principe et objectif

L'approche par conditions de référence permet de faire la différence entre des sites en bonnes et en mauvaises conditions à partir des assemblages d'espèces. Les conditions de référence sont représentées par un échantillon de sites dit de référence, qui ont des caractéristiques biotiques et/ou abiotiques qui peuvent être considérées de bonne qualité. Cet ensemble de sites doit refléter toutes les caractéristiques biologiques naturelles et/ou en bonnes conditions qui peuvent être trouvées dans la zone d'évaluation. L'approche par conditions de référence prend en compte plusieurs variables, il s'agit donc d'une méthode multivariée pour évaluer l'impact de forçages naturels et/ou anthropiques sur des sites test (Bailey et al. 2004). L'objectif de la mise en place d'une telle approche dans le contexte

de l'île de Mayotte est de déterminer quelles sont les stations et les zones géographiques qui sont les plus impactées par les forçages anthropiques.

I.2.2. Critères de référence et sélection des stations de référence

La première étape clef pour mettre en place cette approche est de définir ce qu'est un site de référence. Il n'existe pas de définition unique de l'état de référence mais il existe des grands concepts dans lesquels les critères choisis comme référence peuvent être inclus (McNellie et al. 2020). Mayotte est une petite île avec une forte pression démographique, des problèmes d'assainissement et une urbanisation non contrôlée. Il est donc impossible de trouver des endroits dont la présence et l'impact de l'homme sont nuls. L'île s'inscrit donc dans un concept contemporain d'état de référence de type « Best-of-What's-Left » qui rend compte des sites les moins impactés par l'homme : ce qu'il reste de mieux en termes de zones les moins impactées, avec une diversité biologique élevée et des conditions biotiques qui permettent le développement et la vie des organismes (Stoddard et al. 2006, McNellie et al. 2020). Les critères de conditions de référence sont basés sur les données abiotiques du milieu.

Dans la présente étude, les stations de référence ont été choisies parmi les 24 stations échantillonnées lors de la campagne 2021-2022 afin de garantir un effort d'échantillonnage identique entre les sites de référence et de test (Sturbois et al. 2023). Les conditions de référence ont été établies sur la base de deux rapports :

- Etat des lieux 2019 du bassin hydrographique de Mayotte - Tome 2 : analyse des impacts des activités humaines sur l'état des masses d'eau (Tabary et al. 2020). Ce texte rend compte des analyses faites dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE), en évaluant l'impact de certaines pressions sur les masses d'eau. Il a donc été possible d'extraire des critères permettant de sélectionner des masses d'eau avec : (1) une pression d'assainissement faible, (2) une pression d'élevage faible et (3) une surface imperméabilisée faible.
- Observatoire des Récifs Coralliens de Mayotte (ORC) 2023 – Suivi des récifs frangeants – Volet 3 (Créocéan 2024). Ce texte rend compte d'un suivi de l'état de santé des récifs coralliens frangeants de l'île sur plusieurs années. Il a été mis en évidence que le pourcentage de recouvrement moyen en corail est de l'ordre de 48 ± 20 %. Ainsi, les stations de référence devront avoir (4) plus de 50 % de *couverture corallienne* totale.

Enfin, un envasement naturel peut subvenir notamment par les apports terrigènes naturels des mangroves en fond de baie (comme la Baie de Bouéni) ou dans des zones où l'eau est moins renouvelée, car il n'y a pas de passes (ouvertures naturelles) de la barrière externe à proximité. Un dernier critère a donc été établi sur la base de jugements d'experts : (5) *l'envasement* doit être inférieur à 50 %.

I.2.3. Etapes et métriques calculées

L'approche par conditions de référence s'est faite sur la base des morphotypes occurrents. Les zones des stations peuvent être regroupées par secteurs en se basant sur les abondances des morphotypes (figure 3) : les zones Z1 et Z2 forment le secteur Z12, la zone Z3 le secteur Z3 et les zones Z4 et Z5 le secteur Z45. L'approche par conditions de référence est donc réalisée par secteur en gardant les mêmes stations de référence sélectionnées dans la partie précédente.

Les stations de référence présentant des cas particuliers dans chaque secteur ont été retirées lorsque leur distance de Mahalanobis, calculée à partir de leurs coordonnées dans une représentation Non-metric MultiDimensional Scaling (NMDS), était trop élevée (Villsen 2022). Une validation croisée de type leave-one-out est réalisée afin de valider l'enveloppe de stations de référence pour chaque station du secteur.

La fonction permettant d'inclure ou non les stations test parmi les références est basée sur une représentation NMDS de toutes les stations : celles de référence forment une enveloppe et la distance à cette dernière pour chaque site test est calculée. Ce processus est répété 50 fois afin de réduire l'erreur associée à la variabilité de la représentation NMDS. La fonction retourne plusieurs métriques pour chaque point testé par l'approche :

- Une matrice *InOut* de résultats qui indique pour chaque point test son inclusion (1) ou son exclusion (0) de l'ellipse de référence.
- *InclusionRate* : le taux d'inclusion moyen de chaque point test dans l'enveloppe de référence à travers les 50 itérations.
- *MeanDistToRef* : la distance moyenne de la station test à toutes les stations de référence à travers les 50 itérations.

Un point est considéré comme inclus dans l'enveloppe de référence quand le taux d'inclusion est supérieur à 95 % des itérations.

L'abondance par zone et par station est utilisée dans cette approche. Chaque secteur est composé de deux zones (à part Z3), les stations comportent donc 2 points (1 point pour le secteur Z3) par secteur.

I.3. Indicateurs biologiques

La stratégie a été de développer un ensemble d'indicateurs basés sur des ratios d'abondances de morphotypes d'éponges informatifs qui permettent de rendre compte de l'état de facteurs environnementaux précis relevant de la qualité des eaux et de la qualité du substrat. Ces indicateurs correspondent au rapport entre l'abondance des morphotypes positivement associés au facteur et celle des morphotypes négativement associés. Le choix des facteurs à cibler a été défini à partir des résultats des phases précédentes du projet Epodic (Corse & Le Bozec 2022, Corse et al. 2024), dont on sait qu'ils impactent les assemblages d'éponges.

Les données de qualité de substrat ont été récoltées lors de la campagne Epodic (détail du plan d'échantillonnage en Annexe 1). Les variables sont les suivantes :

- Le niveau *d'envasement* du substrat est lié aux apports terrigènes en sédiments fins des bassins versants. La variable associée est le pourcentage d'envasement : SubMin_SV.
- La *couverture corallienne* est le seul facteur qui n'est pas d'origine anthropique mais c'est un facteur naturel déterminant la répartition spatiale des éponges. La variable associée est le pourcentage de couverture corallienne : Subbio_CVtotal.

Les données de qualité des eaux ont été téléchargées sur le site *Surval* et couvrent une période de 15 ans entre 2008 et 2022. Les variables sont les suivantes :

- *L'ammonium* provient de la dégradation de l'urée en ammoniac puis en ammonium, une fois dans l'eau. À Mayotte, ses concentrations peuvent toutefois être influencées par les problèmes d'assainissement. La variable associée est la concentration moyenne en ammonium : NH4_mean.

- La *turbidité* résulte d'apports terrigènes avec des sédiments en suspension et peut également être liée à la production naturelle de matière organique qui trouble la colonne d'eau. À Mayotte, ces apports peuvent être en partie accentués par les pressions anthropiques sur les bassins versants. La variable associée est la turbidité moyenne : Turbi_mean.
- Le *nitrite* fait partie du cycle naturel de l'azote, mais ses concentrations peuvent être accrues par l'utilisation d'engrais agricoles ou par des rejets industriels. La variable associée est la concentration moyenne en nitrite : Nitrite.
- Le *phosphate* provient aussi bien de sources naturelles que des activités humaines, notamment les engrais agricoles. Dans le contexte mahorais, il peut également être issu de lessives, encore pratiquées directement dans les cours d'eau par une partie de la population. La variable associée est la concentration moyenne en phosphate : Phosphate.
- La *chlorophylle A* est utilisée afin de rendre compte de la productivité du milieu en matière organique. Ses variations reflètent les conditions naturelles mais peuvent aussi être influencées par les apports anthropiques en nutriments. La variable associée est la concentration moyenne en chlorophylle A : ChloroA_mean.

L'augmentation des indicateurs signifiera donc l'augmentation de la variable associée.

La construction de chaque indicateur s'est faite en plusieurs étapes, selon la même procédure :

1/ Association des morphotypes aux variables environnementales. L'objectif de cette étape est d'identifier les morphotypes dont les variations d'abondance sont associées aux variations de la variable ciblée.

2/ Construction des indicateurs :

- (i) *Standardisation des abondances* : les abondances des morphotypes sélectionnés sont standardisées afin de corriger l'influence de leur ubiquité et des différences naturelles de taille de population.
- (ii) *Pondération des morphotypes* : Donner plus de poids aux morphotypes dont la relation (théorique ou avérée) avec le facteur environnemental ciblé est très élevé. Ce processus est inspiré de l'indice AMBI qui pondère les taxons qui ont une plus grande tolérance à la pollution organique (Borja & Muxika 2005, Brun 2016).
- (iii) *Standardisation des indicateurs* : les résultats des indicateurs sont standardisés afin qu'ils puissent être comparables.

La fiabilité et la robustesse des indicateurs seront évaluées à travers des validations univariées et multivariées. Les méthodologies de ces différentes étapes sont détaillées dans les parties suivantes.

1.3.1. Association des morphotypes occurrents aux variables environnementales

La philosophie des indicateurs nécessite d'identifier les morphotypes qui sont liés à chacun des facteurs environnementaux et le sens de cette relation, si le facteur le favorise ou l'altère. Deux approches complémentaires ont été développées pour identifier les morphotypes informatifs de chaque facteur.

- (i) Tout d'abord, la corrélation de Spearman qui fait l'hypothèse d'un lien monotone entre l'abondance du morphotype et la variable environnementale. Les coefficients de

corrélations de rang significatives ($p\text{-value} < 0.05$) sont utilisés comme critères d'association positifs ou négatifs.

- (ii) Puis, l'analyse multivariée Outlying Mean Index (OMI) qui ne suppose pas de forme particulière sur cette relation. Elle repose sur la niche écologique d'une espèce en mesurant sa marginalité, c'est-à-dire la distance entre le centre de gravité des conditions environnementales occupées par l'espèce et le centre de gravité de toutes les conditions environnementales dans l'ensemble de l'aire étudiée. Une forte marginalité indique que l'espèce occupe des conditions environnementales atypiques par rapport à l'ensemble des espèces étudiées. Le centre de gravité écologique a été utilisé pour mesurer la marginalité d'un morphotype occurrent aux variables environnementales. Il s'agit d'une moyenne centrée, réduite et pondérée (par l'abondance du morphotype) des conditions environnementales dans lesquels le morphotype est présent. Plus cette valeur est extrême, plus elle traduit la marginalité du morphotype dans l'environnement, c'est-à-dire son association très forte à une variable en particulier par rapport aux conditions moyennes du milieu (Dolédec et al. 2000). Les centres de gravité écologiques de chaque morphotype sur les axes associés aux variables environnementales ont été utilisés comme critères d'association : les morphotypes avec une valeur absolue supérieure à 0,40 sont considérés comme fortement associés à la variable donnée. Le signe renseigne quant à lui sur la nature de l'association : positive ou négative.

1.3.2. Calcul des indicateurs

a) Standardisation des abondances des morphotypes

Dans l'optique de calculer des indicateurs basés sur les abondances des morphotypes, deux biais majeurs doivent être considérés :

- (i) Biais lié aux tailles de niches écologiques : certains morphotypes sont ubiquistes, c'est-à-dire répartis en proportions équivalentes dans chacune des 5 zones échantillonnées par station. D'autres, plus spécialistes, se concentrent majoritairement dans une ou deux zones seulement (Annexe 2). En conséquence les morphotypes ubiquistes présentent naturellement une abondance totale plus élevée (Annexe 2) que les autres. Ces morphotypes ont donc plus de chances d'être observés en grand nombre, non pas en raison d'une association plus forte avec l'environnement, mais parce que davantage de milieux favorables à leur présence ont été échantillonnés. Pour comparer correctement les abondances des morphotypes dans le calcul des indicateurs, il est donc nécessaire de corriger ce biais, lié aux caractéristiques intrinsèques des niches écologiques propres à chaque morphotype. Pour cela, une abondance réelle de chaque morphotype a été calculée comme la moyenne des deux transects les plus abondants de la station.
- (ii) Biais lié à la taille des populations : les éponges ont des tailles de population naturellement variables. Les variations d'abondance ne sont donc pas seulement dues aux facteurs environnementaux mais aussi à des facteurs intrinsèques. Les valeurs d'abondance ne sont pas comparables.

Afin de corriger ces deux biais, une abondance standardisée a été définie pour chaque morphotype à chaque station par discrétisation par quartiles. Dans un premier temps, la distribution des abondances du morphotype de la campagne 2021-2022, toutes stations confondues, a été établie. Un score d'abondance standardisée compris entre 0 et 5 a ensuite été attribué à chaque intervalle interquartile de cette distribution. Pour chaque station, l'abondance réelle du morphotype a été replacée dans cette distribution afin de déterminer à quel intervalle elle correspond, et ainsi lui attribuer une valeur d'abondance standardisée (figure 5).

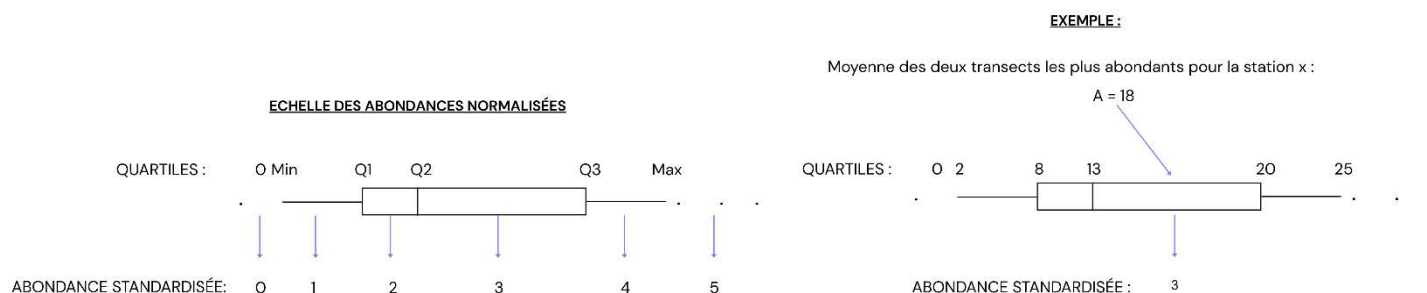


Figure 5 : Discrétisation par quartiles pour standardiser les abondances des morphotypes.

b) Pondération des morphotypes selon leurs traits fonctionnels

L'utilisation des traits fonctionnels pour donner plus d'importance aux morphotypes informatifs permet d'accroître le lien entre les indicateurs et l'environnement. En effet, ils peuvent être décrits par les traits fonctionnels qu'ils possèdent (morphologies, stratégies de reproduction, types de microbiote...). Ceux-ci les rendant plus ou moins avantageés face aux conditions du milieu. Parmi tous les traits fonctionnels des éponges, leur morphologie et leur microbiote symbiotique ont été pris en compte.

Schönberg en 2021 a fait une classification des éponges seulement basée sur leur morphologie fonctionnelle, c'est-à-dire le lien entre la forme de l'éponge et sa capacité à interagir avec son environnement. La morphologie de l'éponge répond principalement au courant et aux sédiments. Le présent projet utilise donc ces éléments afin de donner un poids plus important aux morphotypes ayant une morphologie qui les avantage dans un milieu turbide et qui sont associés positivement à la variable de *turbidité*. A l'inverse, on donne un poids plus important aux morphotypes associés négativement et qui ont une morphologie qui les désavantage dans un milieu turbide. La même réflexion a été menée pour l'indicateur *d'envasement*. Ainsi les associations croisées (ie négativement associés et tolérants ainsi que positivement associés et intolérants) ne sont pas pondérées.

Maldonado et al. 2012 ont étudié la boucle éponge et plus précisément le cycle de l'azote. En effet, il existe deux types d'éponges qui ne transforment pas les nutriments de la même manière : les éponges avec un large microbiote (High Microbiote Abundance, HMA) ont une capacité de transformation de nutriments plus élevée que les éponges à faible abondance de microbiote (Low Microbiote Abundance, LMA). Pour les indicateurs *ammonium* et *nitrite*, un poids plus important est donné aux morphotypes de type HMA car ils sont supposés héberger une plus grande abondance et diversité de microbiotes, leur permettant de réaliser l'ensemble des étapes du cycle de l'azote.

Au vu des hypothèses énoncées sur les relations entre ces deux traits et les facteurs environnementaux, les pondérations des morphotypes ont pu être développées pour les indicateurs :

envasement, turbidité, ammonium et nitrite. Le récapitulatif des traits fonctionnels avantageant les éponges pour chaque variable ainsi que les morphotypes associés à ces traits sont disponibles en Annexe 3. Ces associations ont été effectuées durant un stage de master 1 qui avait lieu en parallèle de cette étude.

Le choix du coefficient de pondération idéal a été calculé individuellement pour chaque indicateur afin de maximiser la fiabilité des indicateurs. Pour cela, une gamme de coefficients compris entre 1 et 10 avec un pas de 0,3 a été testée. Le coefficient de pondération permettant de maximiser le R^2 et de minimiser la p-value du test de fiabilité univarié expliqué ci-après, est retenu.

c) Formule des indicateurs

L'objectif du présent rapport est de construire des indicateurs quantitatifs, facilement calculables, permettant de rendre compte de manière précise de l'impact des pressions identifiées. Les indicateurs sont donc construits sur la base de rapports d'abondances standardisées parfois pondérées selon l'indicateur calculé et le morphotype utilisé. La figure 6 reprend la forme générale des indicateurs calculés.

$$I = \frac{1 + \sum_{n=1}^N A(MT_n)}{1 + \sum_{k=1}^K A(MT_k)}$$

Formule 1 : Formule des indicateurs calculés à partir des abondances standardisées des morphotypes occurrents.

En numérateur, la somme des abondances standardisées, pondérées ou non des morphotypes associés positivement est calculée. Au dénominateur, la somme est construite de la même manière avec les morphotypes négativement associés. Dans les deux parties du rapport, une constante égale à 1 est ajoutée pour éviter de diviser par 0.

d) Standardisation des indicateurs

Afin de permettre une comparaison entre stations, indicateurs et campagnes, il est essentiel que les indicateurs soient sur une même échelle de valeur. En se basant sur la discrétisation par quartiles utilisée pour la standardisation des abondances, les valeurs des indicateurs ont été standardisées en utilisant les quartiles de la campagne 2021-2022.

I.3.3. Validation des indicateurs : fiabilité et robustesse

a) Validation 1 : fiabilité univariée aux données réelles

La validation 1 permet une comparaison linéaire et univariée aux valeurs réelles des variables environnementales. Dans cet objectif, une corrélation linéaire est établie entre l'indicateur et les valeurs réelles. Le coefficient de détermination R^2 et la p-value associée ont été extraits et serviront de métriques pour quantifier la fiabilité de l'indicateur à retranscrire la réalité. Cette méthode servira aussi à trouver le meilleur coefficient de pondération pour chaque variable environnementale qui a pu être pondérée.

b) Validation 2 : fiabilité multivariée, l'analyse archétypale

L'objectif de cette validation est de voir si les indicateurs sont en adéquation avec les valeurs réelles des variables environnementales en comparant les positions réelles et théoriques des stations dans un espace multivarié. Pour cela, une analyse de clustering a été mise en place pour comparer les valeurs réelles des variables environnementales aux indicateurs dans un espace multivarié.

Il s'agit de l'analyse archétypale qui a pour but de réduire les dimensions d'un jeu de données multivarié. L'objectif est d'approximer chaque point du jeu de données par une combinaison convexe d'un nombre d'archétypes, eux-mêmes définis par une combinaison convexe des points du jeu de données. Les archétypes ne sont pas nécessairement des points réels du jeu de données. Cette analyse se base sur une Analyse en Composantes Principales (ACP) mais permet d'aller plus loin en facilitant l'interprétation par la création d'archétypes qui traduisent des combinaisons de variables facilement interprétables (Cutler & Breiman 1994, Bauckhage & Thureau 2009).

c) Validation 3 : robustesse des indicateurs

Il s'agit de déterminer si le calcul de chaque indicateur dépend d'un morphotype et si ce morphotype influence fortement l'indicateur. Le principe est de recalculer chaque indicateur en retirant tour à tour les morphotypes. Un seul morphotype est retiré à chaque fois puis remis dans le calcul. Il sera ainsi possible de voir l'effet individuel de chaque morphotype sur le calcul des indicateurs. Pour quantifier cet effet, nous avons calculé le R^2 associé au modèle linéaire de la validation 1 en utilisant l'indicateur recalculé que nous avons soustrait au R^2 du modèle linéaire construit avec l'indicateur initial (c'est à dire avec tous les morphotypes occurrents).

