

Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité

Laure Mamy¹, Stéphane Pesce², Wilfried Sanchez³, Stéphanie Aviron⁴, Carole Bedos¹, Philippe Berny⁵, Colette Bertrand¹, Stéphane Betoulle⁶, Sandrine Charles⁷, Arnaud Chaumot², Michael Coeurdassier⁸, Marie-Agnès Coutellec⁹, Olivier Crouzet¹⁰, Juliette Faburé¹, Clémentine Fritsch⁸, Patrice Gonzalez¹¹, Mickael Hedde¹², Christophe Leboulanger¹³, Christelle Margoum², Christian Mougin¹, Dominique Munaron¹³, Sylvie Nélieu¹, Céline Pelosi¹⁴, Magali Rault¹⁵, Elliott Sucré^{13,16}, Marielle Thomas¹⁷, Julien Tournebize¹⁸, Sophie Leenhardt¹⁹

¹ INRAE, UMR ECOSYS 91120 Palaiseau, France (laure.mamy@inrae.fr) ²⁻¹⁹ Cf. diapositive 44

























Contexte

- Préservation de la biodiversité cruciale pour le développement durable et le bien-être humain
- Erosion de la biodiversité sans précédent depuis de nombreuses années
- pollution chimique, incluant produits phytopharmaceutiques (PPP), est l'une des principales causes du déclin de la biodiversité (IPBES, 2019)
- > Expertise scientifique collective (ESCo) « Impacts des PPP sur la biodiversité et les services écosystémique »









https://doi.org/10.17180/0gp2-cd65

https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/PestiEcotox Synth%C3%A8se Experts V12 rev2.pdf

https://www.inrae.fr/sites/default/files/pdf/ExpertiseCollectivePestiEcotox R%C3%A9sum%C3%A9.pdf

https://www.quae-open.com/produit/216/9782759236572/impacts-des-produits-phytopharmaceutiques-sur-la-biodiversite-et-les-services-ecosystemiques





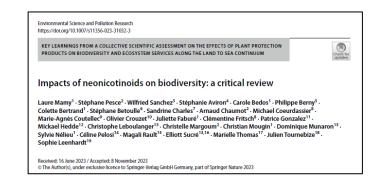


Expertise scientifique collective

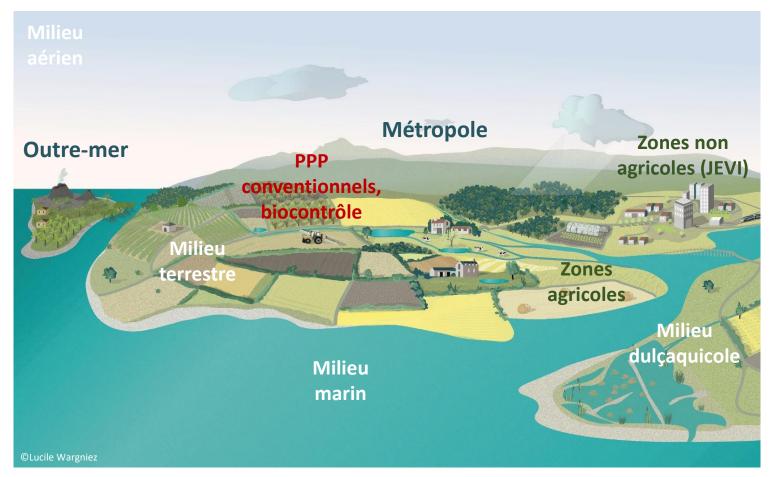


- Expertise scientifique collective : Informer les politiques et contribuer au débat public en analysant la bibliographie
- Revue bibliographique focalisée sur les études les plus intégratives et les plus réalistes possible du point de vue écologique

NB : Pour éviter de surcharger les diapositives, les références ne sont pas indiquées. Elles sont disponibles dans Mamy et al. (2024)



ESCo « Impacts des produits phytopharmaceutiques sur la biodiversité et les services écosystémiques »



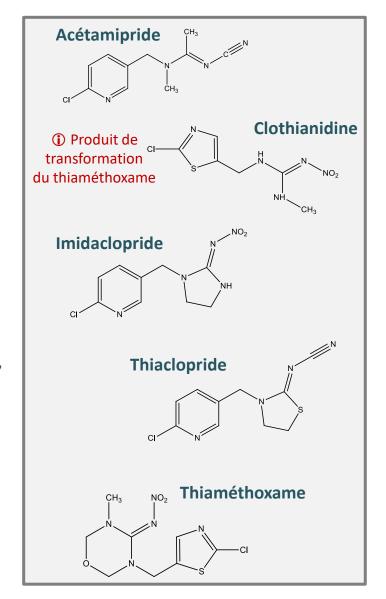
- Contamination
- Transfert et leviers de réduction
- Effets sur :
 - Producteurs primaires
 - Microorganismes
 - Invertébrés terrestres
 - Invertébrés aquatiques
 - Vertébrés terrestres
 - Vertébrés aquatiques
- Réseaux trophiques
- Services écosystémiques
- Biocontrôle
- Modélisation
- Règlementation

