

Convention REEFOREST :

# REstauration Ecologique des FOrmations Récifales d'huitres plates et de leurs services EcosySTémiques

REstoring the European Flat Oyster Reefs  
& their Ecosystem Services on the French coast



Contrat de recherche et développement  
OFB.22.0034

**Rapport d'avancement**

**Mai 2024**

**Coordination, Réalisation & Rédaction :**

Stéphane Pouvreau, Abel Zempléni, Valérian Le Roy, Matthias Huber,  
Sébastien Petton, Erwan Le Gall, Hugo Koechlin, Nicolas Desroy

**Travail réalisé en partenariat avec l'Office Français de la Biodiversité :**

Jonathan Sagan & Alain Pibot

**Avec la contribution de :**

**BESE :** Karine Diddenen

**Seaboost :** Martin Perrot

**Builders Caen :** Nassim Sebaibi, Matthieu Dufeu, Aurélie Gérard, Mohammed Boutouil

**Corail Artefact :** Jérémy Gobé

**Cochet-Environnement :** Hélène Cochet

**LCMCP :** Cédric Boissière, Amel Batouche, Sylvie Masse, Nadine Nassif, Marie Albéric

Landévennec (Finistère)  
1728

*« Il se faisoit autrefois dans le fond de la Baye par le travers de l'Abbaïe de Landévennec une pesche considérable d'huîtres, les huîtres ont été tellement défoncées qu'il ne s'en trouve plus à présent »*

*In Levasseur (2006)*



© Matthias Huber / Ifremer

## Résumé

En France, l'huitre plate, *Ostrea edulis*, la seule huitre native des côtes européennes, autrefois dominante dans la plupart des écosystèmes côtiers, ne subsiste plus que dans quelques milieux très restreints notamment en Bretagne. Ce déclin de l'espèce et la disparition de son habitat originel (l'huitrière) est général en Europe. Une Alliance Européenne, la Native Oyster Restoration Alliance (NORA), s'est créée pour sa restauration en 2018 et depuis, plusieurs projets de restauration écologique voient le jour. En France, le projet FEAMP FOREVER (2018-2020) a dressé des bases solides en écologie de la restauration de l'espèce en démontrant notamment que la levée de certaines pressions (exploitation des bancs résiduels, dégradation de l'habitat) permet d'aider significativement au redéveloppement de l'espèce et de son habitat. La mesure prioritaire permettant de contribuer à son retour réside dans la mise en œuvre sur le fond de supports favorables à l'espèce (restauration active ou assistée) associée à un repos biologique de la population résiduelle (restauration passive ou naturelle). Dans le sillage du projet FOREVER, l'Ifremer en partenariat avec l'Office Français de la Biodiversité est en charge, depuis 2022, d'une action visant à améliorer cette méthodologie de restauration afin de guider au mieux de futurs projets de restauration : le projet REEFOREST. En travaillant sur un site pilote de restauration en France, situé en rade de Brest au cœur du site Natura 2000 ZSC FR5300046 "Rade de Brest, Estuaire de l'Aulne" et plus précisément sur l'ancienne huitrière du Roz-Bendy, le projet REEFOREST intègre trois actions complémentaires : (1) améliorer la méthodologie de restauration de l'huitre plate et de son habitat en France ; (2) évaluer les fonctions écologiques et les principaux services écosystémiques produits par les populations d'huitres plates en restauration et (3) contribuer à transférer progressivement ces techniques de restauration à d'autres parties prenantes. Ce rapport présente donc l'état d'avancement fin 2023 de chacune de ces 3 actions.

En ce qui concerne la première partie, les avancées de REEFOREST consolident de plus en plus la méthodologie de restauration de l'huitre plate et de son habitat, notamment en zone sensible (Natura 2000). Cette méthodologie est construite sur le tryptique « Où, Quand & Comment restaurer ».