I.3.4. Utilisation des données de la campagne 2025

La construction, la calibration et les premières validations des indicateurs sont effectuées sur les données de la campagne 2021 - 2022. Il est donc important d'utiliser un autre jeu de données afin d'évaluer la qualité des indicateurs et pour voir s'ils rendent compte correctement de la réalité.

Pour cela les indicateurs ont été recalculés sur la base des abondances de la campagne 2025. Comme expliqué précédemment, la standardisation des abondances des morphotypes a été faite sur la base des quartiles des données de la campagne 2021 - 2022 tout comme celle des indicateurs. Ainsi, pour chaque station, la moyenne des deux transects les plus abondants de 2025 a été calculée et placée dans un intervalle interquartile de 2021 - 2022, calculant ainsi l'abondance standardisée 2025 pour ladite station. Nous avons procédé de même quant à la standardisation des indicateurs en gardant les bornes interquartiles des indicateurs 2021 - 2022.

La validation 1 utilisant une corrélation linéaire entre l'indicateur et les valeurs réelles de la variable environnementale a été faite avec ces nouveaux indicateurs et les données réelles. Les données de substrat pour les variables *d'envasement* et de *couverture corallienne* sont issues de la campagne de terrain effectuée entre le 10/02/2025 et le 13/06/2025. Les données des variables qualité d'eau ont été téléchargées sur le site *Surval* et deux intervalles de temps ont été testés afin de savoir si les indicateurs construits sont adaptés à des périodes de temps plus ou moins grandes. La première période couvre les années 2023 – 2024 et la deuxième période les années de 2019 à 2024.

II. Résultats

II.1. Sélection des morphotypes occurrents

Plusieurs seuils d'occurrence minimale (de 0 à 30 occurrences) ont été testés afin de sélectionner les morphotypes d'intérêt utilisés pour la construction des indicateurs. Le seuil d'occurrence minimal choisi est 8 puisqu'en dessous une diminution importante de la statistique de Mantel r est observée (figure 7). Ainsi, tout morphotype ayant une occurrence supérieure ou égale à 8 dans au moins une des cinq zones, toutes stations confondues, est sélectionné. Le test de Mantel réalisé entre la matrice de distance calculée à partir de l'ensemble des morphotypes et celle obtenue à partir de la sélection de morphotypes occurrents montre une corrélation élevée ($r = 0,96$ et $p\text{-value} = 0,001$). Une occurrence minimale égale à 8 permet de sélectionner 21 morphotypes (Annexe 4), ce qui représente 78,8% de l'abondance totale.

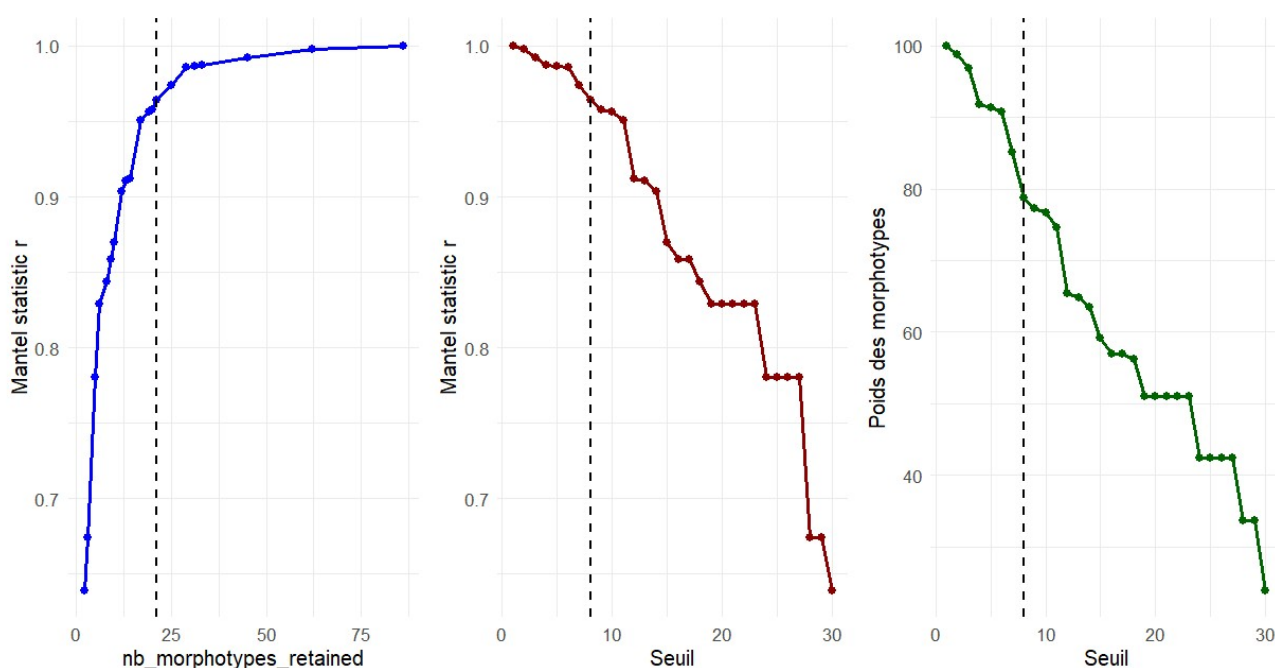


Figure 6 : Filtration des morphotypes peu communs. Les trois graphiques correspondent aux résultats des tests de Mantel permettant d'évaluer un seuil d'occurrence minimale. Le premier graphique représente la statistique r de Mantel en fonction du nombre de morphotypes retenus par la filtration. Le second graphique représente la statistique r de Mantel en fonction du seuil d'occurrence minimale. Le troisième graphique représente le pourcentage d'abondance relative représentée par les morphotypes retenus en fonction du seuil d'occurrence minimal.

II.2. Approche par conditions de référence

Les critères de référence choisis ont permis de sélectionner 7 stations avec de bonnes conditions auxquelles vont être comparées les autres stations, dites stations tests. Les stations de référence sont situées sur la façade Ouest de l'île (figure 8). Les mêmes 7 stations de référence sont utilisées pour faire l'approche par conditions de référence dans chaque secteur (Z12, Z3 et Z45).

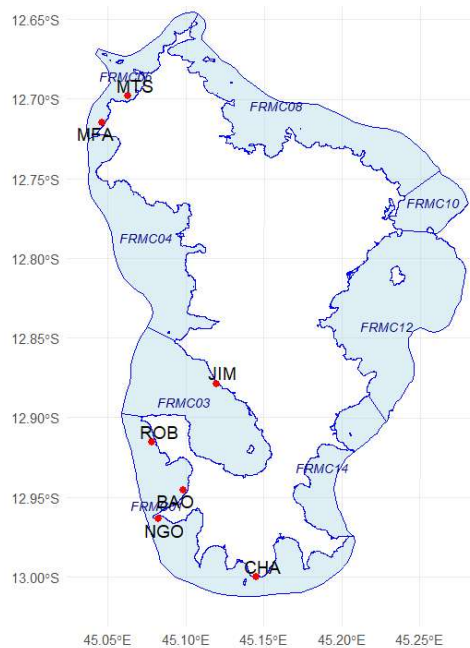


Figure 7 : Carte des stations de référence.

Pour chaque secteur, le taux d'inclusion de chaque point dans l'enveloppe de référence est calculé pour 50 itérations. Si ce taux est supérieur à 95% alors il est considéré comme inclus dans l'enveloppe de référence. La figure 9 reprend les taux d'inclusion de chaque point par secteur et par station.

Dans le secteur Z12, 16 stations ont été testées et 2 seulement ont été retenues (12,5 %). Dans le secteur Z3, 15 stations ont été testées et 4 incluses (≈ 27 %). Enfin, dans le secteur Z45, 16 stations ont été testées et 4 incluses (25 %), les autres étant rejetées. Les stations incluses dans tous les secteurs sont BAM et SOH avec des taux d'inclusion supérieur à 95 %

Certaines stations ont des comportements différents suivant les secteurs :

- MTSANG et SAK sont considérées comme ayant des conditions de référence seulement dans la zone 3 : leur taux d'inclusion est même supérieur aux stations BAM et SOH dans ce secteur, respectivement de 0,98 et 1,00. Dans les deux autres secteurs elles sont exclues de l'enveloppe de référence.
- HAM et CHE ont des taux d'inclusion supérieurs au seuil (respectivement 0,98 et 1,00) dans le secteur Z45 et sont donc considérées comme ayant des conditions de référence.

Toutes les autres stations sont considérées comme exclues des conditions de référence.

La deuxième métrique calculée est la distance moyenne de la station à l'enveloppe de référence (figure 9). Elle permet de mettre en place des classes de seuils afin de caractériser les stations pas dégradées intégrées à l'enveloppe de référence, les stations peu dégradées et les stations très dégradées. Suivant les secteurs, les stations présentent des distances à l'enveloppe différentes et une station intégrée dans cette dernière n'a pas la même distance selon le secteur. Pour les deux premières zones, les stations intégrées présentent des distances claires inférieures : 0,7 pour le secteur Z12 et 0,8 pour le secteur Z3. Les distances moyennes des stations de la zone Z45 à l'enveloppe de référence sont très rapprochées. Seulement les stations CHE et SOH présentent des distances faibles et sont intégrées

dans l'enveloppe de référence. Les autres stations intégrées de ce secteur, BAM et HAM ont des distances similaires à celles des stations exclues.

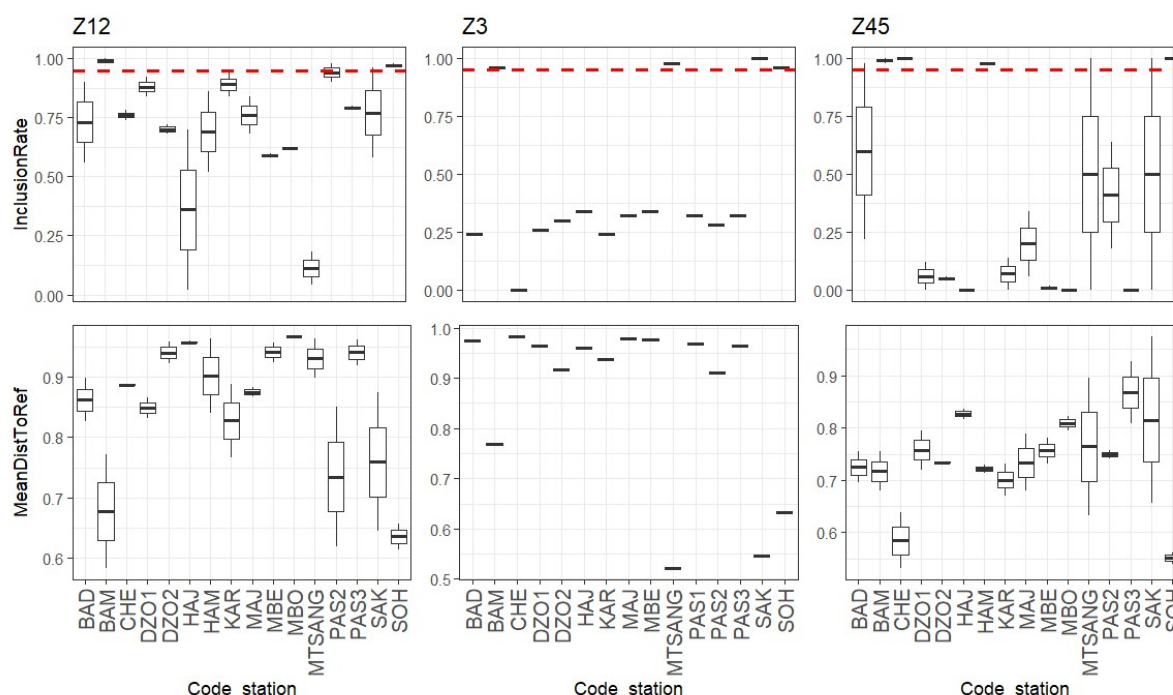


Figure 8 : Métriques d'inclusion des stations testées dans l'enveloppe de référence pour chaque secteur. En haut, le taux d'inclusion pour chaque station testée. La ligne rouge horizontale représente le seuil de 95% au-dessus duquel les stations sont considérées comme appartenant à l'enveloppe de référence. En bas la distance moyenne de chaque station testée à l'ensemble des stations de référence. Le secteur Z3 ne présente qu'un seul point par station ce qui explique les boxplots en tirets.

II.3. Indicateurs biologiques

II.3.1. Association des morphotypes occurrents avec les variables environnementales

Les corrélations de Spearman permettent de mettre en évidence les associations monotones positives ou négatives entre les morphotypes et chacune des variables environnementales ciblées par les indicateurs (figure 10). Tous les morphotypes ne réagissent pas de la même manière aux variables environnementales, ainsi chaque indicateur sera défini par une sélection de morphotypes informatifs qui lui est propre.

Pour les corrélations de Spearman, trois profils de variables se distinguent :

- L'*ammonium*, la *turbidité* et le *nitrite* n'ont que des morphotypes associés positivement. Les relations analysées entre chaque morphotype et chaque variable montrent que les morphotypes ne réagissent pas de la même manière face à l'augmentation de ces paramètres, avec, dans certains cas, des relations en cloche (Annexe 5).
- Le *phosphate* ne présente que des morphotypes négativement associés.

- L'envasement, la couverture corallienne et la chlorophylle A ont des morphotypes négativement et positivement associés. Les morphotypes réagissent donc différemment face à ces variables, certains les tolèrent et d'autres non.

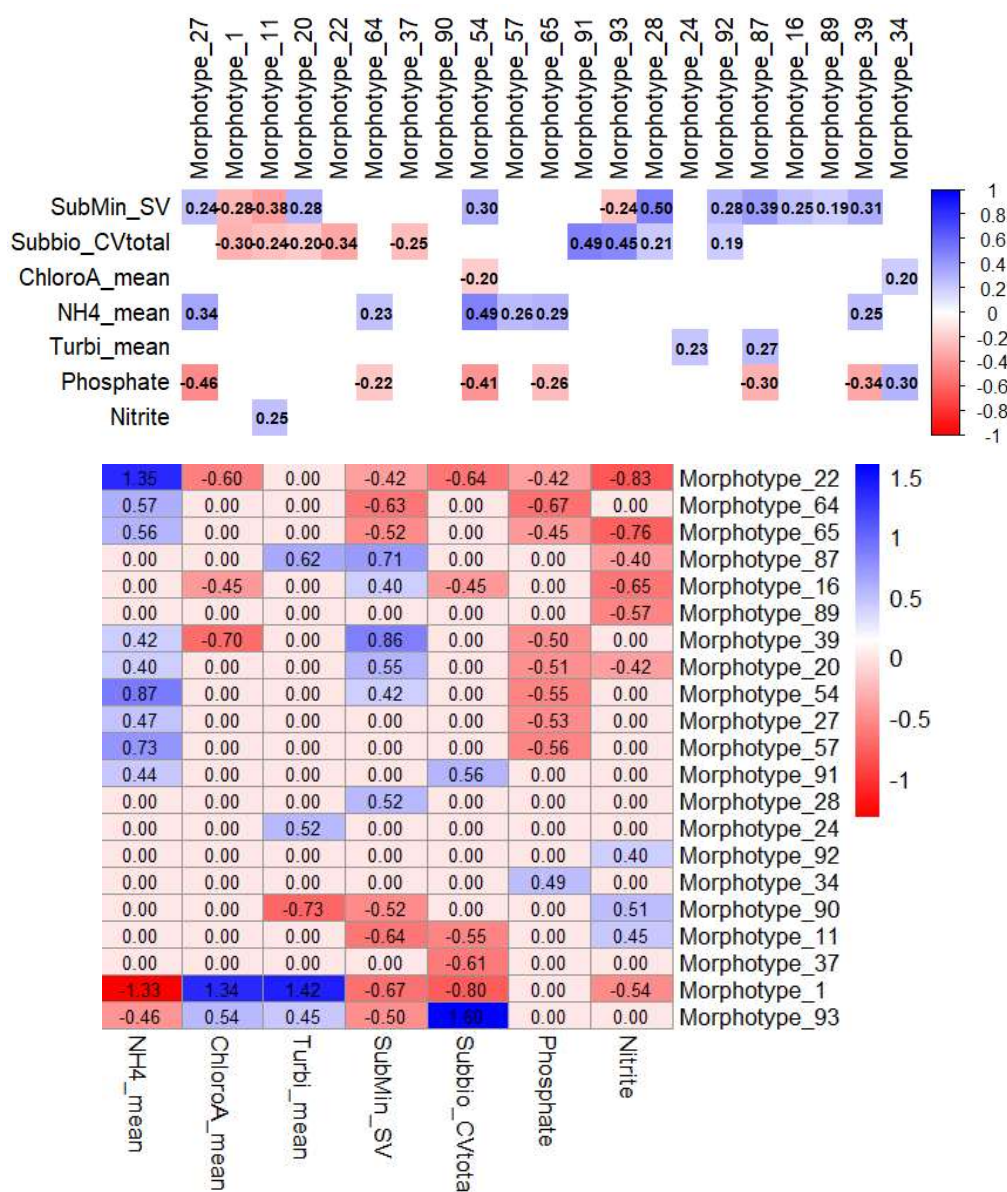


Figure 9 : Association des morphotypes occurrents aux variables environnementales. En haut : corrélations monotones de Spearman significatives (p -value < 0.05) entre les variables environnementales et les morphotypes occurrents. En bas : centres de gravités écologiques des morphotypes occurrents issus de l'analyse OMI (les valeurs qui apparaissent sont seulement celles supérieures à 0,40 en valeur absolue).

L'analyse OMI a permis de détecter des morphotypes très marginaux, spécifiques de certaines variables environnementales (figure 10). Seuls les centres de gravité supérieurs à 0,40 en valeur absolue ont été gardés permettant ainsi de sélectionner les associations les plus marginales. L'analyse OMI a permis de découvrir 30 nouvelles associations soit 43% des associations et d'en confirmer 29 déjà détectées par les corrélations de Spearman. Toutes les variables environnementales présentent des associations positives et négatives. L'analyse OMI a donc permis de mettre en lumière des

associations négatives pour l'*ammonium* et la *turbidité* qui n'en avaient pas, mais aussi d'augmenter le nombre des morphotypes associés à la *chlorophylle A* qui n'en présentaient seulement deux.

Quatre typologies de variables environnementales se distinguent compte tenu du nombre de morphotypes qui leur sont associés (tableau 1) :

- Les variables avec peu de morphotypes associés mais de façon équilibrée (c'est-à-dire approximativement le même nombre de morphotypes associés positivement et négativement) comme la *chlorophylle A*.
- Les variables avec peu de morphotypes associés de façon déséquilibrée comme la *turbidité*.
- Les variables avec beaucoup de morphotypes associés de façon équilibrée comme l'*envasement* et la *couverture corallienne*.
- Les variables avec beaucoup de morphotypes associés de façon déséquilibrée comme l'*ammonium*, le *phosphate* et le *nitrite*.

Enfin, pour les variables *ammonium*, *turbidité* et *nitrite*, toutes les associations négatives ont été détectées par l'analyse OMI.

Tableau 1 : Bilan des morphotypes informatifs pour chaque facteur environnemental ciblé. Le tableau présente les morphotypes qui sont significativement associés avec chacune des variables environnementales : en noir par la corrélation de Spearman, en rouge par l'analyse OMI et en vers par les deux. Les numéros correspondent aux numéros des morphotypes.

Variable environnementale	Morphotypes positivement associés	Morphotypes négativement associés
NH4	27, 64, 54, 57, 65, 39, 22, 20, 91	1, 93
ChloroA	34, 1, 93	54, 22, 16, 39
Turbidité	24, 87, 1, 93	90
Envasement	27, 20, 54, 28, 92, 87, 16, 39, 89	1, 11, 93, 22, 64, 65, 90
Corail vivant total	91, 93, 28, 92	1, 11, 20, 22, 37, 16
Phosphate	34	27, 64, 54, 65, 87, 39, 22, 20, 57
Nitrite	11, 90, 92	22, 65, 87, 16, 89, 20, 1

II.3.3. Pondération des morphotypes : choix du coefficient de pondération

Les morphotypes informatifs de chaque variable environnementale ont été sélectionnés. L'abondance de certains morphotypes est pondérée selon leurs traits fonctionnels. C'est le cas pour les indicateurs de *turbidité*, d'*envasement*, d'*ammonium* et de *nitrite*, où ces traits favorisent leur présence dans des environnements marqués par ces variables. Ces morphotypes prennent ainsi un poids plus important dans le calcul de l'indicateur.