➤ A partir de cette ESCo → Focus sur les néonicotinoïdes



Néonicotinoïdes

- Insecticides systémiques
- Agissent sur le système nerveux central des insectes en ciblant les récepteurs nicotiniques de l'acétylcholine (nAChRs) dans le cerveau
- Usages : Agriculture, Produits vétérinaires, Biocides
- Agriculture: Traitement de semences essentiellement, mais aussi application en granulés, pulvérisation, traitement du sol
- > 5 néonicotinoïdes majoritairement utilisés : Acétamipride, Clothianidine, Imidaclopride, Thiaclopride, Thiaméthoxame
- > Seul l'acétamipride est encore approuvé au niveau EU
- > Autres néonicotinoïdes interdits depuis 2019 & 2020
- ➤ Mais dérogations en 2021, 2022 (jaunisse de la betterave)





Objectif

Synthèse bibliographique :

- Contamination de l'environnement (sol, eau, air, biote) par les néonicotinoïdes
- > Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité terrestre et aquatique



Définition des requêtes et mots-clés

Requête 1 *Néonicotinoïdes*

Requête 2

Ecotoxicologie

Requête 3 *Biodiversité*

Requête 4

Ecosystèmes

terrestres

Requête 5
Ecosystèmes
dulçaquicoles

Requête 6

Ecosystèmes

marins

Neonicotinoid*
Acetamiprid
Clothianidin
Imidacloprid
Thiacloprid
Thiamethoxam

Biomarker*
Bioaccumulat*
Biodisponibility
Biomonitoring
Ecotoxic*
Effect*
Epigenetics
Exposome
Exposome
Exposure*
Impact*
Resistance
Respons*

Biodiversity
Animal diversity
Faunal diversity
Insect diversity
Microbial diversity
Plant diversity
Species richness
Functional diversity
Genetic diversity
Biomarker*
Pop. dynamic*
Food web

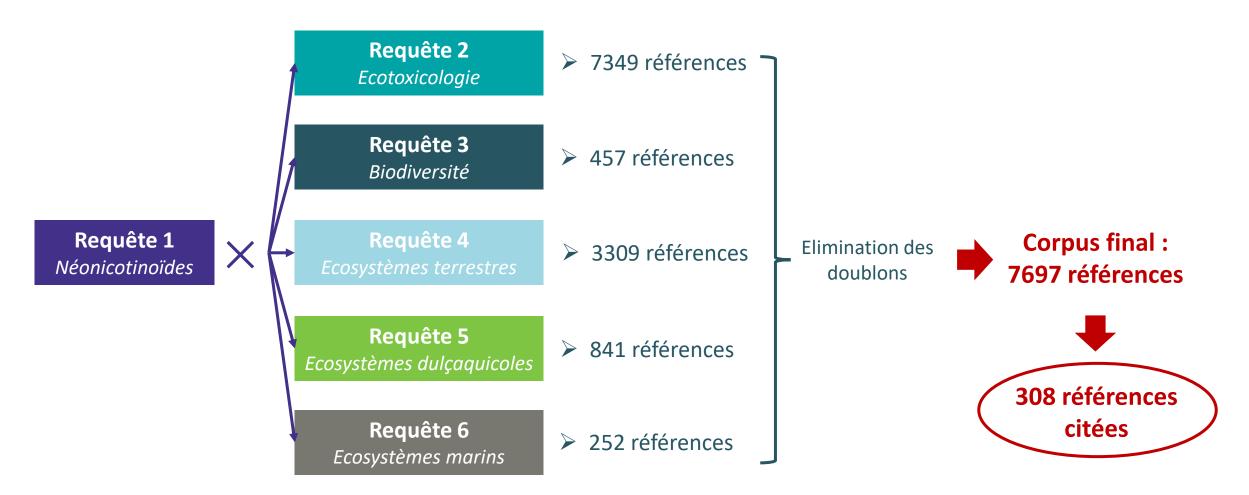
Soil fauna*
Soil biota*
Soil organism*
Arthropod*
Earthworm*
Hymenoptera*
Invertebrate*
Mammal*
Mesofauna*
Nematod*
Pollinator*
Landscape*

Alga*
Amphibian*
Bird\$
Crustacean*
Fish
Food web
Insect*
Invertebrate*
Mammal*
Microorganism*
Plankton*
Lake*

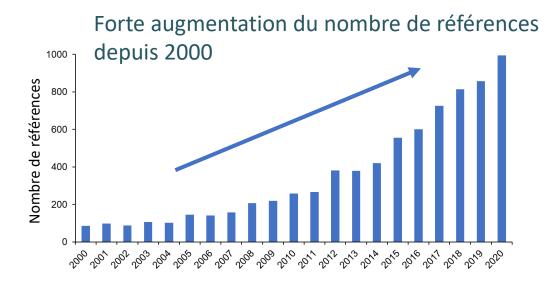
Marin*
Bird*
Crustacean*
Fish
Insect*
Invertebrate*
Mammal*
Food web
Coastal*
Estuar*
Lagoon*
Coral reef*

INRAe

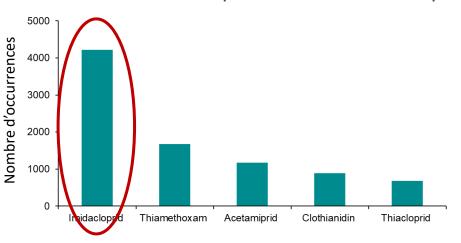
Sélection des références dans le Web of ScienceTM (WoS) entre 2000 et 2020