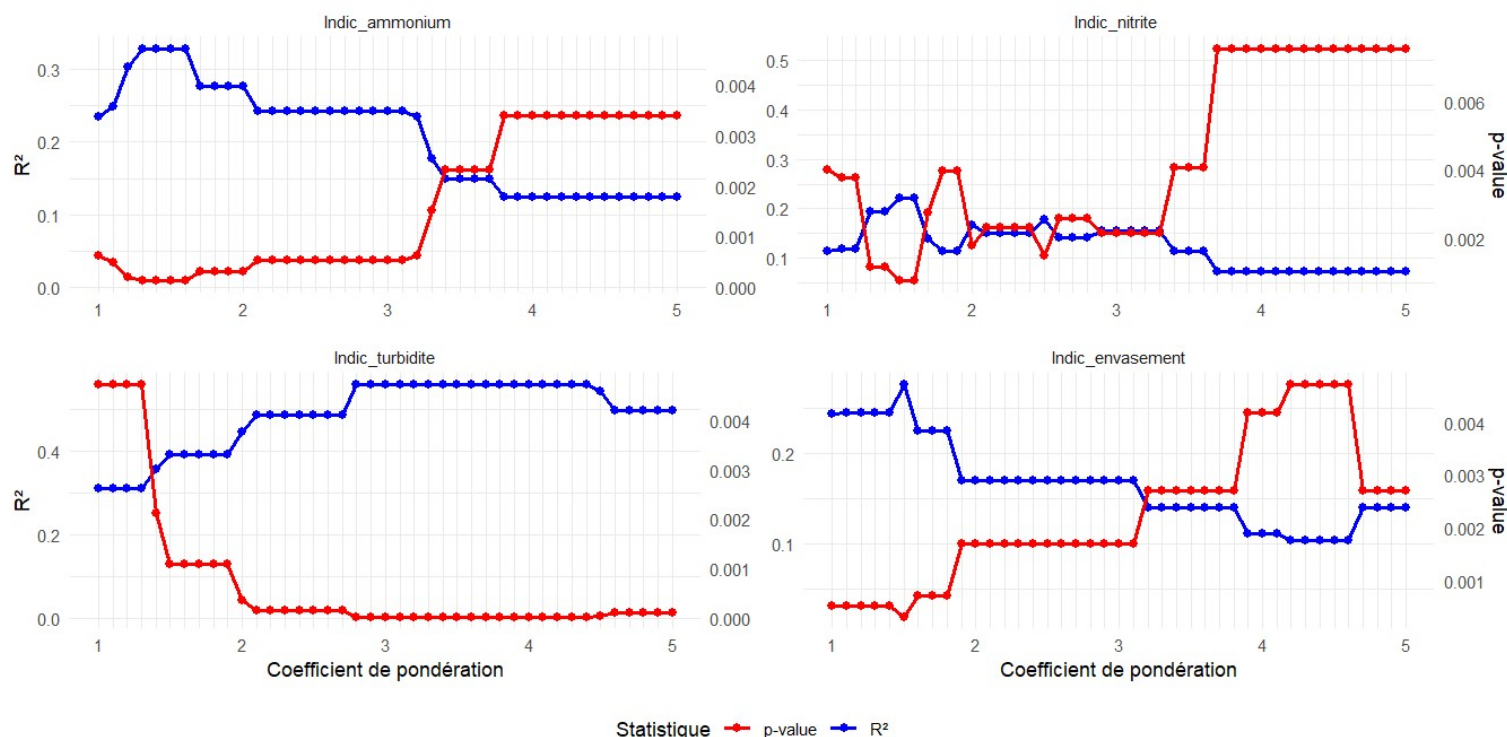


Figure 10 : Evaluation de différentes incréments de pondération sur la performance des indicateurs. Un graphique par indicateur ayant des morphotypes pondérés est représenté. En bleu le coefficient de détermination R^2 et en rouge la p-value associée issus de la validation 1 de fiabilité univariée réalisée à chaque changement de pondération.

Les indicateurs intégrant une pondération sont *l'envasement*, la *turbidité* et *l'ammonium*. Pour l'indicateur *nitrite*, bien que la bibliographie ait suggéré une pondération possible, les tests de différents coefficients ont montré des résultats instables. La figure 11 montre que cet indicateur présente plusieurs fluctuations du coefficient de détermination (R^2) lors de la validation 1 de fiabilité. Ceci rend l'identification d'un coefficient stable impossible. Contrairement aux autres indicateurs, aucun point d'inflexion clair ne permet donc de définir une pondération pertinente pour le *nitrite*.

Pour les indicateurs pondérés, l'abondance standardisée des morphotypes répondant aux critères définis précédemment est multipliée par un coefficient déterminé de façon à maximiser le R^2 et à minimiser la p-value de la validation 1 de fiabilité univariée. Chaque indicateur possède ainsi son propre coefficient de pondération, déterminé comme suit :

- 1,5 pour *l'envasement*,
- 2,8 pour la *turbidité*,
- 1,3 pour *l'ammonium*.

II.3.4. Formules des indicateurs

Les analyses précédentes ont permis de définir des ratios d'abondance entre morphotypes informatifs associés positivement et négativement. Certaines variables environnementales ont des morphotypes informatifs pondérés. Pour plus de clarté, voici un récapitulatif des formules finales construites pour chaque indicateur.

Chaque nombre entre guillemets représente l'abondance standardisée du morphotype correspondant à ce numéro. Les coefficients de pondération des indicateurs avec des morphotypes pondérés sont en rouge.

$$\text{Indicateur turbidité} = \frac{1 + "24" + 2.8 * "87" + "1" + "93"}{1 + "90"}$$

Indicateur envasement

$$= \frac{1 + 1.5 * "27" + 1.5 * "20" + "54" + "28" + 1.5 * "92" + "87" + "16" + 1.5 * "39" + "89"}{1 + "1" + 1.5 * "11" + 1.5 * "93" + 1.5 * "22" + 1.5 * "64" + 1.5 * "65" + "90"}$$

Indicateur ammonium

$$= \frac{1 + "27" + "64" + "54" + "57" + "65" + 1.3 * "39" + "22" + "20" + 1.3 * "91"}{1 + 1.3 * "1" + "93"}$$

$$\text{Indicateur chlorophylle } a = \frac{1 + "34" + "1" + "93"}{1 + "54" + "22" + "16" + "39"}$$

$$\text{Indicateur couverture corallienne} = \frac{1 + "91" + "93" + "28" + "92"}{1 + "1" + "11" + "20" + "22" + "37" + "16"}$$

$$\text{Indicateur phosphate} = \frac{1 + "34"}{1 + "27" + "64" + "54" + "65" + "87" + "39" + "22" + "20" + "57"}$$

$$\text{Indicateur nitrite} = \frac{1 + "11" + "90" + "92"}{1 + "22" + "65" + "87" + "16" + "89" + "20" + "1"}$$

II.3.5. Résultats des indices pour la campagne 2021-2022

L'ensemble des sept indicateurs calculés pour chaque station a été représenté sous forme de radar afin de synthétiser l'information et de comparer facilement les stations entre elles (figure 12).

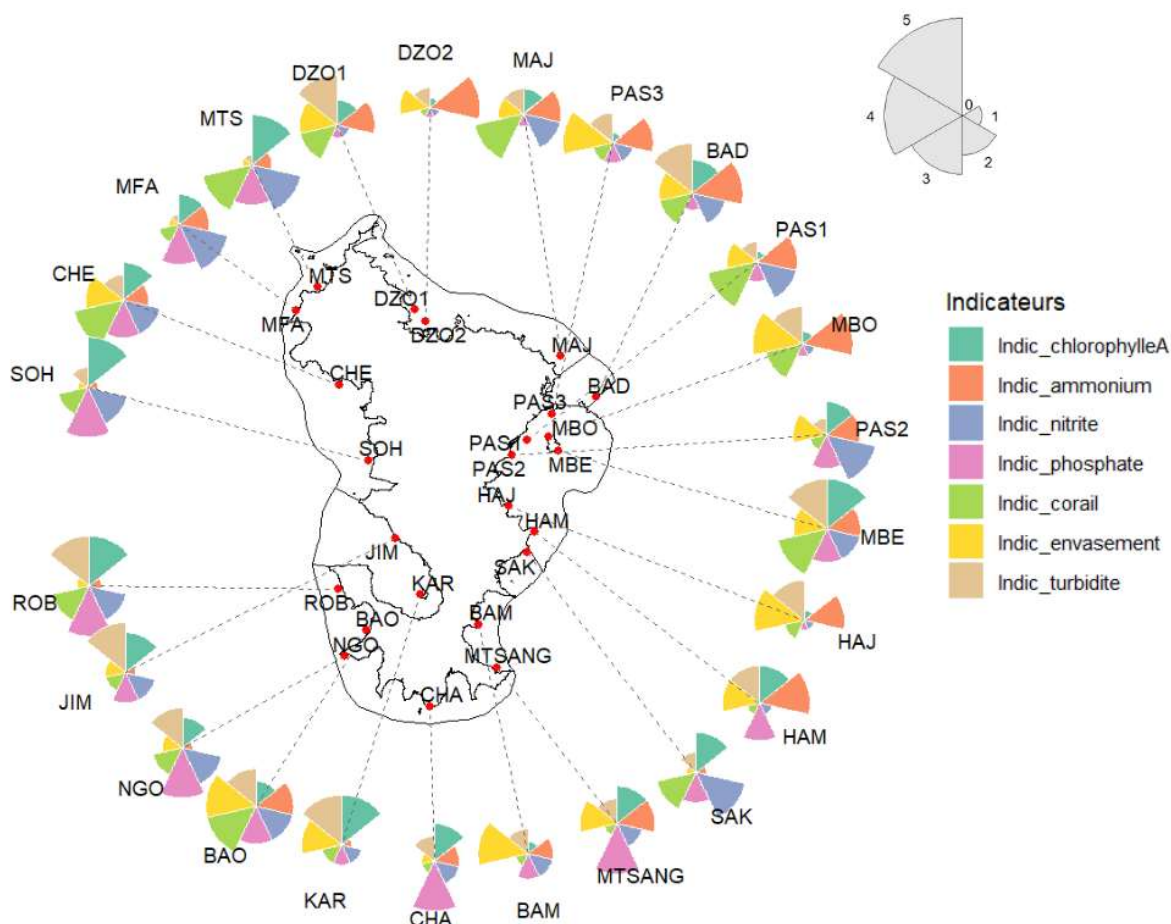


Figure 11 : Résultats des indicateurs calculés par station pour la campagne 2021 - 2022. Chaque radar représente les valeurs des indicateurs ciblés calculés pour chaque station échantillonnée durant la campagne 2021-2022. La grandeur de la part du radar est proportionnelle à la valeur de l'indicateur.

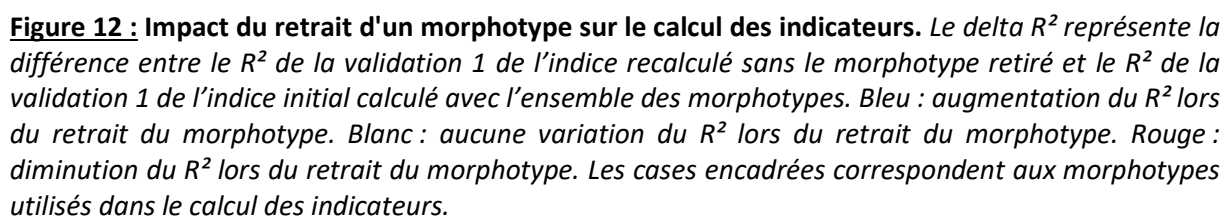
Tout d'abord, aucun indicateur ne présente de valeur nulle. La figure 12 met en évidence plusieurs regroupements spatiaux de stations présentant des indicateurs similaires.

L'indicateur *ammonium* a un patron de variation qui semble spatialement structuré : les valeurs hautes sont prépondérantes dans la zone Nord / Nord-Est. Cette structuration est un peu opposée à celle du *phosphate* qui présente des hautes valeurs surtout dans les secteurs Ouest et Sud. A l'opposé *l'envasement* ne présente pas de structuration évidente tout comme la *couverture corallienne*, mais ces deux indicateurs sont souvent opposés. L'indicateur de *turbidité* est haut dans le Sud-Ouest, dont la Baie de Bouéni, et dans les zones Nord / Nord-Est. La zone Nord-Ouest est particulière puisqu'elle présente des valeurs très élevées de l'indicateur de *nitrite* associées à une *turbidité* particulièrement faible. Enfin, la *chlorophylle A* présente des valeurs moyennes à élevées sur toute l'île sauf dans la partie Nord / Nord-Est où certaines stations ont des valeurs particulièrement faibles.

II.3.6. Evaluation de la robustesse des indicateurs

La robustesse des indicateurs est évaluée en retirant tour à tour un morphotype dans le calcul de chacun d'eux (figure 13). Dans la plupart des cas, le retrait d'un morphotype ne bénéficie pas à l'indicateur puisque le R^2 diminue (delta négatif). L'exemple le plus notable est celui de l'indicateur de *turbidité* dont le retrait de chaque morphotype entraîne une diminution du R^2 , notamment le

Tous les morphotypes contribuent de manière utile au calcul des indicateurs, à l'exception du morphotype 37. Celui-ci n'intervient que dans l'indicateur de couverture corallienne et son retrait diminue la corrélation entre cet indicateur et la variable environnementale.



La validation de fiabilité des indicateurs (figure 14) permet de voir que l'ensemble des modèles linéaires présentent des coefficients directeurs positifs. Trois indicateurs sur les sept n'ont pas de p-values significatives : la *couverture corallienne*, la *chlorophylle A* et le *nitrite*. Le meilleur modèle linéaire est celui associé à l'indicateur de *turbidité* avec un coefficient de détermination $R^2 = 0,558$ (p-value = 2.74×10^{-5}). La pondération a permis d'améliorer les validations 1 de tous les indicateurs avec une augmentation du coefficient de détermination et une diminution de la p-value associée (Annexe 6).

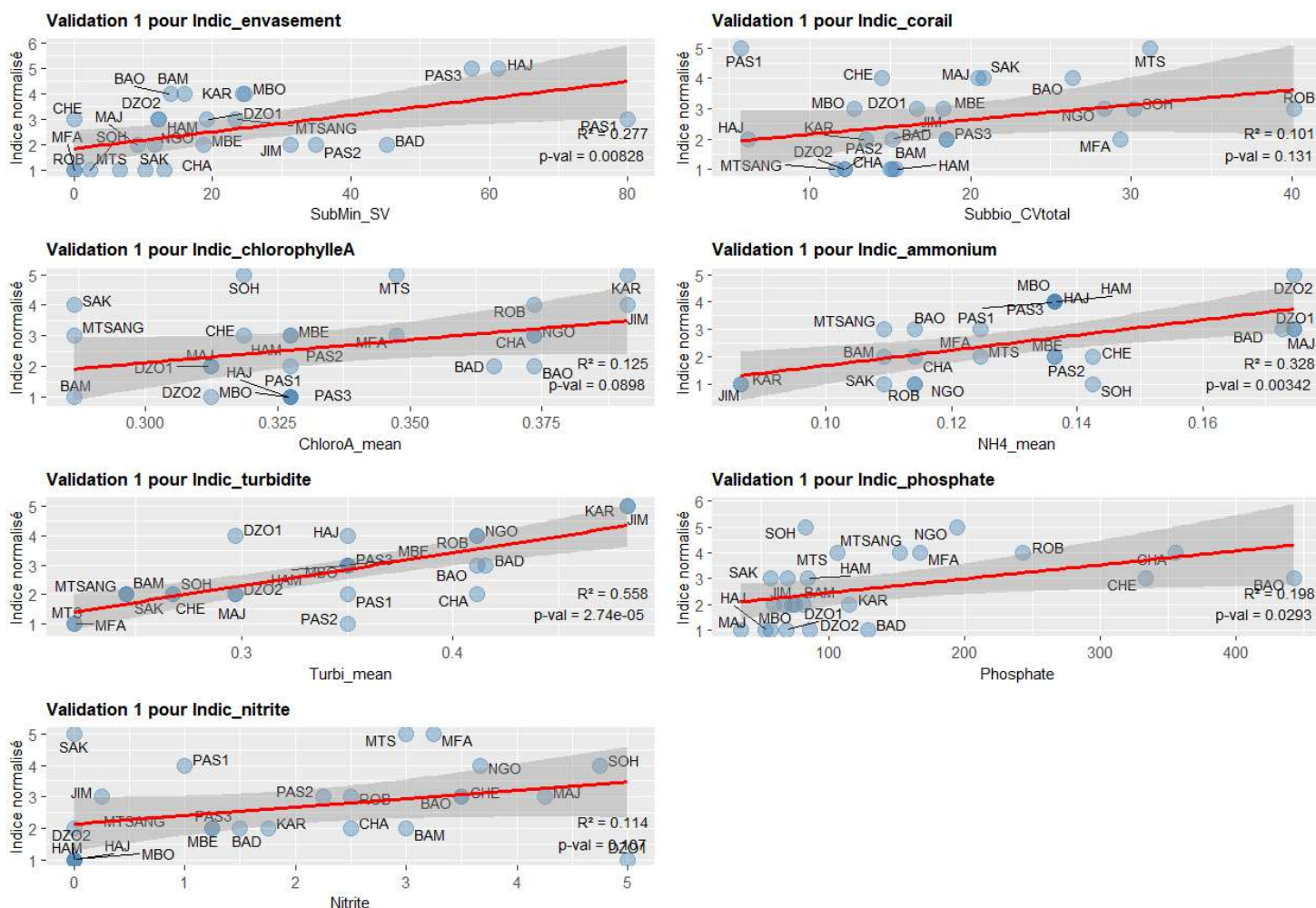


Figure 13 : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs aux données réelles des variables environnementales de la campagne 2021 - 2022. Chaque graphique représente les valeurs de l'indicateur en fonction des valeurs réelles de la variable environnementale ciblée. Un modèle linéaire est calculé avec en sa droite de régression linéaire (en rouge) et son intervalle de confiance à 95% (zone grisée).

La validation de la fiabilité dans l'espace multivarié (figure 15) permet de vérifier si les stations sont correctement caractérisées par les indicateurs selon trois pôles : anthropisation, enrichissement et oligotrophie. L'ACP qui a servi à déterminer leur sens est disponible en Annexe 7. Il n'y a pas de changements majeurs entre les deux analyses archétypales, aucune station n'a complètement changé de pôle : les stations définies comme anthropisées par ses données réelles ne sont pas caractérisées comme enrichies ou oligotrophes par les indicateurs ou inversement. Il y a quelques variations dans la position de la plupart des stations. Cependant, quelques-unes ne sont pas caractérisées correctement par les indicateurs et ont une position sur l'analyse archétypale qui diffère quelque peu : BAM, DZO1 et 2, HAM, PAS1 et SOH.

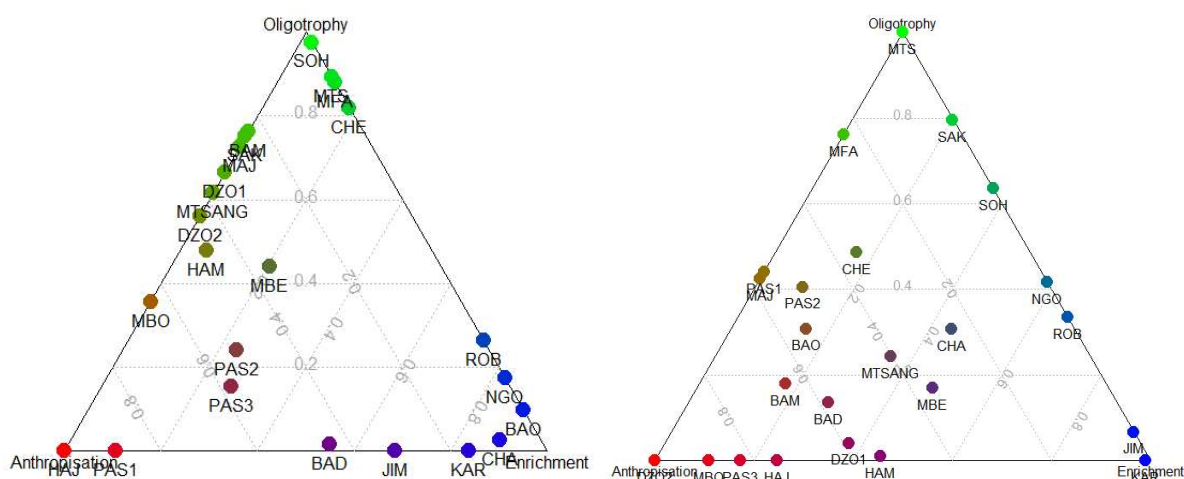


Figure 14 : Validation 2 de la fiabilité multivariée des indicateurs. *A gauche, l'analyse archétypale est réalisée sur les données réelles des variables environnementales. A droite, l'analyse archétypale est réalisée sur les indicateurs.*

Ces deux évaluations de fiabilité des indicateurs ont été réalisées en comparant leurs résultats aux valeurs réelles des variables environnementales qui ont servi à associer les morphotypes à ces dernières.

Pour approfondir l'analyse de fiabilité des indicateurs selon une approche moins circulaire, la validation 1 de fiabilité univariée a été réalisée avec les données de la campagne 2025 et deux séries temporelles distinctes de données de qualité des eaux.

La figure 16 reprend les résultats pour la période la plus courte couvrant une période d'un an et deux mois, de 2023 à 2024.