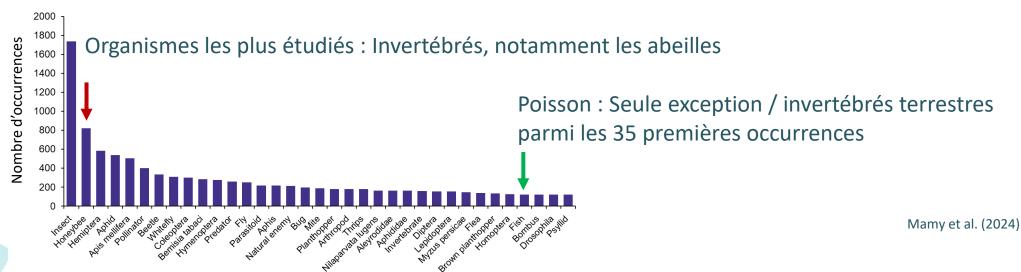






Néonicotinoïde le plus étudié : Imidaclopride





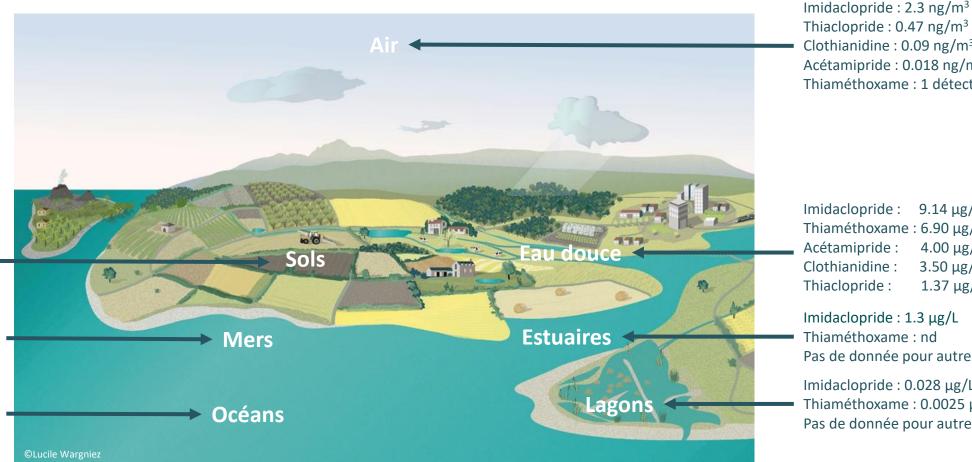
p. 11

Contamination de l'environnement par les néonicotinoïdes

> Contamination de l'environnement : sol, eau, air

Concentrations maximales observées

Les néonicotinoïdes sont retrouvés dans tous les milieux : sol, eau, air



Thiaclopride: 0.47 ng/m³ Clothianidine: 0.09 ng/m³ Acétamipride: 0.018 ng/m³ Thiaméthoxame: 1 détection

Imidaclopride: 9.14 µg/L Thiaméthoxame: 6.90 µg/L $4.00 \,\mu g/L$ Acétamipride : Clothianidine: $3.50 \,\mu g/L$ Thiaclopride: $1.37 \, \mu g/L$

Imidaclopride: 1.3 µg/L Thiaméthoxame: nd

Pas de donnée pour autres NN

Imidaclopride: 0.028 µg/L Thiaméthoxame: 0.0025 µg/L Pas de donnée pour autres NN

INRAe

160 μg/kg

 $57 \mu g/kg$

14 μg/kg

 $0.48 \,\mu/kg$

Imidaclopride:

Thiaméthoxame: 24 µg/kg

Imidaclopride: 0.14 µg/L

Thiaméthoxame: nd

Thiaméthoxame: 0.0039 µg/L

Pas de donnée pour autres NN

Pas de donnée pour autres NN

Clothianidine:

Thiaclopride:

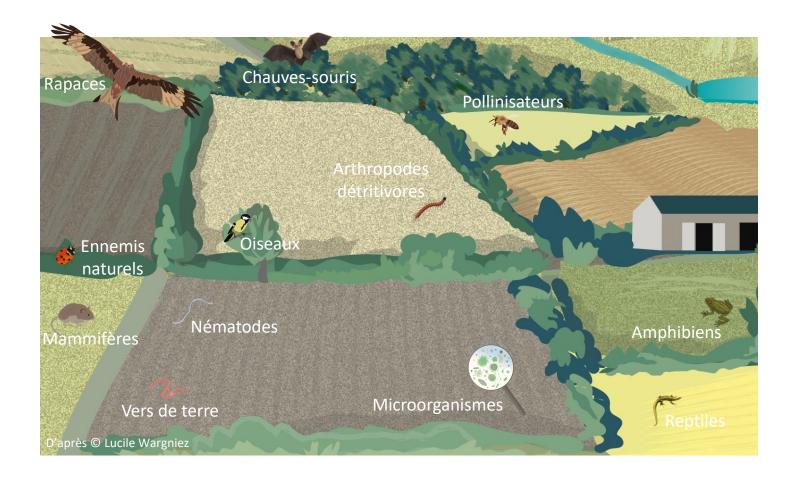
Acétamipride :

NN: Néonicotinoïdes nd : non détecté

Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité terrestre

Biodiversité terrestre

Synthèse des organismes étudiés





Microorganismes hétérotrophes terrestres

Synthèse des effets observés

- > Imidaclopride majoritairement étudié
- > Quelques études / Acétamipride, clothianidine, thiaméthoxame
- ➤ Aucune étude / Thiaclopride



> Résultats contradictoires : Laboratoire (impacts négatifs) / Champ (peu d'impacts)



Impacts sur la structure : AOA, AOB

Impacts sur la diversité : Diversité α

Impacts sur les activités microbiennes : Respiration, activités enzymatiques, nitrification, ammonification, activité PGPR

Conditions agronomiques non réalistes



Pas d'impact : Bactéries solubilisatrices de phosphate

Faibles impacts : Nombre de *Rhizobia*, diversités α et β des communautés bactériennes et fongiques



AOA: Ammonia-oxidizing archaea AOB: Ammonia-oxidizing bacteria

PGPR: Plant Growth Promoting Rhizobacteria

p. 16

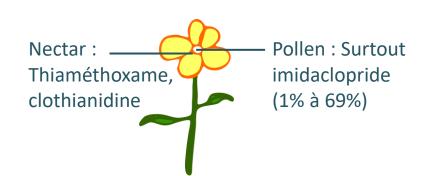
> Invertébrés terrestres : Pollinisateurs (1/3)

Exposition

• Les néonicotinoïdes impactent les pollinisateurs car ils sont retrouvés dans le pollen, le nectar et d'autres parties des plantes ➤ Exposition par voie orale et par contact



> L'exposition des abeilles aux néonicotinoïdes a été démontrée à de nombreuses reprises









Imidaclopride (11.2% à 26.2%) Acide 6-chloronicotinique (18.7%)

> Invertébrés terrestres : Pollinisateurs (2/3)

Impacts des néonicotinoïdes



7 Mortalité, Sensibilité aux pathogènes

∠ Mémoire, Capacités d'apprentissage

Mécanismes de compensation au sein des colonies





7 Mortalité

≥ Reproduction, production des reines, croissance, consommation de pollen, recherche de nourriture, vol, endurance



→ Longévité, développement des populations, migration, hivernage

Pas d'effet sur la production d'oocytes, migration

Toxicité des néonicotinoïdes nitro-substitués (imidaclopride, thiaméthoxame, clothianidine) > néonicotinoïdes cyano-substitués (acétamipride, thiaclopride)

INRAe

ECOScience, 12 avril 2024, Palaiseau

Mamy et al. Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité

> Invertébrés terrestres : Pollinisateurs (3/3)

Principales conclusions

> Effets négatifs des néonicotinoïdes sur les pollinisateurs

- Certains résultats contradictoires s'expliquent par des biais méthodologiques :
 - > Conditions de laboratoire non représentatives de celles observées in natura
 - Majorité des études focalisée sur les abeilles domestiques et les bourdons, or susceptibilité aux insecticides variable selon les espèces
 - Majorité des études focalisée sur un seul néonicotinoïde : Généralisation difficile

Besoins de recherches :

- Combiner approches de laboratoire et de plein champ
- Etudier les effets des néonicotinoïdes aux niveaux sub-individuel et individuel, et les conséquences pour les colonies et populations
- Développer des modèles aux niveaux colonie/population



> Invertébrés terrestres : Ennemis naturels

Principales conclusions

> Les néonicotinoïdes ont des effets négatifs sur les auxiliaires des cultures



Araignées	Acariens prédateurs	Carabes	Chrysopes	Coccinelles	Forficules	Fourmis	Hyménoptères parasitoïdes	Punaises
	Perturbation du comportement Pas de perte d'abondance (i) Capacité à développer une résistance à l'acétamipride		Altération de la mobilité Survie Capacité à développer une résistance à l'acétamipride	Altération de la mobilité Nombre d'œufs qui se développent, prédation	☐ Croissance des larves, recherche de nourriture, comportement	construction des nids,	✓ Abondance ✓ Infestation des ravageurs	Allongement du dvpt des larves Oviposition retardée U Consommation des proies, poids

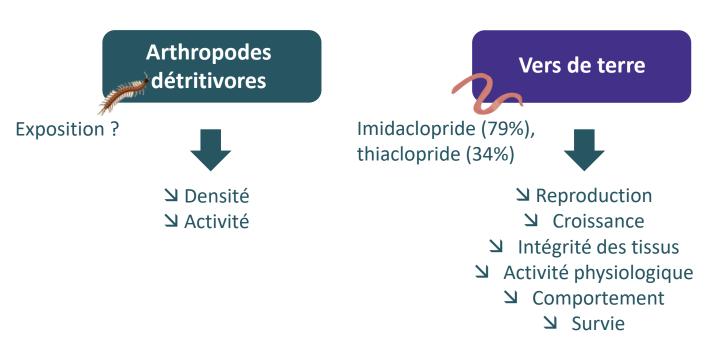
> Aucune donnée concernant l'exposition

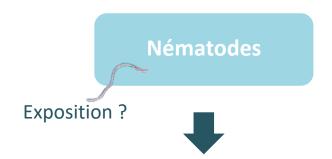


Invertébrés terrestres : Arthropodes détritivores, vers de terre, nématodes

Principales conclusions

Les néonicotinoïdes ont des effets négatifs sur les arthropodes détritivores et les vers de terre, mais pas sur les nématodes





- Moins sensibles que les arthropodes
 - Effet positif de l'imidaclopride à faible dose sur la reproduction