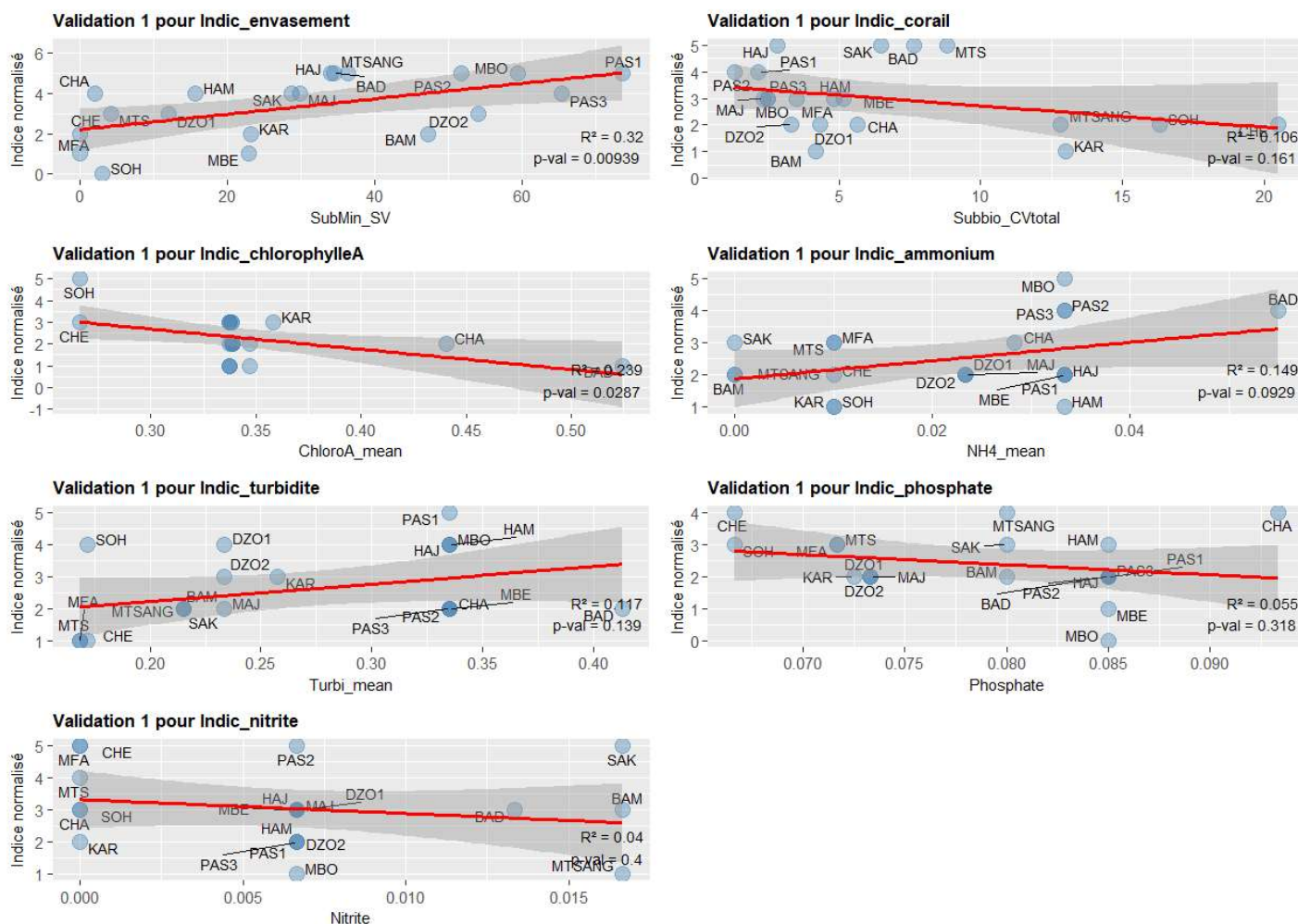


Figure 15 : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs de la campagne 2025 aux données réelles des variables environnementales sur une courte période temporelle (2023-2024). Chaque graphique représente les valeurs de l'indicateur en fonction des valeurs réelles de la variable environnementale ciblée. Un modèle linéaire est calculé avec en sa droite de régression linéaire (en rouge) et son intervalle de confiance à 95% (zone grisée).

Trois indicateurs ont des modèles linéaires avec des coefficients directeurs positifs : *l'envasement*, *l'ammonium* et la *turbidité*. Seul l'indicateur de turbidité ne présente pas de coefficient de détermination significatif (p-value = 0,139). L'indicateur *d'envasement* a un R² plus élevé pour la campagne 2025 que celui de la campagne 2021-2022.

Les quatre autres indicateurs présentent des relations linéaires négatives, parfois associées à des p-values significatives. Lors de la campagne 2021-2022, ces indicateurs présentaient des corrélations positives avec les données environnementales.

Cette analyse a été répétée sur une période à moyen terme couvrant 6 ans de données de qualité des eaux de 2019 à 2024 et les deux campagnes Epodic concernant les données de substrat (figure 17).

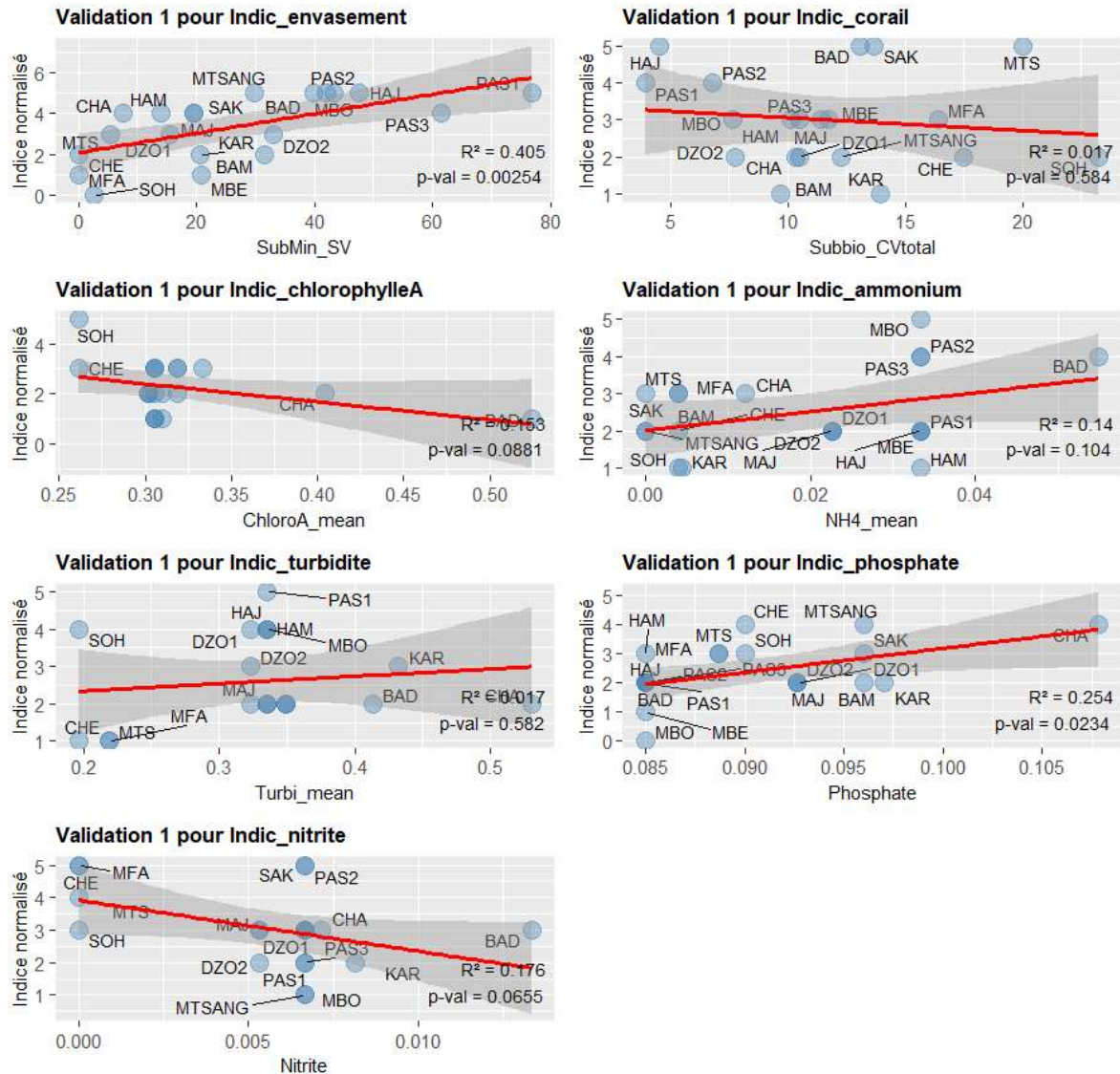


Figure 16 : Validation 1 de la fiabilité univariée des indicateurs de la campagne 2025 aux données réelles des variables environnementales sur une période de moyen terme (2019-2024). Chaque graphique représente les valeurs de l'indicateur en fonction des valeurs réelles de la variable environnementale ciblée. Un modèle linéaire est calculé avec en sa droite de régression linéaire (en rouge) et son intervalle de confiance à 95% (zone grisée).

Les indicateurs varient en fonction de la période des variables environnementales auxquelles ils sont comparés. Chaque point correspond à l'intersection entre la valeur de l'indicateur pour une campagne donnée et la moyenne de la variable environnementale calculée sur X années. Dans les graphiques précédents, cette moyenne était calculée sur 1 an et 3 mois, tandis qu'ici elle est établie sur 6 ans. On observe que la relation linéaire pour le *phosphate* devient positive. Les autres modèles linéaires conservent des coefficients directeurs négatifs, bien que l'intensité ait changé par rapport à la validation précédente.

III. Discussion

III.1. Approche par conditions de référence

III.1.1. Structure de l'approche

L'approche par conditions de référence repose sur la structure de l'enveloppe de référence déterminée par les choix des critères de référence. Ils ont été choisis de façon à correspondre au mieux au contexte socio-environnemental de Mayotte et aux objectifs de l'étude. L'ensemble des variations naturelles considérées comme en bon état ont été prises en compte. Les stations de référence ont été sélectionnées parmi celles échantillonnées lors de la campagne 2021-2022.

L'approche par conditions de référence a été effectuée pour chaque secteur (Z12, Z3 et Z45) en gardant les mêmes stations de référence à chaque fois. Cette décision a été prise afin de restreindre l'enveloppe de référence. En effet, bien que les stations de référence soient les mêmes, les points de l'enveloppe de référence seront différents d'un secteur à l'autre compte tenu de la stratégie d'échantillonnage : dans un secteur, chaque zone présente deux transects uniques (Annexe 1). Dans les rapports Epodic précédents, il a été démontré que les secteurs définis à partir des zones sur la base de critères abiotiques présentent une richesse et une abondance totale différentes. Ce choix s'inspire des travaux de Villsen (2022), qui limite l'approche de référence à deux saisons. Cela permet d'éviter un élargissement excessif de l'enveloppe, qui réduirait la capacité à discriminer les stations tests entre bon et mauvais état.

III.1.2. Evaluation de la robustesse et de la fiabilité

Les métriques calculées pour l'approche ont permis de voir la robustesse et la fiabilité de l'approche à titre qualitatif. Pour chaque secteur (Z12, Z3 et Z45), il existe une relation monotone décroissante entre le taux d'inclusion (InclusionRate) et la distance moyenne aux stations de référence (MeanDistToRef) ainsi qu'entre le résultat d'inclusion (InOut) et la distance moyenne aux stations de référence (figure 18). Ces premières constatations sont plutôt rassurantes puisque plus on s'éloigne de l'enveloppe de référence plus les stations en sont exclues. Ces relations révèlent aussi que l'approche conduite permet de bien discriminer les extrêmes : les stations les plus proches de l'enveloppe sont incluses, tandis que les plus éloignées sont exclues. Cependant, pour les stations dont la distance à l'enveloppe de référence est moyenne (entre 0,7 et 0,8), le modèle parvient difficilement à catégoriser la station. C'est particulièrement vrai pour le secteur Z45 où plusieurs stations avec la même distance à l'enveloppe peuvent être considérées comme inclus ou exclus (en haut à droite sur la figure 18).

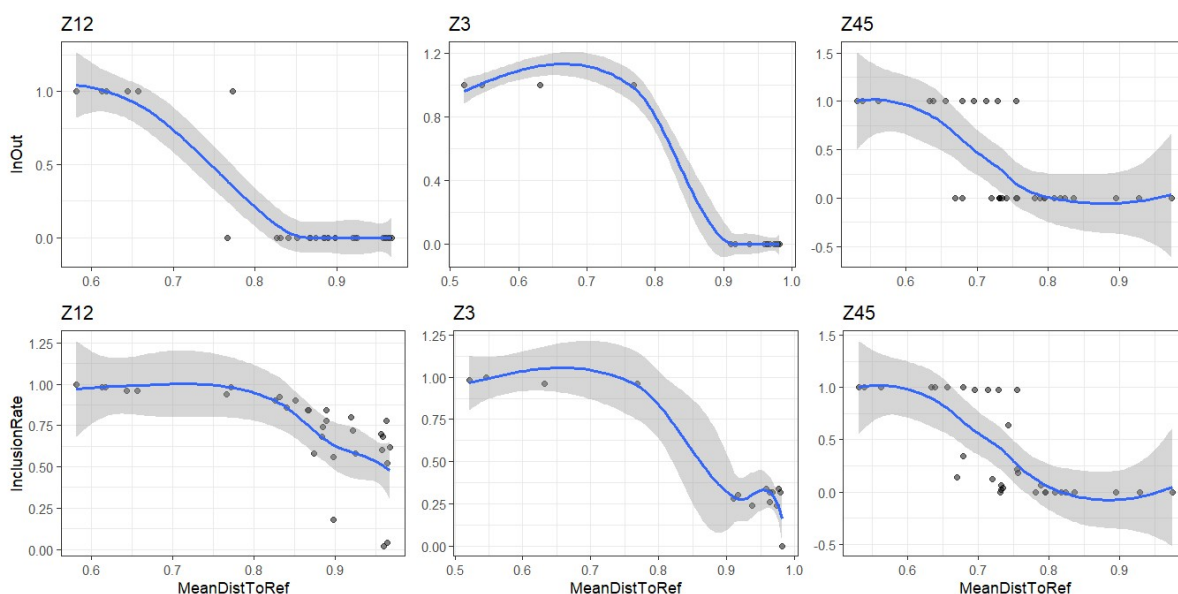


Figure 17 : Validation de l'approche par conditions de référence pour chaque secteur. En haut, les résultats d'inclusion ou d'exclusion (InOut) en fonction de la distance du point à toutes les stations de référence (MeanDistToRef). En bas, le taux d'inclusion du point (InclusionRate) en fonction de sa distance à toutes les stations de référence.

Ces problèmes de discrimination des stations sont directement liés à l'enveloppe de référence sur laquelle se base toute l'approche.

Les critères de référence ont permis de sélectionner sept stations de référence, toutes réparties à l'Ouest de l'île. Cependant, cette sélection présente plusieurs limites.

La première concerne la rigueur des critères utilisés. D'après le rapport sur l'état de santé du récif frangeant (Créocécian 2024), certaines stations de référence sont qualifiées de « moyenne qualité » selon l'indice benthos – substrat dur. Les critères de référence devraient refléter un milieu en bon état. Or, ceux liés aux bassins versants (l'assainissement, la surface imperméabilisée et l'élevage) sont pertinents mais ont été évalués à l'échelle de la masse d'eau. C'est une grande zone qui regroupe plusieurs bassins versants, ce qui rend difficile l'identification précise de l'influence de chacun d'eux sur une station donnée.

La deuxième limite apparaît avec la validation croisée « leave-one-out » qui permet d'évaluer la performance de l'approche sur sa capacité à reconnaître une station de référence comme telle. Les résultats montrent que ce n'est pas le cas (Annexe 8). Ainsi, l'enveloppe de référence se révèle instable, trop sensible au retrait d'un point, ce qui modifie sa forme et ses caractéristiques.

Ces deux constats suggèrent des pistes d'améliorations. Intégrer des critères sur les bassins versants à une échelle plus fine pour mieux relier les pressions aux stations. La sélection des stations de référence serait alors plus pertinente. Le risque associé est la nécessité de données plus détaillées, qui ne sont pour l'instant pas disponibles. L'acquisition peut prendre plusieurs années avant d'avoir des données fines et fiables. De même, augmenter le nombre de stations de référence renforcerait la robustesse de l'enveloppe et sa capacité de discrimination (Bowman & Somers 2005). Cependant, le risque est que ces stations ne soient pas toutes de bonne qualité, conduisant à réduire le pouvoir discriminant du modèle. Ainsi, un équilibre entre précision et faisabilité reste à trouver.

De plus, l'approche par conditions de référence n'a intégré dans l'enveloppe aucune station classée en état médiocre dans le rapport sur l'état de santé des récifs frangeants (Créocéan 2024). Les autres stations exclues présentent un statut moyen. Cependant, quelques divergences apparaissent pour trois stations : MTSANG et SAK sont incluses dans l'enveloppe uniquement dans le secteur Z3, tandis que HAM ne l'est que dans le secteur Z45. Ces stations ont été considérées en bon état dans le rapport sur l'état de santé des récifs.

Dans l'ensemble, la cohérence avec le rapport externe montre que l'approche est globalement fiable pour identifier et exclure les stations de plus mauvaise qualité. Les divergences observées sur certaines stations mettent en évidence la difficulté de définir un « bon état » écologique, qui nécessite un compromis entre précision et nombre suffisant de stations de référence.

III.1.3. Pour et contre de l'approche par conditions de référence

L'approche par conditions de référence permet donc de rendre compte d'un contexte environnemental global en distinguant des stations en bon et en mauvais état. Elle repose sur la définition d'une enveloppe de stations de référence de bonne qualité, représentatives de la variabilité naturelle. Les critères utilisés pour la décrire doivent être bien définis. Ceux utilisés dans la présente étude reposent sur des données d'habitat (*envasement* et *couverture corallienne*) et des caractéristiques des bassins versants (assainissement, surface imperméabilisée et élevage). L'enveloppe doit être stable sans être trop sensible à l'ajout ou au retrait de certaines stations. Elle permet de discriminer clairement les stations en bon et mauvais état.

L'approche basée sur les assemblages d'éponges réalisée dans la présente étude est globalement cohérente avec le rapport de référence sur l'état de santé des récifs coralliens (Créocéan 2024). Aucune station médiocre n'a été intégrée dans l'enveloppe et les stations en très bon état l'ont été. Cependant, la limite principale à l'approche est la difficulté à traiter les stations intermédiaires faiblement dégradées. Cela résulte de l'instabilité de l'enveloppe qui comporte trop peu de stations, dont certaines ne sont pas en bon état.

Ainsi, cette approche paraît prometteuse pour la bioindication à Mayotte mais elle doit être améliorée en intégrant un plus grand nombre de stations de bonne qualité. Cela implique l'acquisition de données plus fines à l'échelle des bassins versants pour obtenir une meilleure correspondance entre pression et station.

III.2. Approche par des indicateurs biologiques ciblés

III.2.1. Structure des indicateurs

Un biais identifié lors de la construction des indicateurs est celui des espèces rares, c'est-à-dire des morphotypes dont l'occurrence est nulle ou très faible. L'enjeu était de garder un maximum d'espèces afin de conserver la structure des assemblages d'éponges au sein des stations tout en s'affranchissant des espèces à faible occurrence. Les résultats indiquent que la structure relative des distances entre sites est largement conservée (Test de Mantel : $r = 0,96$, $p\text{-value} = 0,001$) avec les 21 morphotypes les plus occurrents, ce qui suggère que la sélection opérée préserve l'essentiel de l'information sur les assemblages d'espèces des stations.

Les morphotypes ont ensuite été associés aux variables environnementales grâce à deux méthodes complémentaires : les corrélations de Spearman et l'analyse OMI.

La corrélation de Spearman a été préférée à la corrélation de Pearson car Spearman suppose une relation monotone entre 2 entités tandis que Pearson suppose une relation linéaire. Cela donne donc plus de liberté quant à la forme de la relation, tout en conservant un sens unique (ie positive ou négative). Bien que nous sachions que les relations entre l'abondance d'un morphotype et une variable environnementale sont bien plus complexes qu'une simple monotonie (Annexe 5), il était important de garder ce type d'association. En effet, le but n'est pas de prédire l'état du lagon sur la base des assemblages d'éponges mais bien de rendre compte de son état actuel. Il est donc important de savoir si chaque variable a un effet positif, neutre ou négatif, même partiel, sur l'abondance des morphotypes sélectionnés. Les résultats de cette corrélation ont permis de mettre en lumière des corrélations nulles, le morphotype n'est donc pas influencé par cette variable, et des corrélations positives ou négatives.

L'*ammonium*, la *turbidité* et le *nitrite* n'ont que des morphotypes associés positivement. La corrélation de Spearman ne permet pas de déterminer si ces morphotypes sont favorisés ou simplement tolérants à leur augmentation jusqu'à un certain seuil. Les relations analysées entre chaque morphotype et chaque variable montrent que les morphotypes ne réagissent pas de la même manière face à l'augmentation de ces variables, avec, dans certains cas, des relations en cloche (Annexe 5). Ces relations mettent en évidence le principe de tolérance écologique : chaque morphotype dispose d'une gamme de tolérance vis-à-vis des variables environnementales. L'espèce se maintient et se développe dans une gamme, puis au-delà d'un seuil la variable devient limitante, voire délétère. Cela conduit à reconsidérer la manière dont les indicateurs sont interprétés, non pas comme des réponses linéaires à l'augmentation d'un facteur, mais comme le reflet d'une gamme de tolérance. Ainsi, leur variation peut traduire aussi bien une condition optimale qu'une tolérance sous contrainte, ce qui complexifie leur interprétation.

Le *phosphate* ne présente que des morphotypes négativement associés. L'augmentation de la concentration en phosphate dans le milieu est donc néfaste pour ces espèces. Ce résultat est en contradiction avec la littérature, qui montre que les éponges sont capables d'utiliser le phosphate dissous et de participer ainsi au cycle du phosphore (Maldonado et al. 2012, 2024). Une hypothèse possible est que les apports en phosphate à Mayotte proviennent principalement de sources anthropiques, telles que les lessives domestiques encore pratiquées dans les cours d'eau ou l'usage d'engrais agricoles. Dans ce cas, le phosphate est accompagné d'autres substances chimiques qui pourraient être nocives pour les éponges. L'indicateur ne traduirait pas l'impact direct du phosphate mais plutôt l'impact d'autres substances chimiques.

L'*envasement*, la *couverture corallienne* et la *chlorophylle A* ont des morphotypes négativement et positivement associés. Les morphotypes réagissent donc différemment face à ces variables, certains les tolèrent et d'autres non. Cela peut être dû à certaines différences physiologiques, morphologiques ou encore liés au microbiote symbiotique des éponges, rendant les morphotypes tolérants ou favorisés à ces variables (Maldonado et al. 2012, Rix et al. 2018, Schönberg 2021).

La deuxième méthode est l'analyse OMI, qui permet de détecter les espèces marginales, c'est-à-dire celles dont les conditions environnementales s'écartent de la moyenne des conditions du jeu de données. Certaines associations ont été récurrentes avec la corrélation de Spearman et d'autres ont

été mises en évidence exclusivement par l'analyse OMI. Pour les variables *ammonium*, *turbidité* et *nitrite*, toutes les associations négatives ont été mises en lumière par l'analyse OMI permettant ainsi de faire le calcul de l'indicateur écologique par la suite, sans quoi il n'aurait pas été possible puisque reposant sur le rapport des abondances de morphotypes informatifs.

Les corrélations de Spearman et l'analyse OMI n'ont pas permis d'expliquer toutes les relations entre variables environnementales et morphotypes, comme pour le *phosphate* (un seul morphotype associé positivement) ou la *turbidité* (un seul associé négativement). Les deux méthodes apparaissent néanmoins complémentaires : Spearman est plus stricte, reposant sur l'hypothèse de relations monotones et univariées, tandis que l'OMI explore des relations multivariées sans hypothèse préalable. Il ressort de ces analyses que *l'envasement* et la *couverture corallienne* sont les facteurs présentant le plus grand nombre de morphotypes informatifs. Ce résultat reflète aussi la quantité de données disponibles, plus importante pour ces variables. Pour gagner en précision et robustesse, ces méthodes nécessitent donc des données environnementales riches, couvrant à la fois une échelle spatiale et temporelle large et incluant plusieurs répliques.

Après standardisation des abondances et identification des morphotypes informatifs pour chaque facteur environnemental, une pondération a été appliquée aux morphotypes les plus représentatifs de certains indicateurs afin de renforcer leur influence dans le calcul. Le choix des morphotypes pondérés s'est fait au regard de leur traits fonctionnels : leur morphologie pour les indicateurs de *turbidité* et *d'envasement* et leur microbiote pour l'indicateur *ammonium*. Le premier lien paraît assez évident, comme l'ont montré plusieurs études synthétisées dans la revue de (Schönberg 2021)). Le deuxième lien paraît plus complexe : dans ce projet, le critère retenu est le statut High Microbiote Abundance (HMA) de l'éponge. Les éponges HMA possèdent une plus grande diversité et abondance en micro-organismes. Sur ce principe, il a été supposé qu'elles seraient davantage capables de réaliser des transformations du cycle de l'azote. Toutefois, rien ne garantit que ces éponges possèdent effectivement les micro-organismes dotés des capacités fonctionnelles nécessaires pour utiliser ou résister à *l'ammonium*. Ce critère de pondération pourrait donc être affiné par des recherches plus approfondies visant à identifier la présence de micro-organismes impliqués dans l'oxydation de l'ammonium, tels que certaines archées et bactéries (Southwell et al. 2008).

III.2.2. Evaluation de la robustesse des indicateurs

La robustesse des indicateurs a été évaluée en les recalculant tout en enlevant tour à tour un morphotype. Ceci a permis de voir la dépendance de chaque indicateur aux morphotypes. Les résultats ont montré que, dans la majorité des cas, le retrait d'un morphotype n'est pas bénéfique à l'indicateur puisque sa corrélation avec les valeurs réelles des facteurs environnementaux diminue. Les morphotypes utilisés sont donc essentiels aux calculs des indicateurs.

Enfin, il est difficile de comprendre pourquoi certains indicateurs sont plus sensibles que d'autres au retrait de certains morphotypes. Cependant, il semble qu'un nombre minimum de morphotypes soit nécessaire pour assurer leur robustesse. Par exemple, l'indicateur de *turbidité* ne repose que sur quatre morphotypes, dont un seul associé négativement. Or, une condition favorable à un morphotype ne garantit pas sa présence, car celle-ci dépend aussi d'autres facteurs. Ainsi, si un indicateur s'appuie

sur trop peu de morphotypes, la probabilité qu'aucun d'entre eux ne soit présent augmente, non pas parce que le facteur environnemental ciblé est inadapté, mais parce que d'autres contraintes limitent la présence du morphotype. L'intégration d'un plus grand nombre de morphotypes permettrait donc d'accroître la puissance de l'indicateur et sa capacité à rester fiable dans des contextes environnementaux variés.

III.2.3. Evaluation de la fiabilité des indicateurs

Les indicateurs construits afin d'expliquer précisément la dégradation de certaines stations ont permis de mettre en évidence des patrons géographiques dans des états de santé différents. Tout d'abord, on retrouve l'opposition marquée entre l'Est et l'Ouest de l'île mise en évidence par l'approche de conditions de référence (à l'Ouest une grande majorité de stations de référence). La façade Est a des indicateurs *d'ammonium* et *d'envasement* élevés caractérisant un milieu fortement impacté par des forts rejets d'eaux usées et des apports terrigènes importants. La partie Ouest présente, quant à elle, des valeurs de *chlorophylle A* supérieure correspondant à un milieu plus productif. La partie Nord/Nord-Est de Mayotte est fortement impactée par les activités humaines, notamment en raison des rejets d'assainissement liés à la forte densité de population de Mamoudzou (28 % de la population), où de nombreuses habitations ne sont pas raccordées aux réseaux (Insee 2019). Cette zone, déjà identifiée dans les phases précédentes du projet Epodic, subit l'influence marquée de bassins versants anthropisés et présente une faible productivité. De plus, son enclavement entre Grande Terre et Petite Terre, combiné à l'absence de passes majeures dans la barrière externe, limite le renouvellement de l'eau.

La partie Nord-Ouest de l'île, quant à elle, est la plus productive avec des valeurs d'indicateurs de *chlorophylle A* très élevée et un *envasement* moindre. Les stations de référence MFA et MTS sont situées dans cette zone géographique. Malgré la production très élevée, l'indicateur de *turbidité* est faible ce qui peut être expliquée par la passe importante dans la barrière externe qui permet un renouvellement des eaux importants. De plus, cette partie de l'île présente des valeurs d'indicateurs de *nitrite* et de *phosphate* élevés traduisant un apport en engrais et en lessive important, ce qui pourrait favoriser la production de matière organique. Ces résultats sont en accord avec le rapport sur l'état de santé des récifs frangeants de 2023 (Créocéan 2024) et l'état des lieux du bassin hydrographique de Mayotte (Tabary et al. 2020). Cette zone géographique bien que présentant les stations les moins dégradées de l'île sont en proie à des pressions anthropiques différentes de celles impactant l'autre côté de l'île : la pression agricole semble être plus forte.

Enfin la baie de Bouéni est particulière de par sa configuration. Il s'agit de la plus grande baie de l'île, elle est très enfoncée et encerclée par la terre sur ses trois quarts. Il y a donc très peu de renouvellement d'eau dans cette zone. De plus, la plus grande mangrove de l'île est présente en fond de baie avec une superficie de près de 200ha (Cremades 2010), ce qui augmente la turbidité de la zone comme on peut le voir avec l'indicateur de *turbidité* qui est élevé pour les stations de la baie. La mangrove charrie des nutriments essentiels à la production de matière organique comme l'atteste les valeurs de l'indicateur de *chlorophylle A* élevées. Il est important de souligner que la turbidité est élevée dans la partie Nord/Nord-Est et dans la baie de Bouéni, mais que son origine diffère. Dans la première zone, elle est principalement due aux pressions anthropiques, tandis que dans la baie de Bouéni, elle résulte d'apports terrigènes naturels liés à la mangrove (Cremades 2010). Ainsi, l'indicateur de

turbidité, pris isolément, ne permet pas de déterminer l'origine de cette pression. L'interprétation nécessite de croiser ces résultats avec des paramètres géographiques et anthropiques.

Les validations (corrélations univariés et analyse archétypale multivariée) montrent que les indicateurs retranscrivent globalement bien la réalité, avec des coefficients de direction positifs et des stations correctement caractérisées par rapport aux valeurs réelles des variables (figures 15 et 16).

Il est tout de même important d'être précautionneux quant à l'interprétation de ces résultats sur plusieurs points. Tout d'abord, les valeurs des indicateurs ciblés sont comparées aux valeurs réelles des variables environnementales mais l'échelle des données temporelle de qualité d'eau est très grande. En effet, pour chaque station la valeur réelle des variables *ammonium*, *nitrite*, *phosphate*, *turbidité* et *chlorophylle A* est une seule moyenne de données sur 15 ans. Il est alors plus convenable d'avoir davantage confiance dans les résultats des modèles pour les variables *couverture corallienne* et *envasement*.

De plus, toutes les validations ont été effectuées sur les données qui ont servies à établir les associations entre les morphotypes occurrents et les variables environnementales. L'approche développée est circulaire, il est donc normal que trouver des résultats qui sont positifs. C'est pourquoi afin de tester la fiabilité des indicateurs, un test en utilisant des indicateurs calculés avec les données 2025 a été réalisé (figures 16 et 17). Les indicateurs *envasement*, *ammonium* et *turbidité* présentent des modèles linéaires avec des coefficients directeurs positifs bien que les deux derniers ne soient pas significatifs. Ces indicateurs sont les plus fiables et permettent de retranscrire la réalité que ce soit sur du court, moyen ou long terme. Le meilleur d'entre eux semble être celui de *l'envasement* : les assemblages d'éponges permettent donc de caractériser les variations d'envasement au sein du lagon.

Les résultats montrent que certains indicateurs, comme la *couverture corallienne*, la *chlorophylle A* et le *nitrite*, sont peu fiables car ils sous-estiment les variables environnementales lorsqu'elles sont élevées. Cela interroge sur leur capacité à être réellement décrits par les ratios d'abondance d'éponges, en particulier pour le *nitrite* qui présente des comportements incohérents à différentes étapes des analyses. Par ailleurs, la comparaison des deux périodes étudiées suggère que certains indicateurs, tel le *phosphate*, pourraient traduire des dynamiques à plus long terme (≥ 6 ans), tandis que leur pertinence à court terme reste limitée.

III.2.4. Pour et contre des indicateurs biologiques ciblés

A la suite de l'approche par conditions de référence qui a fait état du contexte environnemental global du lagon mahorais, les indicateurs biologiques ciblés ont pour objectif de mettre en évidence les causes de dégradation de certaines stations, en se basant sur des rapports d'abondances de morphotypes informatifs. Il s'agit d'une approche fine permettant de distinguer différentes pressions et d'identifier des zones soumises à des facteurs distincts. Certains d'entre eux présentent une bonne robustesse et fiabilité : *l'envasement*, *l'ammonium* et la *turbidité*. L'indicateur biologique le plus fiable de l'étude est celui de *l'envasement* puisqu'il a passé tous les tests avec succès en présentant des corrélations univariées positives et significatives. Ainsi les assemblages de certaines éponges de mer permettent de caractériser l'envasement de manière précise. Cette variable environnementale est une cause

proximale de l'impact anthropiques des bassins versants sur le lagon. Elle est la conséquence d'apports terrigènes importants (Desprats et al. 2023). L'indicateur *d'envasement* est donc pratiquement fonctionnel et pourrait servir, dans les années à venir, à suivre l'impact de ce forçage majeur.

Les indicateurs de *chlorophylle A* et de *couverture corallienne* présentent, quant à eux, une faible fiabilité tout comme celui du *nitrite*. Il semblerait que cette dernière variable ne puisse pas être traduite par des assemblages d'éponges puisque la recherche du coefficient de pondération ainsi que le test de robustesse ont révélé de grandes instabilités. De plus, les interprétations des corrélations sont parfois ambiguës puisqu'il est difficile de dire si les corrélations positives sont des tolérances ou des préférences si la relation directe entre l'abondance du morphotype et de la variable n'est pas évaluée de plus près (courbe en cloche ou relation strictement monotone). Aussi, les variations de *turbidité* (naturelles ou d'origine anthropique) semblent pouvoir être caractérisées par les assemblages d'éponges. L'indicateur de *phosphate* semble prometteur pour retranscrire des variations sur du moyen à long terme. Cependant, il reste à déterminer si cet indicateur retranscrit bien les variations de phosphate et pas de produits chimiques associés.

Enfin, un point clef concerne la disponibilité des données environnementales, actuellement trop limitée. Un suivi plus fréquent et à une échelle spatiale plus fine permettrait de mieux discriminer l'influence des facteurs sur chaque station et d'évaluer plus précisément la capacité des indicateurs à retranscrire la réalité. L'apport de données environnementales à plus haut débit, tant dans le temps que dans l'espace, constitue ainsi une condition essentielle pour développer des indicateurs fiables et robustes.

Conclusion

Les deux approches développées paraissent prometteuses puisqu'elles permettent de rendre compte de façon fine de l'état de santé des récifs frangeants de l'île et de comprendre ce qu'il l'explique. Des améliorations restent, tout de même, à apporter puisque dans l'état seulement un indicateur pourrait être utilisé : l'*envasement* présente des résultats de robustesse et de fiabilité forts. Les autres indicateurs présentent plusieurs points à améliorer et les assemblages d'éponges ne paraissent pas pouvoir rendre compte des variations de *nitrite*. Il serait donc envisageable d'abandonner cet indicateur. L'approche par conditions de référence présente aussi des points d'amélioration importants qui passe notamment par la consolidation de l'enveloppe des stations de référence. Les deux approches nécessitent une meilleure disponibilité des données de qualité de l'eau et des bassins versants, tant sur le plan spatial que temporel. Cet aspect constitue le levier principal d'amélioration des approches, mais il ne pourra être pleinement traité qu'au travers de plusieurs campagnes. Enfin, sur un plus court terme, la bibliographie sur les traits fonctionnels du microbiote peut être affinée afin d'aller plus loin dans les pondérations et donc d'affiner les précisions des indicateurs. Cette étape sera à coupler avec une identification taxonomique précise de chaque morphotype. En effet, une détermination précise jusqu'à l'espèce permettra d'améliorer les connaissances fonctionnelles et *in fine* les indicateurs.

Bibliographie

- A. El-Naggar H (2021) Human Impacts on Coral Reef Ecosystem. In: *Natural Resources Management and Biological Sciences*. R. Rhodes E, Naser H (eds) IntechOpen
- Abdallah H, Saies M (2015) Document d'accompagnement numéro 4 : résumé du programme de surveillance.
- Angermeier PL, Karr JR (2019) Ecological Health Indicators. In: *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p 391–401
- Bailey RC, Linke S, Yates AG (2014) Bioassessment of freshwater ecosystems using the Reference Condition Approach: comparing established and new methods with common data sets. *Freshwater Science* 33:1204–1211.
- Bailey RC, Norris RH, Reynoldson TB (2004) The Reference Condition Approach: In a nutshell. In: *Bioassessment of Freshwater Ecosystems*. Springer US, Boston, MA, p 145–152
- Bauckhage C, Thureau C (2009) Making Archetypal Analysis Practical. In: *Pattern Recognition. Lecture Notes in Computer Science*, Denzler J, Notni G, Süße H (eds) Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, p 272–281
- Becerro M, Wörheide G, Dohrmann M, Erpenbeck D, Larroux C, Maldonado M, Voigt O, Borchellini C, Lavrov D, Cardenas P, Pérez T, Boury-Esnault N, Rützler K, Wulff J, Uriz MJ, Turon X (2013) *Advances in Sponge Science: Phylogeny, Systematics, Ecology*, Elsevier. Academic Press.
- Bell JJ, McGrath E, Biggerstaff A, Bates T, Bennett H, Marlow J, Shaffer M (2015) Sediment impacts on marine sponges. *Marine Pollution Bulletin* 94:5–13.
- Borja A, Muxika I (2005) Guidelines for the use of AMBI (AZTI's Marine Biotic Index) in the assessment of the benthic ecological quality. *Marine Pollution Bulletin* 50:787–789.
- Bowman MF, Somers KM (2005) Considerations when Using the Reference Condition Approach for Bioassessment of Freshwater Ecosystems. *Water Quality Research Journal* 40:347–360.
- Brun M (2016) Études méthodologiques développées à l'échelle nationale. Livrable 1 – Confiance et précision pour l'indicateur M-AMBI. Ifremer, France.
- Burke L, Reyter K, Spalding M, Perry A (2012) Les récifs coralliens en péril - Revisité - Synthèse à l'intention des décideurs. IFRECOR, France.
- Carballo JL, Cruz-Barraza JA, Vega C, Nava H, Chávez-Fuentes M del C (2019) Sponge diversity in Eastern Tropical Pacific coral reefs: an interoceanic comparison. *Sci Rep* 9:9409.
- Charroux S (2023) Les systèmes littoraux de Mayotte : dynamiques hydro-sédimentaires dans un contexte de subsidence rapide.pdf. Géographie, Université de la Réunion, Mayotte
- Corse E, Le Bozec C (2022) Projet EpoDic- Implications des assemblages d'éponges pour la bioindication du littoral lagunaire de Mayotte. Université de Mayotte, Mayotte.
- Corse E, Le Bozec C, Journiac L (2024) Projet EpoDic II - Implication des assemblages d'éponges pour la bioindication du littoral lagunaire de Mayotte phase II. Université de Mayotte, Mayotte.
- Cremades C (2010) Cartographie des habitats naturels des mangroves de Mayotte.

- Créocéan (2024) Campagne ORC Mayotte 2023 - Suivi des récifs frangeants.
- Cutler A, Breiman L (1994) Archetypal Analysis. *Technometrics* 36:338–347.
- De Goeij JM, Van Oevelen D, Vermeij MJA, Osinga R, Middelburg JJ, De Goeij AFPM, Admiraal W (2013) Surviving in a Marine Desert: The Sponge Loop Retains Resources Within Coral Reefs. *Science* 342:108–110.
- Desprats JF, Rolland G, Foucher A, Vancauteran D, Landemaine V, Lanini S, Evrard O, Rinaudo JD, Vignerot B, Cerdan O, Hassani A, Said K, Le Goff V, Beltramo M, Bonne P, L’hotelier A, Beudard F, Grangeon S, Mavouna A (2023) Projet LESELAM 3 Lutte contre l’Erosion des Sols et l’Envasement du Lagon à Mayotte. BRGM, Mayotte.
- Dolédec S, Chessel D, Gimaret-Carpentier C (2000) Niche separation in community analysis : A new method. *Ecology* 81:2914–2927.
- Gobet A, Quince C, Ramette A (2010) Multivariate Cutoff Level Analysis (MultiCoLA) of large community data sets. *Nucleic Acids Res* 38:e155.
- González-Murcia S, Ekins M, Bridge TCL, Battershill CN, Jones GP (2023) Substratum selection in coral reef sponges and their interactions with other benthic organisms. *Coral Reefs* 42:427–442.
- Guiollot E, Guillemain D, Renard E, Borchellini C, Schenkelaars Q (2024) The *Oscarella* sponges genus: a hidden yet colorful diversity. *bioRxiv*:2024.10.26.620226.
- Hogg M, Tendal O, Conway K, Pomponi S, van Soest R, Gutt J, Krautter M, Roberts J (2010) Deep-sea sponge grounds: Reservoirs of biodiversity. *Clinical and Experimental Allergy - CLIN EXPERIMENT ALLERGY* 32.
- Holmes KE (2000) Effects of eutrophication on bioeroding sponge communities with the description of new West Indian sponges, *Cliona* spp. (Porifera: Hadromerida: Clionidae). *Invertebrate Biology* 119:125–138.
- Hughes TP, Baird AH, Bellwood DR, Card M, Connolly SR, Folke C, Grosberg R, Hoegh-Guldberg O, Jackson JBC, Kleypas J, Lough JM, Marshall P, Nyström M, Palumbi SR, Pandolfi JM, Rosen B, Roughgarden J (2003) Climate Change, Human Impacts, and the Resilience of Coral Reefs. *Science* 301:929–933.
- Insee (2024a) Estimation de population par département, sexe et grande classe d’âge - Années 1975 à 2025.
- Insee (2019) Les villages de Mayotte en 2017, des conditions de vie inégales entre villages.
- Insee (2024b) L’essentiel sur... Mayotte. <https://www.insee.fr/fr/statistiques/4632225> (accessed April 23, 2025)
- Karr JR (2008) Ecological Health Indicators. In: *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p 1037–1041
- Kettlewell HBD (1955) Selection experiments on industrial melanism in the Lepidoptera. *Heredity* 9:323–342.
- Maldonado M (2016) Sponge waste that fuels marine oligotrophic food webs: a re-assessment of its origin and nature. *Marine Ecology* 37:477–491.