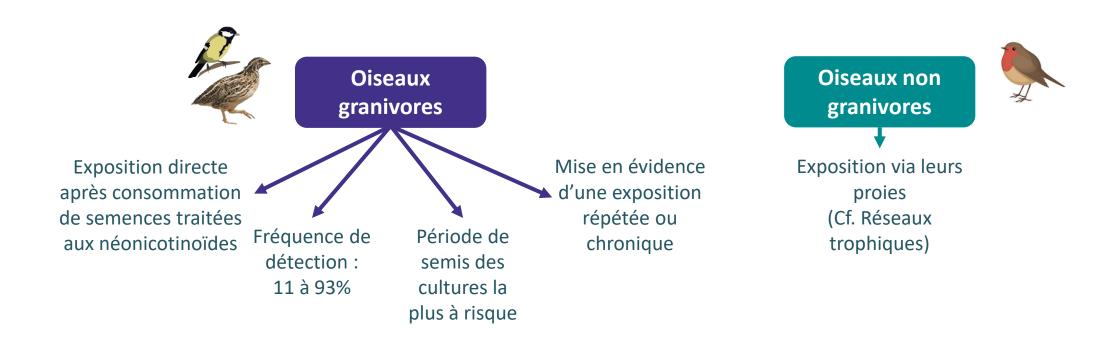
> Besoin de données complémentaires



> Vertébrés terrestres : Oiseaux (à l'exclusion des rapaces) (1/2)

Exposition

- Exposition ubiquiste des oiseaux aux néonicotinoïdes
- Détection des néonicotinoïdes dans les œufs, plumes, foies, plasma, fèces





> Vertébrés terrestres : Oiseaux (à l'exclusion des rapaces) (2/2)

Impacts des néonicotinoïdes

- > Les néonicotinoïdes sont identifiés parmi les causes majeures du déclin des oiseaux agricoles
- ➤ Effet direct (ingestion de semences traitées) et/ou indirect (réduction des ressources alimentaires suite au déclin des proies : Cf. Réseaux trophiques)





- > Les oiseaux sont particulièrement à risque / Néonicotinoïdes
- ➤ Liens « Exposition par ingestion directe ou transfert trophique Toxicité chronique et effets sublétaux » et « Cascades trophiques Effets dynamiques des populations et impacts sur les communautés » ?

> Vertébrés terrestres : Rapaces

Principales conclusions

> De nombreux travaux montrent la présence des néonicotinoïdes dans les rapaces

Détection (3 à 80%) dans le sang, plumes, foies de divers rapaces (Bondrée apivore, Chouette effraie, Hibou grand-duc...)



> Aucune étude disponible concernant la toxicité des néonicotinoïdes pour les rapaces

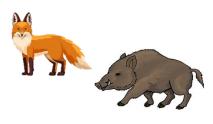
> Vertébrés terrestres : Mammifères (à l'exclusion des chauves-souris)

Principales conclusions

> Les néonicotinoïdes figurent parmi les composés les plus détectés dans les mammifères







Détection 100%

→ Ubiquité de l'exposition : Résidus détectés ∀ habitat (haies, cultures, prairies) ou pratiques agricoles

Concentrations les plus élevées : Imidaclopride, thiaclopride (jusqu'à 70.7 µg/kg)

> Nombreux effets négatifs des néonicotinoïdes sur les mammifères

- Croissance
- → Développement
 →
- ☑ Reproduction



- Génotoxicité, cytotoxicité, immunotoxicité
- Troubles neuro-comportementaux
- Changement de comportement / Anxiété, peur
- Troubles de la thyroïde et de la rétine
- Réduction des mouvements...

① La plupart des recherches sont réalisées sur des rats et des souris au laboratoire : Toxicité pour les mammifères sauvages ?



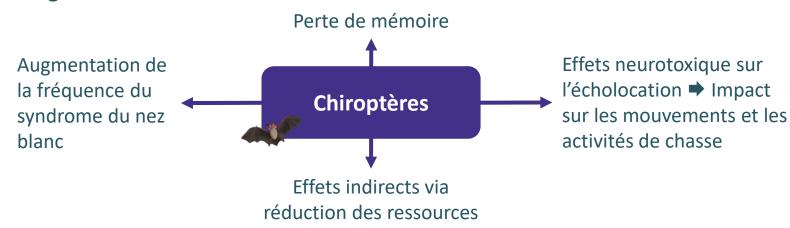
Vertébrés terrestres : Chauves-souris

Principales conclusions

> Peu de résultats concernant l'exposition mais détection de clothianidine, imidaclopride, thiaméthoxame dans les poils des Grandes chauves-souris brunes



- Fréquence de détection la plus élevée : imidaclopride
- > Peu de résultats concernant les effets mais ils supportent l'hypothèse que les néonicotinoïdes ont un impact négatif sur les chauves-souris



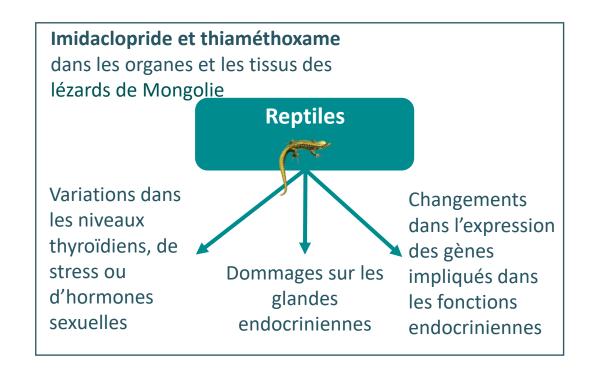
Manque de connaissance pour caractériser les effets des néonicotinoïdes sur les chauves-souris