- Maldonado M, Aguilar R, Bannister RJ, Bell JJ, Conway KW, Dayton PK, Díaz C, Gutt J, Kelly M, Kenchington ELR, Leys SP, Pomponi SA, Rapp HT, Rützler K, Tendal OS, Vacelet J, Young CM (2015) Sponge Grounds as Key Marine Habitats: A Synthetic Review of Types, Structure, Functional Roles, and Conservation Concerns. In: *Marine Animal Forests*. Rossi S, Bramanti L, Gori A, Orejas Saco Del Valle C (eds) Springer International Publishing, Cham, p 1–39
- Maldonado M, Bayer K, López-Acosta M (2024) Nitrogen and Phosphorus Cycling Through Marine Sponges: Physiology, Cytology, Genomics, and Ecological Implications. In: *Frontiers in Invertebrate Physiology: A Collection of Reviews*, CRC Press. Apple Academic Press, p 92
- Maldonado M, Ribes M, Van Duyl FC (2012) Nutrient Fluxes Through Sponges. In: *Advances in Marine Biology*. Elsevier, p 113–182
- Marques JC (2008) Coastal and Estuarine Environments. In: *Encyclopedia of Ecology*. Elsevier, p 619–630
- McNellie MJ, Oliver I, Dorrough J, Ferrier S, Newell G, Gibbons P (2020) Reference state and benchmark concepts for better biodiversity conservation in contemporary ecosystems. *Global Change Biology* 26:6702–6714.
- Morganti TM, Slaby BM, de Kluijver A, Busch K, Hentschel U, Middelburg JJ, Grotheer H, Mollenhauer G, Dannheim J, Rapp HT, Purser A, Boetius A (2022) Giant sponge grounds of Central Arctic seamounts are associated with extinct seep life. *Nat Commun* 13:638.
- Nicet JB, Facon M, Poignant A, Beaufort M, Wickel J (2025) Impact du cyclone Chido et de la tempête Dikeledi sur les récifs coralliens de Mayotte - Effets cumulés avec le blanchissement corallien massif de 2024. Mayotte.
- Nicet JB, Wickel J, Facon M, Cuvillier A (2024) Intensité et impact du blanchissement corallien massif de 2024 sur les récifs coralliens de Mayotte.
- Parmar TK, Rawtani D, Agrawal YK (2016) Bioindicators: the natural indicator of environmental pollution. *Frontiers in Life Science* 9:110–118.
- Pita L, Rix L, Slaby BM, Franke A, Hentschel U (2018) The sponge holobiont in a changing ocean: from microbes to ecosystems. *Microbiome* 6:46.
- Reynoldson TB, Norris RH, Resh VH, Day KE, Rosenberg DM (1997) The Reference Condition A Comparison of Multimetric and Multivariate Approaches to Assess Water-Quality Impairment Using Benthic Macroinvertebrates. 16:833–852.
- Rix L, De Goeij J, Van Oevelen D, Struck U, Al-Horani F, Wild C, Naumann M (2018) Reef sponges facilitate the transfer of coral-derived organic matter to their associated fauna via the sponge loop. *Mar Ecol Prog Ser* 589:85–96.
- Roberts D, Smith A, Ajani P, Davis A (1998) Rapid changes in encrusting marine assemblages exposed to anthropogenic point-source pollution: a “Beyond BACI” approach. *Mar Ecol Prog Ser* 163:213–224.
- Schönberg CHL (2021) No taxonomy needed: Sponge functional morphologies inform about environmental conditions. *Ecological Indicators* 129:107806.

- Sheppard C, Davy S, Pilling G, Graham N (2017) *The Biology of Coral Reefs*, 2nd ed. Oxford University PressOxford.
- Southwell MW, Popp BN, Martens CS (2008) Nitrification controls on fluxes and isotopic composition of nitrate from Florida Keys sponges. *Marine Chemistry* 108:96–108.
- Stoddard JL, Larsen DP, Hawkins CP, Johnson RK, Norris RH (2006) Setting expectations for the ecological condition of streams: the concept of reference condition. *Ecological Applications* 16:1267–1276.
- Sturbois A, De Cáceres M, Bifulchi A, Bioret F, Boyé A, Gauthier O, Grall J, Grémare A, Labrune C, Robert A, Schaal G, Desroy N (2023) Ecological quality assessment: A framework to report ecosystems quality and their dynamics from reference conditions. *Ecosphere* 14:e4726.
- Tabary M, Monteignies L, Lesollic M, Collet A, Ratsimihara T (2020) Etat des lieux 2019 du bassin hydrographique de mayotte - Tome 2 : analyse des impacts des activités humaines sur l'état des masses d'eau. Comité de l'eau et de la biodiversité de Mayotte, Mayotte.
- Villsen K (2022) The relationship between a predator's diet its prey community and its habitat: Perspectives for the conservation of the Rhone streber. *Sciences de l'environnement, Ecologie*, Aix-Marseille Université, nstitut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie marine et continentale (IMBE)
- Wickel J, Nicet J-B, Pinault M (2024) Evaluation de milieux naturels - Evaluation de l'état de santé des récifs coralliens et des peuplements ichtyologiques à Mayotte - Suivie 2023 des récifs internes et barrière. MAREX, Mayotte.
- Xavier JR, Van Soest RWM (2012) Diversity patterns and zoogeography of the Northeast Atlantic and Mediterranean shallow-water sponge fauna. *Hydrobiologia* 687:107–125.

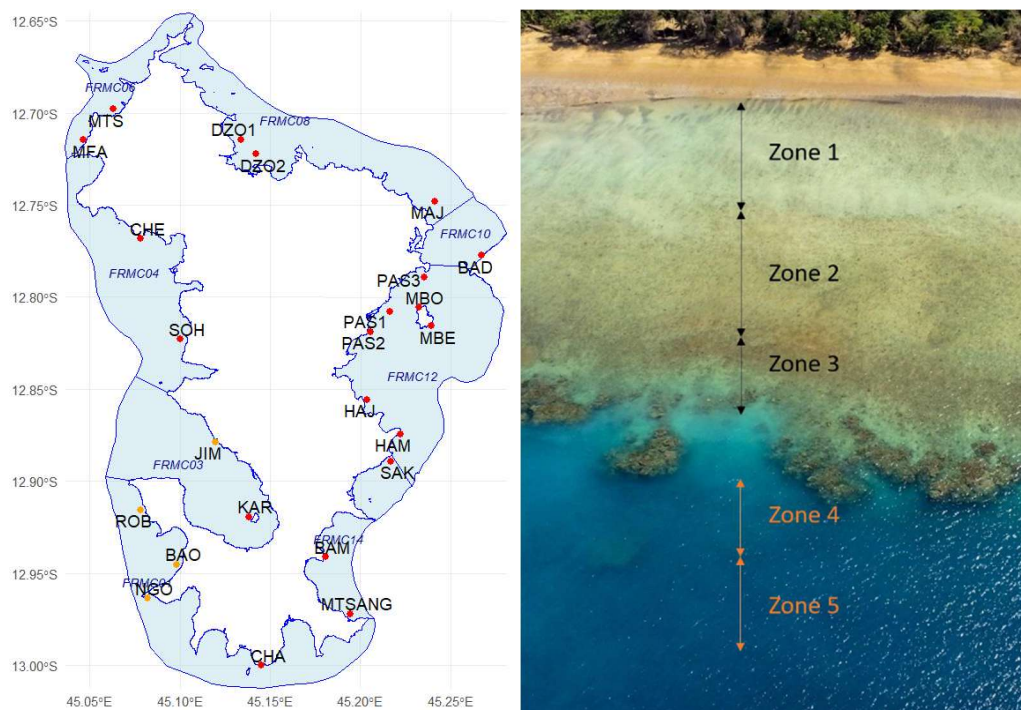
Annexes

Annexe 1 : Plan d'échantillonnage du projet Epodic.

Le plan d'échantillonnage suivant a été mis en place lors de la première phase du projet Epodic (Corse & Le Bozec 2022). Comme évoqué dans l'introduction, deux campagnes de terrain ont été effectuées. La première en 2021-2022 permettant d'échantillonner 24 stations à travers le récif frangeant : sur le platier et au pied du tombant. La deuxième campagne effectuée en 2025 a permis de rééchantillonner 20 stations. Les 4 dernières stations seront faites en Septembre. Pour chaque station, une zonation a été établie depuis la plage jusqu'au pied du tombant. Les descriptions de chaque zone sont les suivantes :

- La Zone 1 est sablo voire sablo-vaseuse avec quelques roches ou débris coralliens. La présence de macro-algues et/ou d'herbiers est aussi possible.
- La Zone 2 est composée de sable et de dalles cimentées avec quelques patchs de corail.
- La Zone 3 est en haut du tombant et est composée majoritairement de structures dures recouvertes de coraux divers.
- La Zone 4 est au pied du tombant.
- La Zone 5 est située plus en profondeur en s'éloignant du tombant avec des habitats plus variables (alternance de substrat sableux ou vaseux et des patates de corail).

La carte et la photo suivantes reprennent la figure 1 disponible dans le corps du texte :



La station MBO (M'bouzi Ouest) a une zonation particulière avec l'absence des zones 1 et 3. Il a été décidé de la garder tout de même dans les jeux de données puisqu'elle a été échantillonnée dans son entièreté.

Les trois premières zones ont été échantillonnées en palmes, masque et tuba (PMT) et les deux dernières en plongée bouteille puisqu'elles sont situées à une profondeur maximale de 20m. Dans chaque zone deux échantillonnages ont été effectués afin de récolter :

- Des données biologiques : Les morphotypes d'éponges sont identifiés le long de deux transects parallèles à la côte de 50m de long, séparés d'au moins 20m pour garantir leur indépendance. De ce fait, 10 transects sont effectués par stations, exceptés pour la station MBO qui présente 6 transects par campagne.
- Des données de substrat : Les variables de substrats identifient et mesurent le pourcentage de recouvrement des différents substrats (vase, corail, dalle, herbier...) dans 3 quadrats d'1 m² le long de chaque transect mis en place pour récolter les données biologiques.

J'ai personnellement participé aux plongées bouteille sur la moitié des stations échantillonnées sur la campagne 2025. Mon travail consistait à dérouler le quintuple décamètre pour faire les transects, placer les quadras au hasard, aider à l'identification et au dénombrement des morphotypes et prendre des photos des individus pour alimenter la base de données photographique.

Annexe 2 : Profils écologiques des morphotypes occurrents et justification du biais lié à la taille de la niche écologique.

Les morphotypes occurrents ne sont pas répartis de la même manière le long de la zonation. Trois profils écologiques se distinguent :

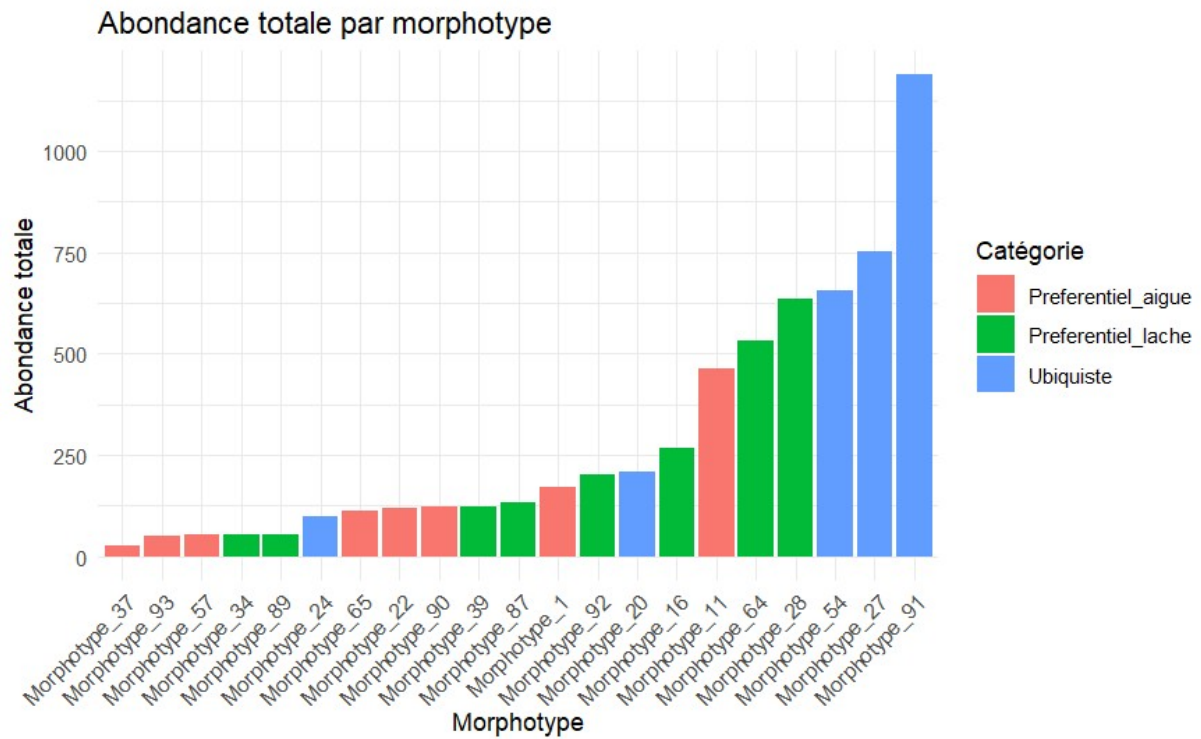
- Les ubiquistes présents dans toutes les zones dans des proportions égales,
- Les préférentiels lâches présents dans deux ou trois zones majoritairement,
- Les préférentiels aigües présents dans une seule zone en majorité.

Voici un tableau récapitulant les profils écologiques de chaque morphotype occurrent avec le pourcentage de leur abondance relative dans chaque zone. Le coefficient de variation (CV) a permis de distinguer les profils écologiques :

- CV $\in [0 ; 1]$: le morphotype est ubiquiste (bleu),
- CV $\in]1 ; 1.38]$: le morphotype est préférentiel lâche (vert),
- CV > 1.38 : le morphotype est préférentiel aigüe (orange).

Morphotypes occurrents	Z1	Z2	Z3	Z4	Z5	Total	CV
Morphotype_11	11,04	88,31	0,65	0	0	100	1,92
Morphotype_1	81,18	18,24	0,59	0	0	100	1,75
Morphotype_65	2,65	81,42	11,5	4,42	0	100	1,73
Morphotype_22	24,37	75,63	0	0	0	100	1,64
Morphotype_37	70,37	0	0	0	29,63	100	1,55
Morphotype_93	0	13,46	73,08	13,46	0	100	1,52
Morphotype_90	18,03	69,67	12,3	0	0	100	1,44
Morphotype_57	1,89	66,04	26,42	3,77	1,89	100	1,39
Morphotype_16	0	0	0,38	43,61	56,02	100	1,38
Morphotype_28	0,16	1,57	2,04	39,47	56,76	100	1,32
Morphotype_34	0	0	5,66	37,74	56,6	100	1,29
Morphotype_92	0	0	5,94	39,6	54,46	100	1,27
Morphotype_64	20,86	60,9	15,23	2,63	0,38	100	1,22
Morphotype_87	0	3,76	6,02	48,12	42,11	100	1,16
Morphotype_39	0	4,92	4,92	45,9	44,26	100	1,15
Morphotype_89	0	9,09	7,27	52,73	30,91	100	1,08
Morphotype_91	0,17	5,21	29,52	37,59	27,5	100	0,82
Morphotype_24	7	11	14	33	35	100	0,65
Morphotype_54	1,37	14,16	22,22	35,77	26,48	100	0,65
Morphotype_20	35,41	17,7	8,61	22,49	15,79	100	0,50
Morphotype_27	10,39	23,83	29,16	24,77	11,85	100	0,42

Le biais lié à la taille de la niche écologique se base sur le fait que les morphotypes ubiquistes ont une abondance totale plus élevés que les deux autres catégories. Le graphe ci-dessous supporte bien cette hypothèse. Il est donc important de standardiser les abondances pour pallier ce biais.



Annexe 3 : Traits fonctionnels pondérés et morphotypes associés par indicateur.

La pondération des morphotypes se fonde sur leurs traits fonctionnels : la morphologie pour les indicateurs *turbidité* et *d'envasement*, et le microbiote (HMA) pour *l'ammonium* et le *nitrite*. Le tableau suivant présente, pour chaque indicateur, les traits fonctionnels utilisés ainsi que les numéros des morphotypes correspondants.

Pour la turbidité et l'envasement, on fait la distinction entre les morphologies qui avantagent les organismes en les rendant plus tolérants et celles qui les désavantagent en les rendant intolérants.

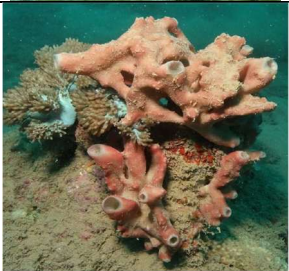
TURBIDITE : morphologie de l'éponge (Schönberg 2021)			
Tolérantes	Morphotypes associés	Intolérantes	Morphotypes associés
Fistuleuses	∅	Encroutantes couche mince	∅
Massive globulaire	∅	Encroutantes couche épaisse	∅
Barriques	87	Massives composites	∅
Erigées simples	∅	En coupe : vases	∅
Erigées en 2D	∅		

ENVASEMENT : morphologie de l'éponge (Schönberg 2021)			
Tolérantes	Morphotypes associés	Intolérantes	Morphotypes associés
Encroutantes couche épaisse	20	Encroutantes couche mince	22, 64
Encroutantes bioérodeuses	∅	Massives simples	∅
Rampantes	92, 39	Massives composites	11, 93, 65
Massives globulaires	27	En coupe : vases	∅
Fistuleuses	∅	En coupe : tables	∅
Coupes incomplètes	∅	Erigées en 2D	∅
Erigées simples	∅	Pédunculées	∅

AMMONIUM et NITRITE : microbiote de l'éponge (Maldonado et al. 2012)	
HMA (High microbiote abundance)	Morphotypes associés
	39, 1, 92, 87, 89

Annexe 4 : Tableau des 21 morphotypes occurrents.

Les 21 morphotypes ayant une occurrence supérieure à 8 ont été sélectionnés. Le tableau ci-dessous reprends leurs numéros, leur nom d'espèce quand on le connaît et une photo.