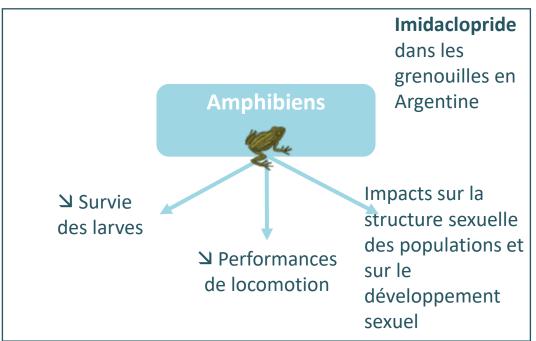


> Vertébrés terrestres : Reptiles et amphibiens

Principales conclusions

> Très peu de données





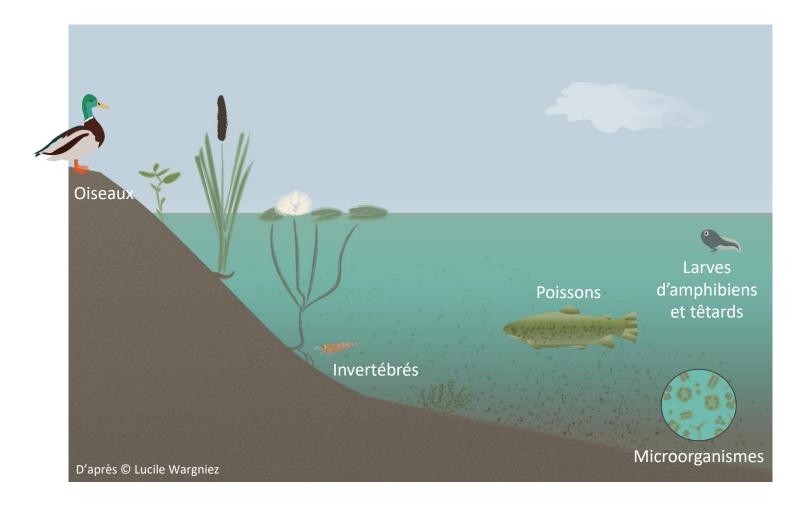
> De nombreuses recherches restent à mener pour les reptiles et la phase terrestre des amphibiens



Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité aquatique

Biodiversité aquatique

Synthèse des organismes étudiés

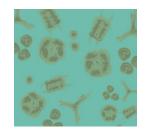




Microorganismes aquatiques

Principales conclusions

> Peu d'études sur les effets des néonicotinoïdes sur les microorganismes aquatiques



Décomposeurs aquatiques microbiens



Pas d'effet sur l'activité et la respiration (imidaclopride)

Microalgues Cyanobactéries



Effets à très hautes concentrations (mg/L), irréalistes / concentrations environnementales

➤ Les néonicotinoïdes ne sont pas susceptibles d'être toxiques pour les microorganismes aquatiques sauf en cas d'épisodes de contamination extrêmes



Invertébrés aquatiques

Principales conclusions

- > L'exposition aux néonicotinoïdes dans les milieux aquatiques est fréquente, à long terme et à des concentrations > seuil règlementaire / Qualité de l'eau
- > Peu d'études concernent les effets des néonicotinoïdes sur la biodiversité des invertébrés aquatiques mais elles montrent un impact marqué sur les arthropodes





Macroinvertébrés

- Biomasse
- Changement dans l'abondance et la structure des communautés

Arthropodes

- Changements dans la diversité, l'abondance des communautés
- Populations

Chironomes

- Altération du comportement d'alimentation (imidaclopride)
- Changement dans la motilité, la sélection alimentaire, la capacité à se nourrir (imidaclopride)

Gammares

- Sensibilité (imidaclopride)
- Tolérance (clothianidine)

> Relations « Impacts des néonicotinoïdes - Fitness des organismes » et « Impacts sur le système nerveux - Comportement »?

(i) Risque chronique peu évalué car souvent basé sur des tests de toxicité « Daphnies » qui sont tolérantes aux néonicotinoïdes





> Vertébrés aquatiques : Larves d'amphibiens et têtards

Principales conclusions

> Sensibilité des amphibiens aux néonicotinoïdes via la contamination de l'eau rarement étudiée



Effets négatifs

Grenouille tachetée des marais :

- Mortalité élevée (jusqu'à 17%)
- → Vitesse de nage, distance, fuite

Hylode et Grenouille aboyeuse :

∠ Taille

- Malformations morphologiques
- Changements dans l'activité de nage

Grenouille léopard du Nord :

→ Recherche de nourriture

Grenouille des bois:

∠ Fuite

→ Fonction cognitive

Pas d'effet

Grenouille verte

(imidaclopride)

Effets positifs

Grenouille léopard du Nord :

→ Croissance (imidaclopride)

Têtards de grenouille :

① Tolérance (clothianidine)

> De nombreuses recherches restent à mener



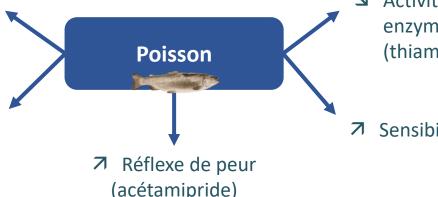
> Vertébrés aquatiques : Poissons

Principales conclusions

- En général, les néonicotinoïdes sont peu toxiques pour les poissons
- Mais effets négatifs observés après exposition à des concentrations sublétales



- ☑ Intégrité érythrocyte ADN (imidaclopride)
- Activité acétylcholinestérase Stress oxydatif
- → Dommages à l'ADN du cerveau (imidaclopride)



- Activité de 2 enzymes du foie (thiaméthoxame)
- → Sensibilité aux parasites

- La plupart des études sont focalisées sur l'imidaclopride, peu d'études sur les autres néonicotinoïdes
- > Aucune étude portant sur les mélanges de néonicotinoïdes
- ➤ Manque d'études à l'échelle des écosystèmes
- > Besoin de recherches portant sur les effets sublétaux et chroniques aux concentrations environnementales

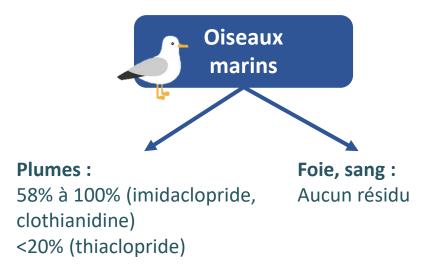
INRAe

Vertébrés aquatiques : Oiseaux

Principales conclusions

> Très peu de données







> Aucun résultat concernant les effets des néonicotinoïdes sur les oiseaux marins et aquatiques



Impacts des néonicotinoïdes sur les réseaux trophiques

> Impacts sur les réseaux trophiques

Introduction

- Les néonicotinoïdes peuvent impacter la biodiversité terrestre et aquatique via :
 - Dispersion à travers les réseaux trophiques
 - Propagation d'effets biologiques adverses dans les réseaux trophiques et perturbation des interactions trophiques (réduction des taux de prédation, augmentation de la mortalité des prédateurs)
 - Réduction des ressources alimentaires



Peu de résultats



> Impacts sur les réseaux trophiques : Ecosystèmes terrestres (1/2)

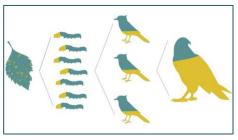
Principales conclusions

• Exposition trophique ubiquiste : 50% à 100% des bols alimentaires des oiseaux sont contaminés par au moins un néonicotinoïde (clothianidine la plus fréquemment détectée)



Bioaccumulation

① Perturbation des réseaux trophiques possible même lorsque les néonicotinoïdes ne sont pas bioaccumulés dans les réseaux trophiques : Dépend de la sensibilité des taxons des différents niveaux trophiques



www.guepe.qc.ca

- Simplification des réseaux trophiques : Affecte les populations de proies et de prédateurs par des mécanismes de cascade trophique et de rétroactions
- **Distorsion des réseaux trophiques** par la diminution de l'abondance et de la diversité des proies et des prédateurs
- Perturbation des réseaux trophiques suite à une altération de l'équilibre écologique due à l'empoisonnement des prédateurs



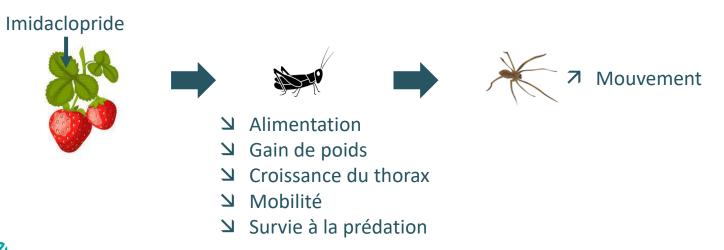
> Impacts sur les réseaux trophiques : Ecosystèmes terrestres (2/2)

Principales conclusions

• Effets des néonicotinoïdes via les réseaux trophiques



Propagation des effets sublétaux par des interactions trophiques





> Impacts sur les réseaux trophiques : Ecosystèmes aquatiques

Principales conclusions

 Les effets adverses des néonicotinoïdes se propagent dans les réseaux trophiques aquatiques via les producteurs primaires contaminés





- **Bioaccumulation** de l'imidaclopride (salamandres, macroinvertébrés benthiques) → Exposition des consommateurs aux niveaux trophiques supérieurs
- Déclin des insectes émergeant des écosystèmes aquatiques → → Populations poissons, oiseaux aquatiques à cause de la diminution de l'abondance des proies

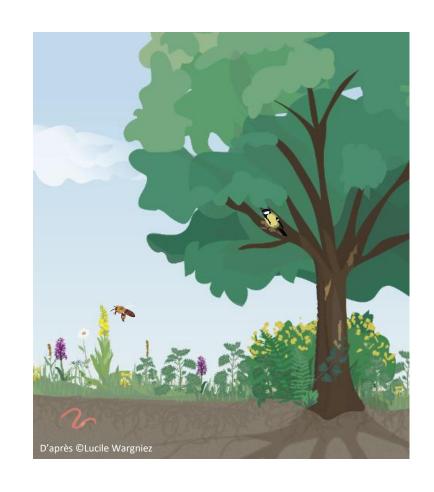


Conclusion

> Conclusion (1/2)