Morphotypes	Genre	Espèce	Photo
Morpho 1	<i>Neopetrosia</i>	<i>chaliniformis</i>	
Morpho 11	<i>Stylissa</i>	<i>massa</i>	
Morpho 16	<i>Leucetta</i>		
Morpho 20	<i>Gelliodes</i>		
Morpho 22			
Morpho 24			
Morpho 27	<i>Paratetilla</i>	<i>bacca</i>	

Morpho 28	<i>Stylissa</i>	<i>carteri</i>	
Morpho 34	<i>Callyspongia</i>		
Morpho 37			
Morpho 39	<i>Rhabdastrella</i>	<i>globostellata</i>	
Morpho 54	<i>Mycale</i>	<i>tenuityla</i>	
Morpho 57	<i>Sphecospongia</i>	<i>vagabunda</i>	

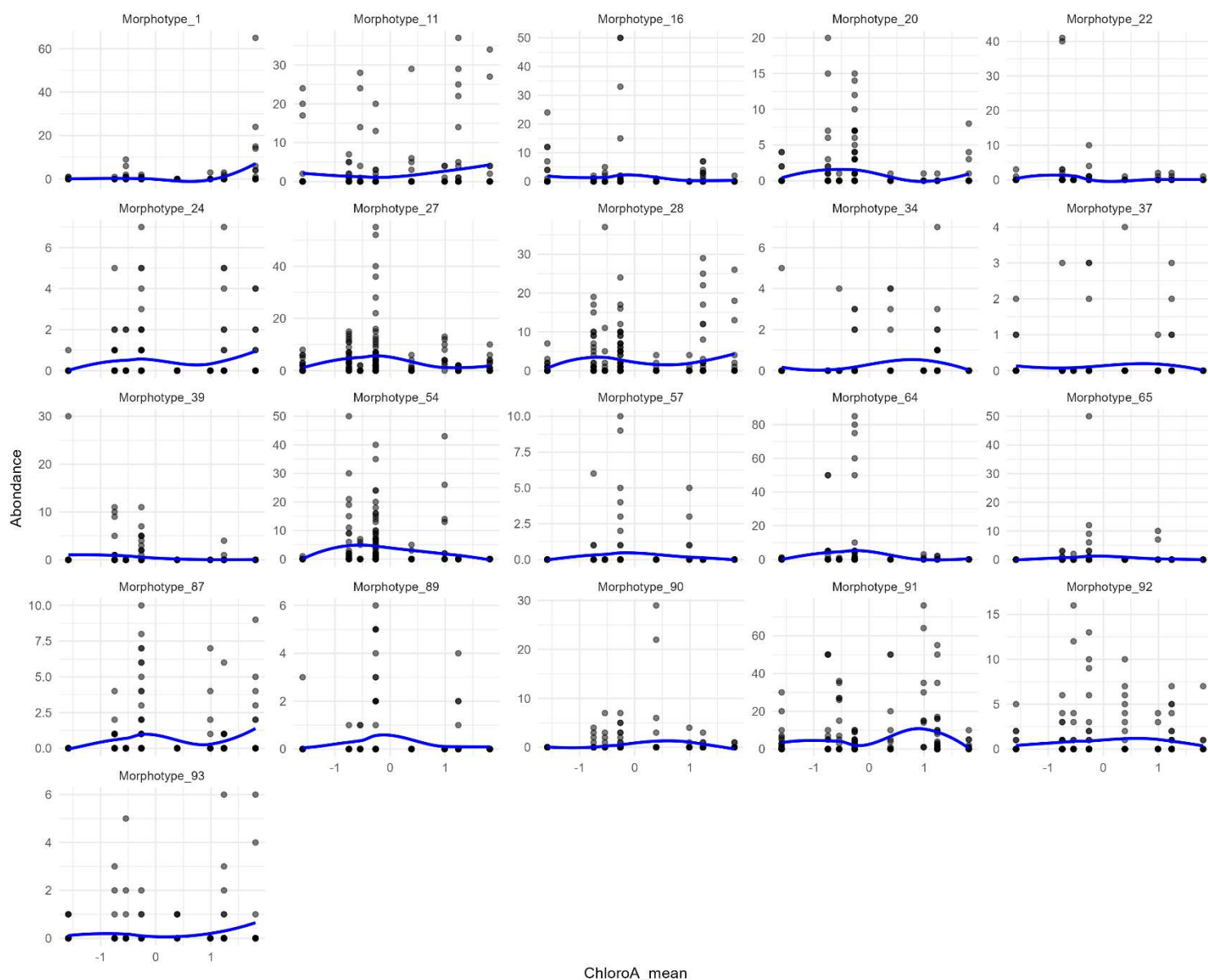
Morpho 64			
Morpho 65			
Morpho 87	<i>Xestospongia</i>	<i>testudinaria</i>	
Morpho 89	<i>Liosina</i>	<i>paradoxa</i>	
Morpho 90	<i>Phyllospongia</i>	<i>foliascens</i>	
Morpho 91	<i>Chalinula</i>	<i>milnei</i>	

Morpho 92	<i>Jaspis</i>	<i>splendens</i>	
Morpho 93	<i>Ectyoplasia</i>	<i>coccinea</i>	

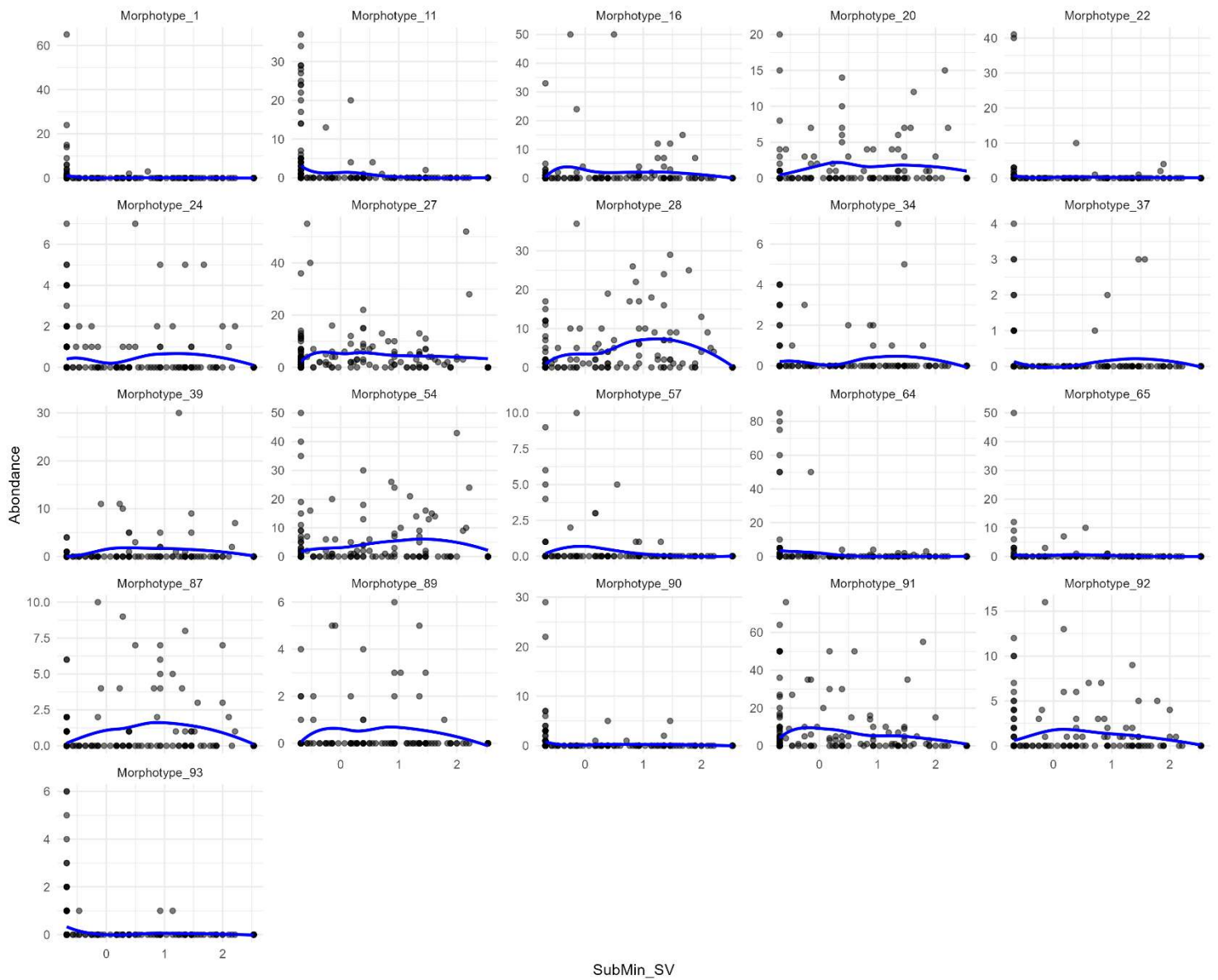
Annexe 5 : Variations des abondances des morphotypes occurrents en fonction des valeurs réelles des variables environnementales.

Les variations d'abondance de chaque morphotype ont été représentées en fonction des valeurs observées des variables environnementales, et une courbe de lissage loess (geom_smooth) a été appliquée (courbe bleue). Cette approche permet de visualiser la forme des relations, bien que la présence d'un grand nombre de valeurs nulles tende à les aplatir.

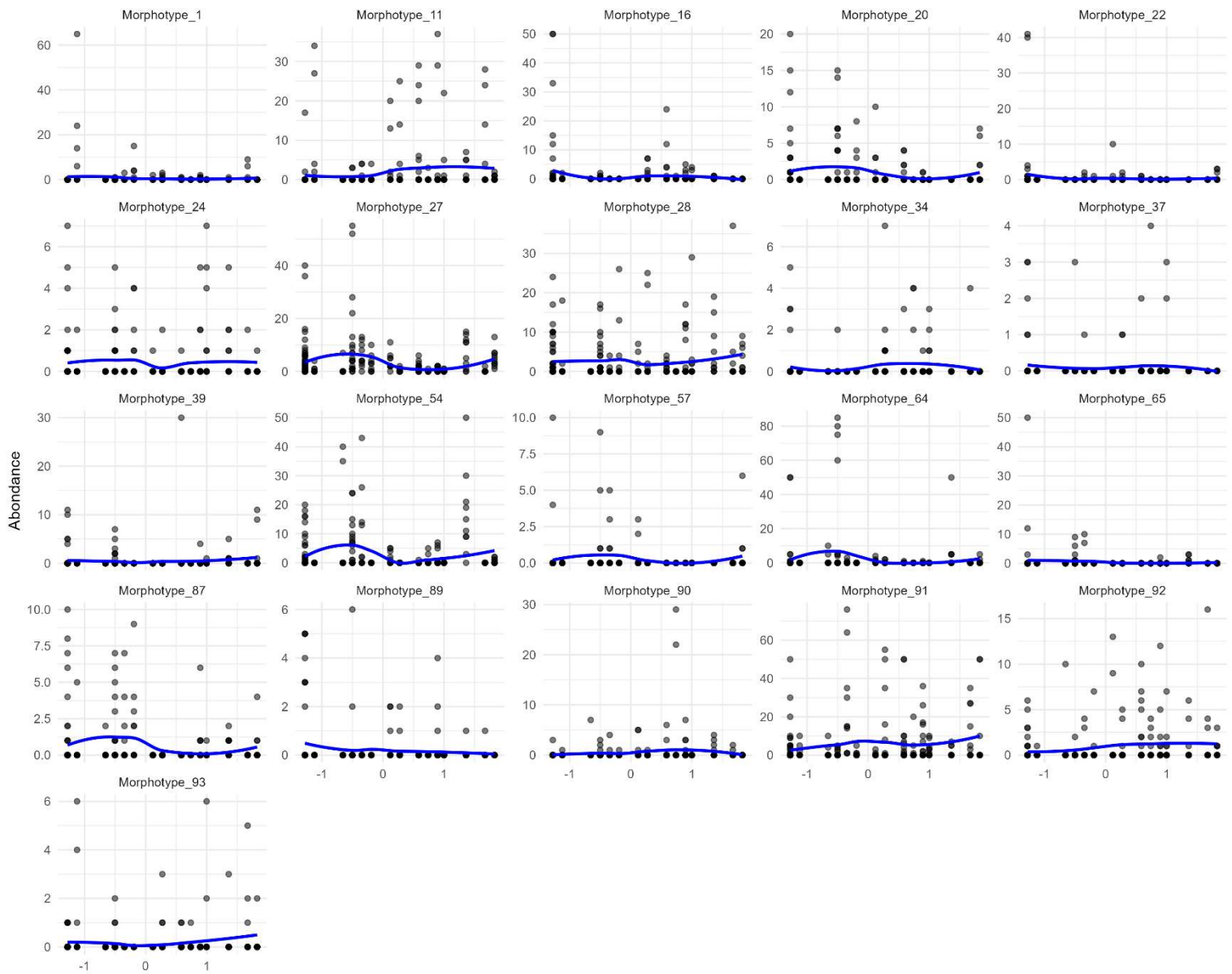
Chlorophylle a :



Envasement :

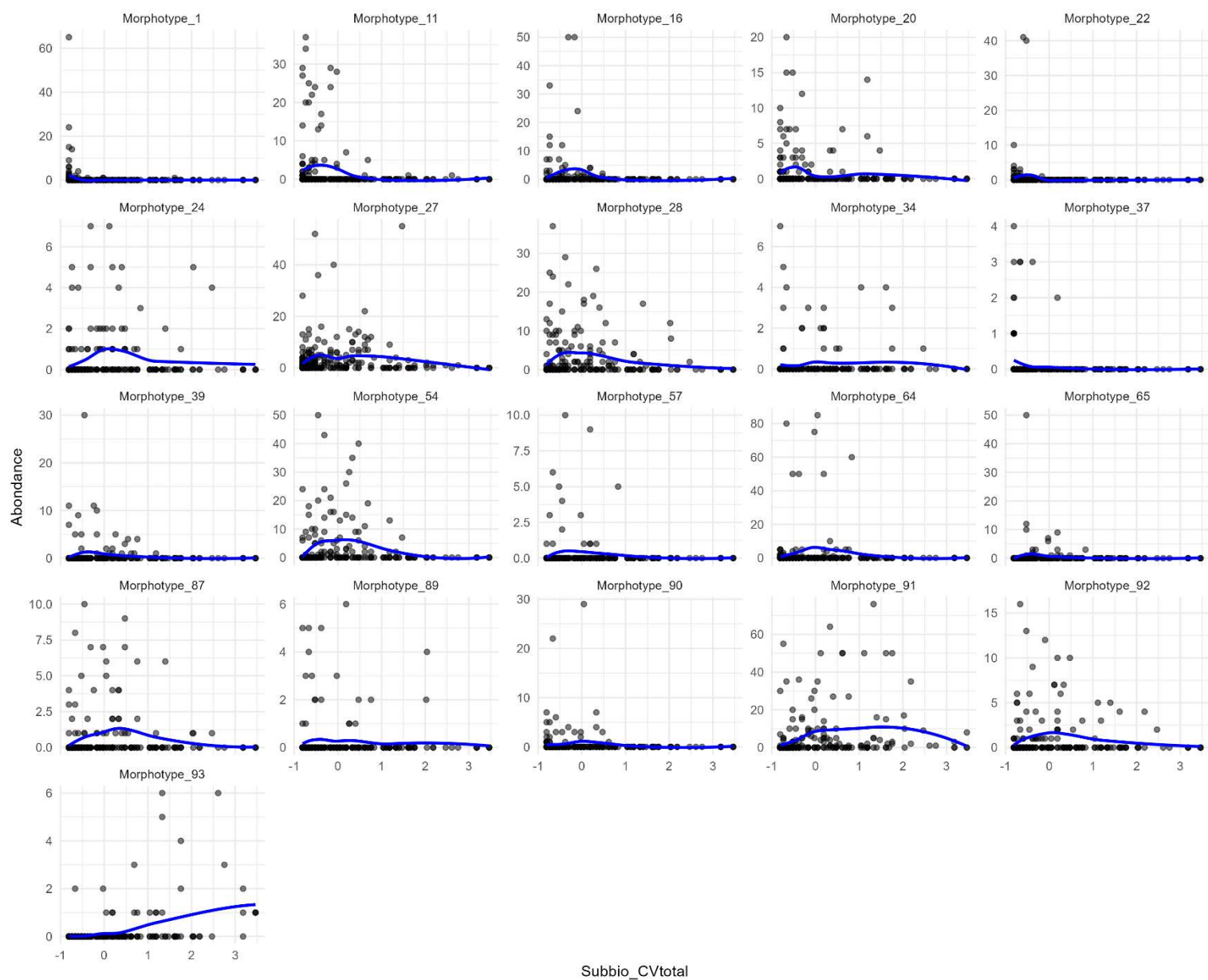


Nitrite :



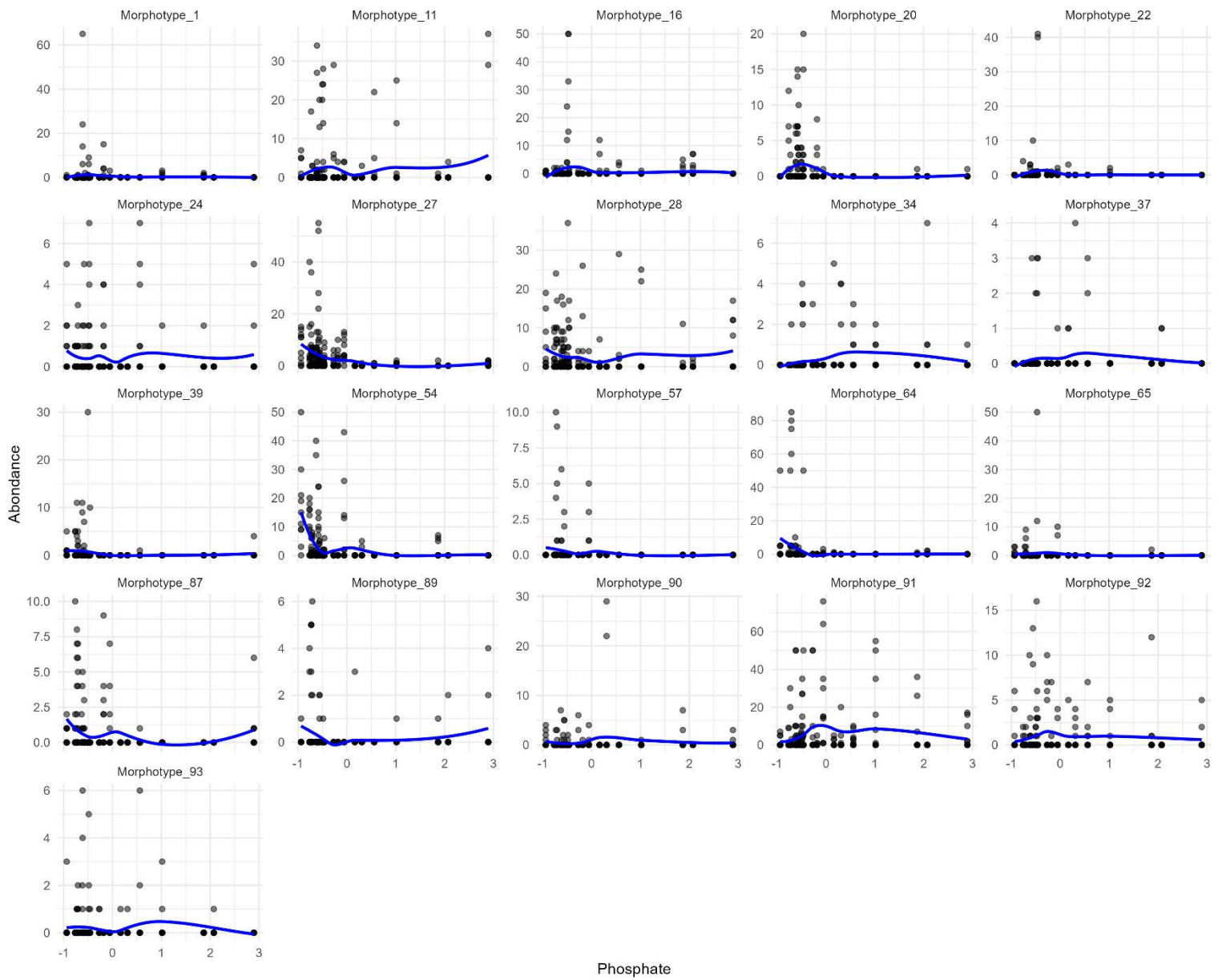
Nitrite

Couverture corallienne :