Synthèse

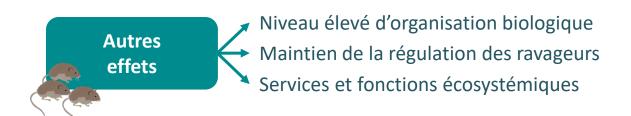
- Les **néonicotinoïdes sont présents dans tous les milieux** : sol, eaux douces, air, milieu marin
- Les néonicotinoïdes ont des effets directs et indirects sur les invertébrés (en particulier les pollinisateurs) et vertébrés (en particulier les oiseaux) terrestres, et sur les invertébrés aquatiques
- Les effets des néonicotinoïdes sur les vertébrés aquatiques sont peu documentés
- Les néonicotinoïdes induisent des effets indirects sur certaines espèces (invertébrés et vertébrés, terrestres et aquatiques) via des cascades trophiques mais les données restent limitées



> Conclusion (2/2)

Lacunes de connaissances

Producteurs primaires
Microorganismes aquatiques
Pollinisateurs sauvages
Rapaces
Mammifères
Reptiles
Amphibiens
Vertébrés aquatiques
Organismes marins





Autres NN / Imidaclopride
Etudes / Plusieurs NN (généralisation)
Produits de transformation
Mélanges avec d'autres PPP



Etudes de laboratoires reflétant des usages réalistes et représentatifs

Effets à moyen et long termes

> De nombreuses recherches restent à mener pour caractériser les impacts des néonicotinoïdes et protéger la biodiversité



ECOScience, 12 avril 2024, Palaiseau Mamy et al. Impacts des néonicotinoïdes sur la biodiversité

Remerciements

- Thierry Caquet, INRAE, Directeur Scientifique Environnement
- Direction Générale de l'Ifremer
- Guy Richard, INRAE, Directeur de la DEPE
- Illustrations : Lucile Wargniez
- Graphiste : Sacha Desbourdes (INRAE)
- Documentalistes : Anne-Laure Achard, Morgane Le Gall, Sophie Le Perchec
- Comité de Suivi
- Comité consultatif d'acteurs
- ANSES
- Commanditaires : Ministères de l'Agriculture et de l'Alimentation ; de l'Enseignement Supérieur, de la Recherche et de l'Innovation ; de la Transition Ecologique
- Financement : OFB

















Adresses des auteurs

Laure Mamy¹, Stéphane Pesce², Wilfried Sanchez³, Stéphanie Aviron⁴, Carole Bedos¹, Philippe Berny⁵, Colette Bertrand¹, Stéphane Betoulle⁶, Sandrine Charles⁷, Arnaud Chaumot², Michael Coeurdassier⁸, Marie-Agnès Coutellec⁹, Olivier Crouzet¹⁰, Juliette Faburé¹, Clémentine Fritsch⁸, Patrice Gonzalez¹¹, Mickael Hedde¹², Christophe Leboulanger¹³, Christelle Margoum², Christian Mougin¹, Dominique Munaron¹³, Sylvie Nélieu¹, Céline Pelosi¹⁴, Magali Rault¹⁵, Elliott Sucré^{13,16}, Marielle Thomas¹⁷, Julien Tournebize¹⁸, Sophie Leenhardt¹⁹

¹⁹ INRAE, DEPE, 75338 Paris Cedex 07, France



ECOScience, 12 avril 2024, Palaiseau P. 44

¹ Université Paris-Saclay, INRAE, AgroParisTech, UMR ECOSYS, 91120 Palaiseau, France

² INRAE, UR RiverLy, 69625 Villeurbanne, France

³ Ifremer, Direction Scientifique, 34200 Sète, France

⁴ INRAE, Institut Agro, ESA, UMR BAGAP, 35042, Rennes, France

⁵ UR ICE Vetagro Sup, Campus Vétérinaire, 69280 Marcy-L'Etoile, France

⁶ Université de Reims Champagne-Ardenne, Normandie Université, ULH, INERIS, SEBIO, UMR-I 02, 51100 Reims, France

⁷ Université Lyon 1, UMR CNRS 5558, 69100 Villeurbanne, France

⁸ Laboratoire Chrono-Environnement, UMR 6249 CNRS - Université de Franche-Comté, 25000 Besançon, France

⁹ DECOD (Ecosystem Dynamics and Sustainability), INRAE, L'Institut Agro, Ifremer, 35042 Rennes, France

¹⁰ OFB, Direction de la Recherche et Appui Scientifique (DRAS), 78610, Auffargis, France

¹¹ Univ. Bordeaux, CNRS, Bordeaux INP, EPOC, UMR 5805, 33600 Pessac, France

¹² Eco&Sols, Univ. Montpellier, INRAE, IRD, CIRAD, Institut Agro Montpellier, 34060 Montpellier, France

¹³ MARBEC, Univ Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD, 34200 Sète, France

¹⁴ INRAE, Avignon Université, UMR EMMAH, 84000, Avignon, France

¹⁵ Université d'Avignon, Université Aix-Marseille, CNRS, IRD, IMBE, Pôle Agrosciences, 84916 Avignon, France

¹⁶ Centre Universitaire de Formation Et de Recherche de Mayotte (CUFR), 97660 Dembeni, Mayotte, France

¹⁷ Université de Lorraine, INRAE, UR AFPA, 54000 Nancy, France

¹⁸ Université Paris-Saclay, INRAE, UR HYCAR, 92160 Antony, France