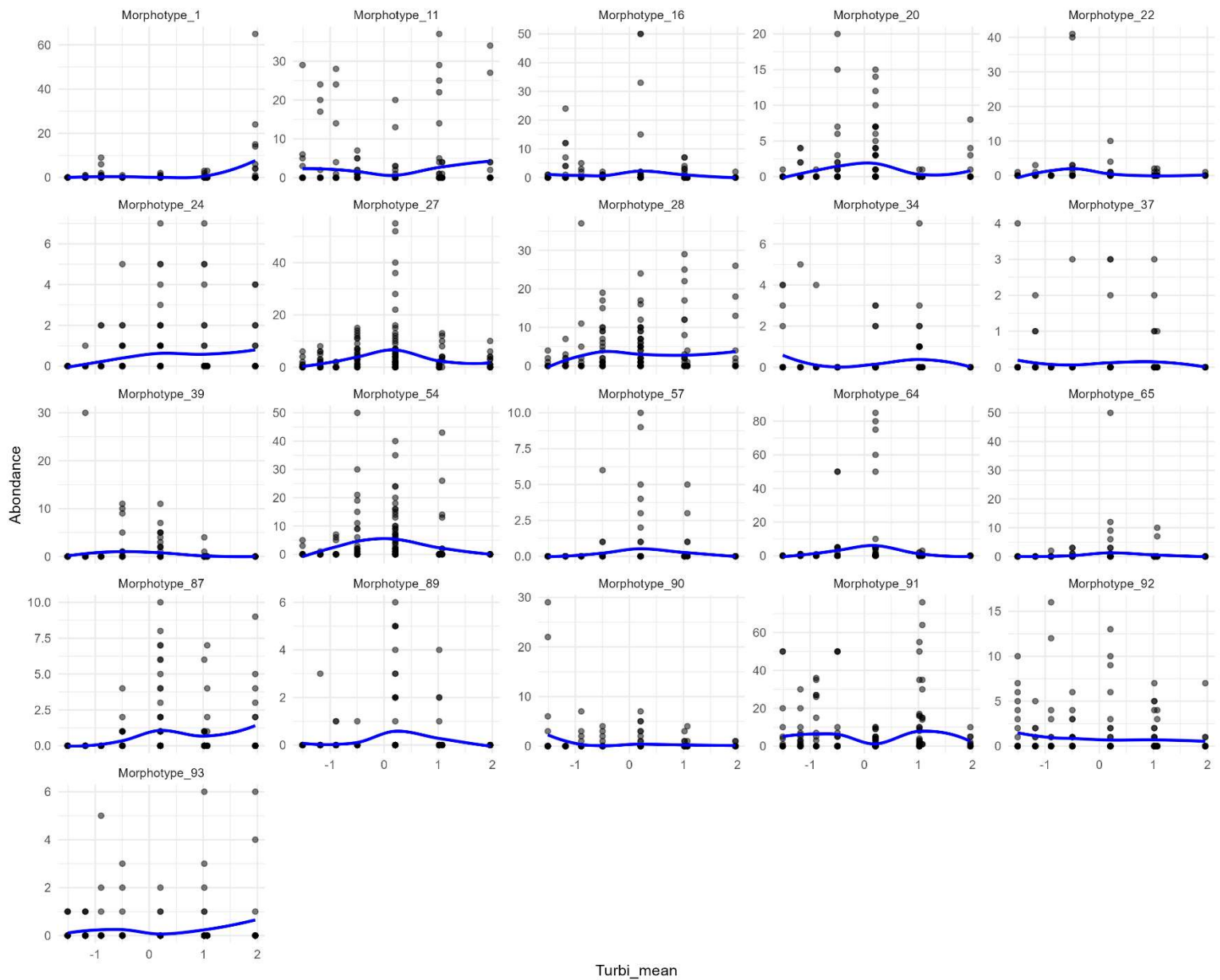


Subbio_CVtotal

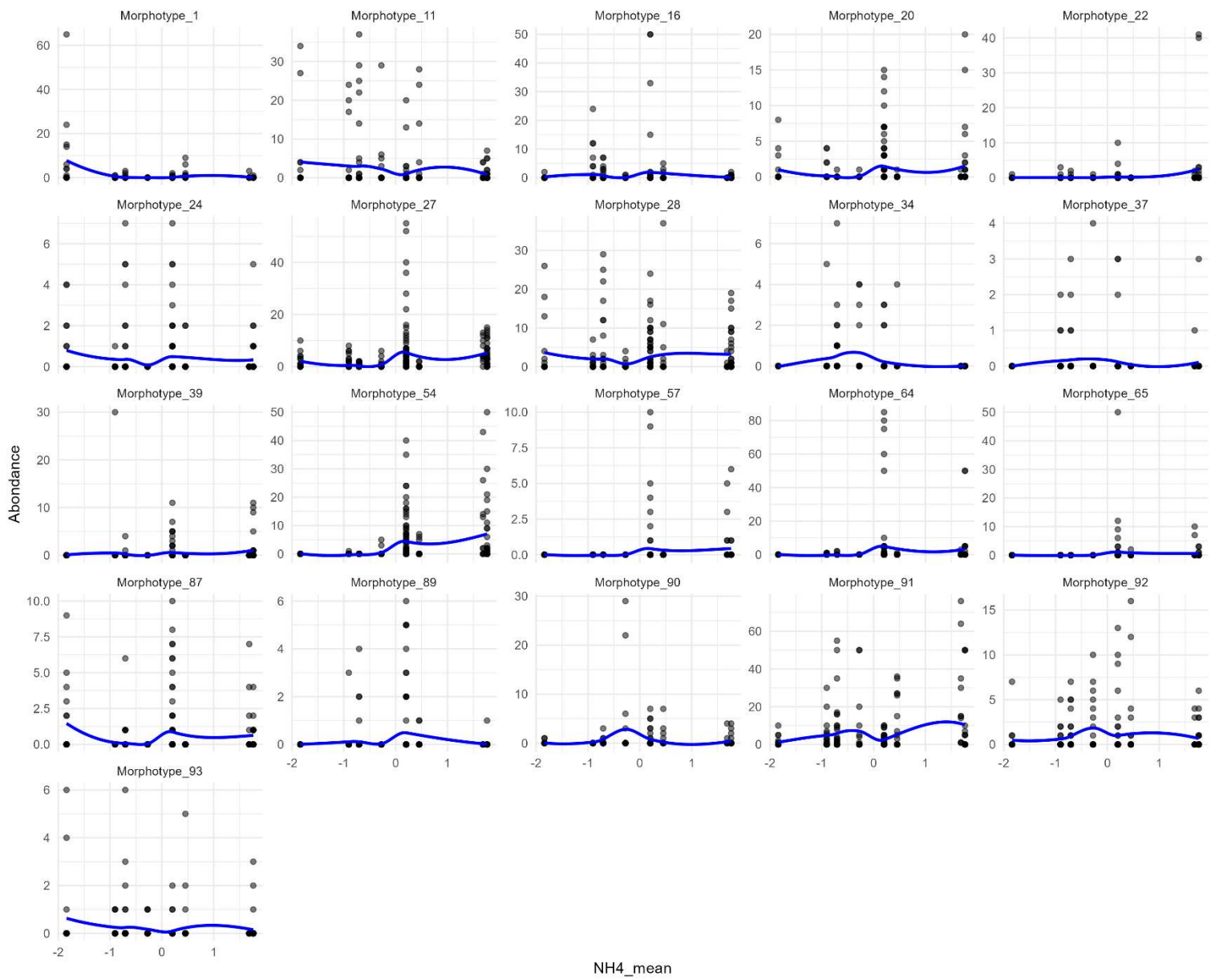
Phosphate



Turbidité :



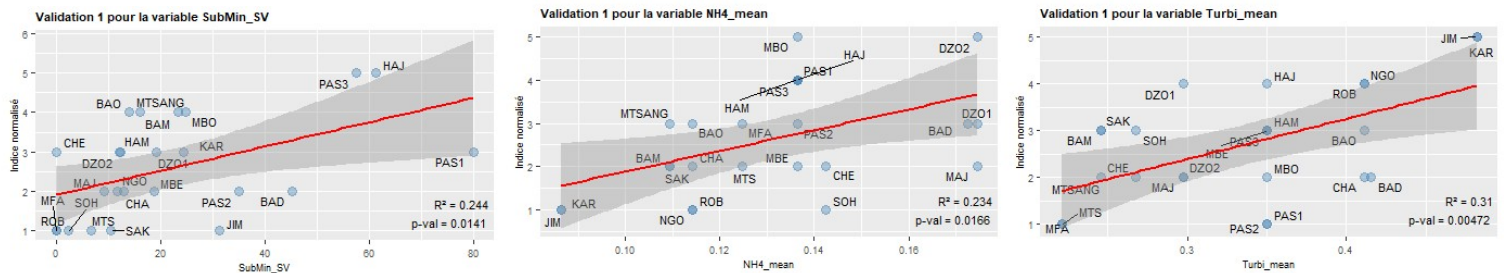
Ammonium :



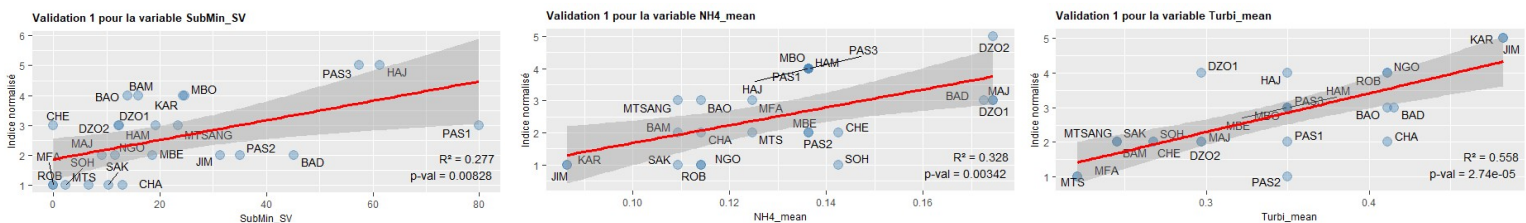
Annexe 6 : Apport de fiabilité par la pondération de certains morphotypes occurrents dans le calcul des indicateurs de *turbidité*, *d'envasement* et *d'ammonium*.

Pour évaluer l'effet de la pondération de certains morphotypes sur le calcul des indicateurs, une validation de fiabilité univariée a été réalisée pour les trois indicateurs concernés : la *turbidité*, *l'envasement* et *l'ammonium*.

Voici la validation de fiabilité univariée pour tous ces indicateurs calculés à partir des abondances standardisées et sans pondérations :



Voici la validation de fiabilité univariée pour tous ces indicateurs calculés à partir des abondances standardisées et avec la pondération :

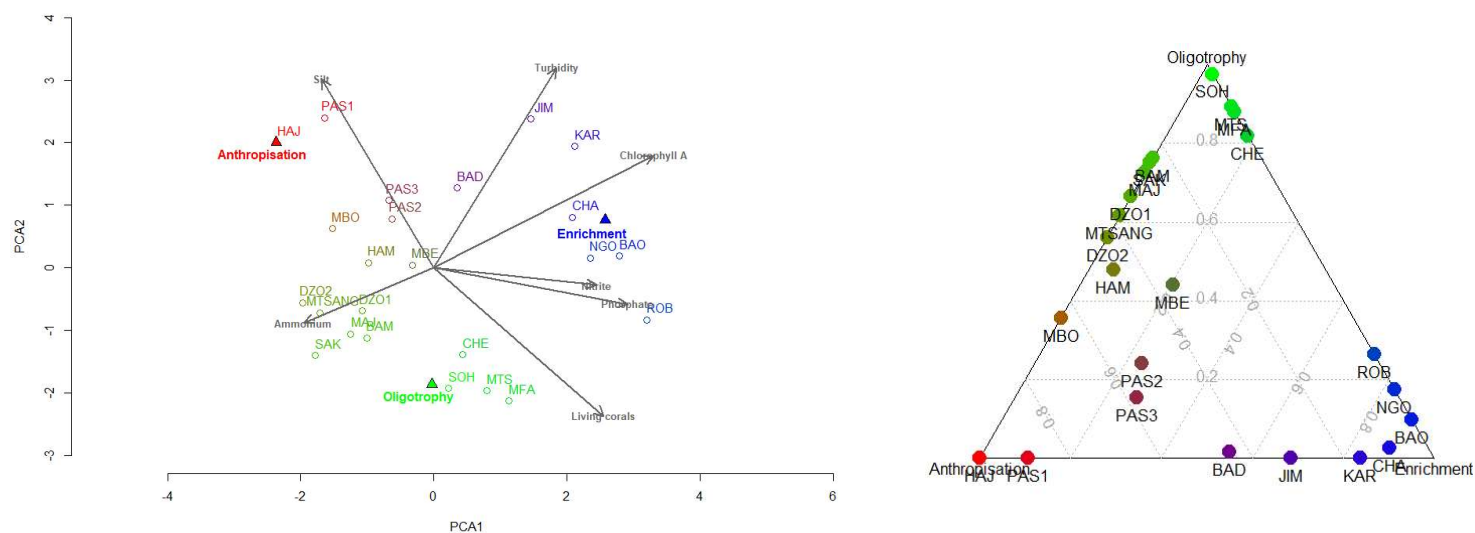


Les coefficients de détermination des trois indicateurs ont augmenté et leurs p-values associées diminuées, prouvant ainsi que la pondération permet d'améliorer leur fiabilité. Le meilleur d'entre eux est celui de la turbidité avec un R^2 égale à 0,558 et une p-value très significative.

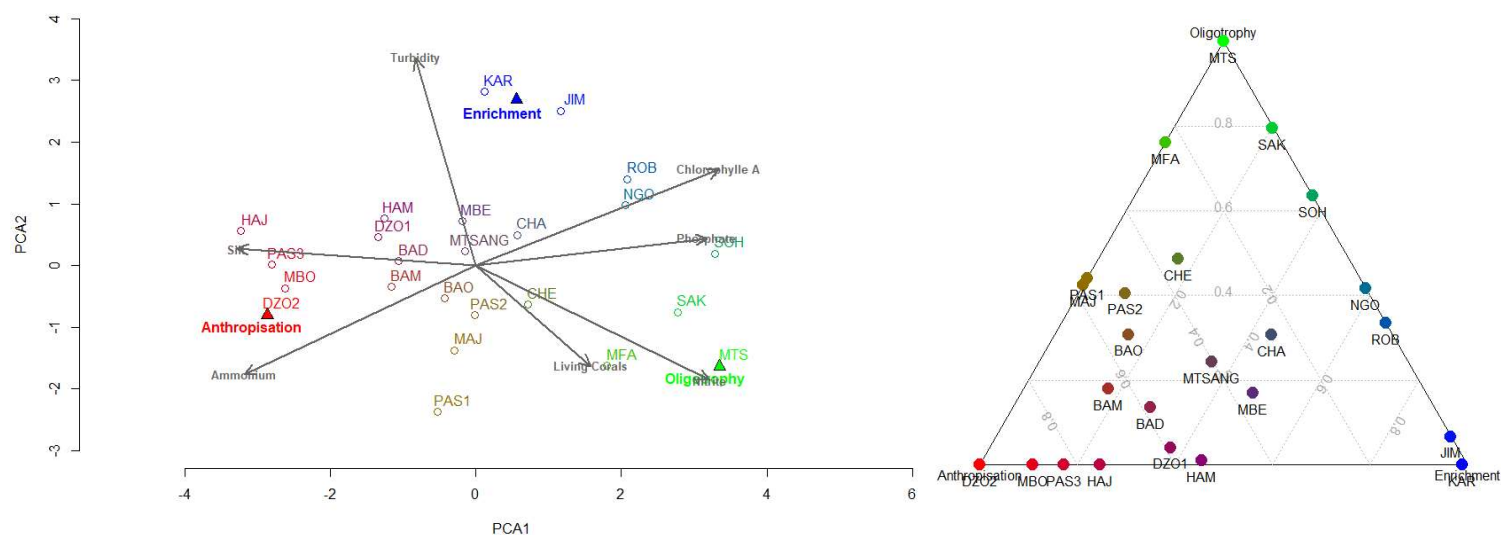
Annexe 7 : ACP utilisée pour construire les analyses archétypales.

Une analyse archétypale est construite sur la base d'une ACP. L'utilisation du graphe des variables permet de définir les archétypes. Deux analyses archétypales ont été construites pour la présente étude : la première avec les données réelles des variables environnementales et la deuxième avec les valeurs des indicateurs ciblés.

Voici l'ACP ayant servi à construire la première analyse archétypale :



Voici l'ACP ayant servi à construire la deuxième analyse archétypale :



Les variables ayant servi à construire les archétypes varient un peu d'une analyse archétypale à l'autre. L'archétype « Anthropisation » est défini par les variables ammonium et envasement, « l'Enrichie » par la turbidité, la chlorophylle a et le phosphate et l'archétype « Oligotrophie » par la couverture corallienne et le nitrite.

Ces archétypes ont été adaptés depuis le rapport Epodic 2 (Corse et al. 2024).

Annexe 8 : Validation croisée des stations de référence par la méthode leave-one-out.

La méthode leave-one-out consiste à retirer un point de l'enveloppe de référence puis à tester, via la fonction de classification, s'il est de nouveau inclus. L'opération est répétée pour chaque point. Si l'enveloppe est correctement définie, tous les points devraient être réintégrés (InOut = 1).

Voici les résultats pour le secteur Z12 :

StaZone_testee	Zone	Code_station	InOut	InclusionRate	MeanDistToRef
BAO_Z1	Z1	BAO	0	0,08	0,921
BAO_Z2	Z2	BAO	1	0,98	0,687
CHA_Z1	Z1	CHA	0	0,88	0,839
JIM_Z1	Z1	JIM	0	0,68	0,897
JIM_Z2	Z2	JIM	1	1	0,674
MFA_Z1	Z1	MFA	0	0,1	0,923
MTS_Z1	Z1	MTS	1	1	0,765
MTS_Z2	Z2	MTS	1	1	0,655
NGO_Z2	Z2	NGO	1	1	0,682
ROB_Z1	Z1	ROB	0	0,02	0,925
ROB_Z2	Z2	ROB	1	1	0,646

Secteur Z3 :

StaZone_testee	Zone	Code_station	InOut	InclusionRate	MeanDistToRef
BAO_Z3	Z3	BAO	0	0,1	0,922
CHA_Z3	Z3	CHA	0	0,92	0,625
JIM_Z3	Z3	JIM	0	0,46	0,759
MFA_Z3	Z3	MFA	0	0,88	0,625
MTS_Z3	Z3	MTS	0	0,9	0,655
NGO_Z3	Z3	NGO	0	0,88	0,742

Secteur Z45 :

StaZone_testee	Zone	Code_station	InOut	InclusionRate	MeanDistToRef
BAO_Z4	Z4	BAO	1	1	0,603
BAO_Z5	Z5	BAO	1	1	0,559
CHA_Z4	Z4	CHA	0	0,04	0,895
CHA_Z5	Z5	CHA	0	0,12	0,875
JIM_Z4	Z4	JIM	1	1	0,62
MFA_Z5	Z5	MFA	1	1	0,626
MTS_Z4	Z4	MTS	1	1	0,679
MTS_Z5	Z5	MTS	1	1	0,603
NGO_Z4	Z4	NGO	1	1	0,612
NGO_Z5	Z5	NGO	1	1	0,591
ROB_Z4	Z4	ROB	1	1	0,668
ROB_Z5	Z5	ROB	1	1	0,57

	Diplôme : Ingénieur Agronome Spécialité : Sciences halieutiques et aquacoles Spécialisation / option : ECOLH Enseignant référent : Pablo BROSSET	
Auteur(s) : Louanne POUMARAT Date de naissance* : 14/09/2001		Organisme d'accueil : Université de Mayotte Adresse : 8 rue de l'Université – Iloni
Nb pages : 65	Annexe(s) : 8	BP53 - 97660 DEMBENI
Année de soutenance : 2025		Maître de stage : Emmanuel CORSE
Titre français : Vers des bioindicateurs lagonaires de Mayotte : développement et évaluation de la robustesse d'approches basées sur les éponges marines. Titre anglais : Towards lagoon bioindicators in Mayotte: developing and assessing the robustness of approaches based on marine sponges.		
Résumé (1600 caractères maximum) : Mayotte fait face à des pressions locales importantes (démographie exponentielle, manque de structures d'assainissement, pression agricole...) qui impactent le lagon et son récif frangeant. Le projet Epodic vise à développer une approche de bioindication fondée sur les assemblages d'éponges marines du lagon de Mayotte, afin de fournir aux gestionnaires un outil de suivi de l'état de santé du milieu. Dans la continuité des phases précédentes, ce travail a pour objectif d'explorer différentes stratégies pour évaluer l'impact de pressions anthropiques. Les données de comptage des éponges et des variables de substrat ont été collectées lors d'une campagne en 2021-2022, tandis que les données de qualité des eaux proviennent du suivi de la Directive Cadre sur l'Eau (DCE). Deux approches ont été développées : l'approche par conditions de référence, qui offre une vision globale du contexte environnemental, et le calcul d'indicateurs ciblés sur sept facteurs environnementaux pour identifier les pressions spécifiques responsables des dégradations observées. Les résultats montrent que ces deux méthodes sont complémentaires pour affiner l'évaluation écologique. L'approche par conditions de référence présente un fort potentiel malgré une instabilité dans la détection des stations peu dégradées. Trois indicateurs (l'envasement, l'ammonium et la turbidité) apparaissent prometteurs pour caractériser certaines pressions locales, dont le premier pourrait être mobilisé dès à présent. Ces résultats peuvent être améliorés grâce à des données plus étendues spatialement et temporellement.		
Abstract (1600 caractères maximum) : Mayotte is facing strong local pressures (exponential population growth, lack of sewerage structures, agricultural pressure...) that impact the lagoon and its fringing reef. The Epodic project aims to develop a bioindication approach based on marine sponge assemblages in Mayotte, in order to provide managers with a tool for assessing ecosystem health. Building on previous phases, this study explores different methods to assess the impact of anthropogenic pressures. Sponge counts and substratum data were collected during the 2021-2022 field campaign, while water quality data were obtained from the monitoring program of the Water Framework Directive (WFD). Two approaches were developed : the reference condition approach, which provides an overall view of the environmental context, and the calculation of targeted indicators for seven environmental factors, to identify the specific pressures responsible for observed damage. Results show that these two methods are complementary in refining ecological assessment. The reference condition approach shows strong potential despite some instability in detecting slightly degraded stations. Three indicators (silting, ammonium, and turbidity) appear promising for characterizing key local pressures, with the first one being immediately applicable. These results confirm the potential of sponges as bioindicators and underline the need for more spatially and temporally extensive datasets.		
Mots-clés : bioindication, éponges, approche par conditions de référence, indicateurs ciblés, Mayotte. Key Words: bioindication, sponges, reference condition approach, targeted indicators, Mayotte.		