- Le choix du site de restauration (« **Où restaurer ?** ») implique de prendre en compte des critères historiques (présence d'anciennes huitrières), des critères écologiques (densité résiduelle en huitres plates, présence de larves, intensité actuelle du recrutement, prédation, compétition, maladies) et des critères géomorphologiques et hydrobiologiques (nature des fonds, présence d'habitats patrimoniaux sensibles, physico-chimie, hydrodynamique, concentrations en contaminants, pressions futures). L'action REEFOREST illustre ces critères en prenant l'exemple du banc du Roz en Rade de Brest.
- Il est essentiel de choisir le meilleur moment dans l'année pour restaurer un site (« **Quand restaurer ?** »). Le succès de la restauration dépend cruciallement du choix de ce moment, le déploiement des substrats devant être en phase avec l'arrivée des plus fortes abondances de larves. Une forte colonisation des structures de restauration par les larves d'*O. edulis* permet une compétition pour l'espace et une prédation réduites avec d'autres organismes. Un travail d'analyse conséquent a été réalisé dans REEFOREST afin de fournir un ensemble de clés permettant de déterminer ce moment idéal. Certains indicateurs proposés ici permettent même d'anticiper la saison de reproduction à venir.
- Pour répondre à la troisième question « **Comment restaurer ?** », REEFOREST propose un panel de méthodes de restauration selon le type de site à restaurer depuis l'utilisation de blocs cimentaires pour des écosystèmes artificiels à des méthodes bio-inspirées pour les sites sensibles (Natura 2000). Cette dernière méthode très prometteuse et très respectueuse d'un point de vue environnemental a fait et fera l'objet d'un effort particulier dans la suite du projet.

La deuxième partie du projet REEFOREST vise à une meilleure évaluation des principaux services écosystémiques des populations en cours de restauration. Un accent particulier est porté sur les services de filtration et de support de biodiversité, avec en préliminaire, le développement de méthodes spécifiques permettant de mesurer ces services *in situ*. Cette partie va faire l'objet de développements approfondis dans les années à venir.

Enfin pour la troisième partie, REEFOREST veille à l'application et au transfert de la méthodologie à d'autres secteurs d'intérêts en France ainsi qu'à l'articulation avec d'autres projets de restauration en France et en Europe. Actuellement les acquis de REEFOREST bénéficient à 3 projets (REHPAR, CLIMAREST, REFONA) et à deux associations (ARPROE et 8 vies pour la planète). Un effort particulier de médiation a aussi été entrepris au travers de différents supports (conférence, podcast, démonstrateur) et sera poursuivi tout au long de la vie du projet.

## SOMMAIRE

1	Introduction.....	5
2	Optimisation de la méthodologie de restauration de l’huître plate et de son habitat en zone sensible (Natura 2000).....	8
2.1	Définition de l’écosystème de référence : l’huître.....	8
2.2	Où Restaurer ? Recueil des données historiques et des pressions actuelles .....	12
2.2.1	Données historiques et densités actuelles .....	12
2.2.2	Identification des pressions actuelles.....	13
2.2.3	Anticiper les pressions futures.....	28
2.3	Quand Restaurer ? Données d’abondances larvaires et de recrutement .....	30
2.3.1	Suivre l’abondance larvaire .....	30
2.3.2	Suivre la dynamique saisonnière du recrutement.....	37
2.3.3	Un indicateur essentiel : la température .....	38
2.4	Comment Restaurer ? Développement d’une méthode écologique spécifique .....	51
2.4.1	Données antérieures et définition du contexte actuel.....	51
2.4.2	Recherche de matériaux adaptés .....	52
2.4.3	Optimisation du design.....	59
2.4.4	Analyse comparative des différentes méthodes .....	70
3	Évaluation des services écosystémiques potentiels .....	72
3.1	Évaluation de la biodiversité liée aux structures récifales d’huîtres plates (ES 1) ...	72
3.2	Évaluation de la filtration liée aux structures récifales d’huîtres plates (ES 2).....	75
3.2.1	Évaluation du service de filtration : Approche <i>in silico</i> par modélisation.....	75
3.2.2	Évaluation du service de filtration : Approche <i>in vivo</i> expérimentale .....	78
3.3	Interaction avec l’habitat environnant .....	79
3.3.1	Comparaison de la biodiversité hébergée par les deux habitats.....	79
3.3.2	Évaluation de l’impact de la restauration sur l’habitat environnant : optimisation de la méthodologie .....	82
4	Application de la méthodologie à d’autres secteurs d’intérêts en France .....	84
5	Conclusion générale .....	85
6	Références bibliographiques .....	87

## 1 Introduction

Dans le monde entier, la restauration des récifs natifs d'huitres autrefois très répandus suscite un intérêt croissant (Saunders et al., 2020). Cet engouement est motivé par des objectifs de conservation d'espèces et d'habitats menacés et la volonté de rétablir des services écosystémiques perdus et pourtant essentiels tels que la protection du littoral, la productivité des pêcheries et de l'aquaculture, mais surtout l'offre de biodiversité et la filtration de l'eau. Bien souvent, des mesures simples de conservation (restauration passive ou naturelle) ne suffisent pas à faire revenir rapidement l'espèce ingénier, son habitat ayant été physiquement détruit depuis le 19<sup>ème</sup> siècle, ce qui nécessite le développement de nouvelles approches de restauration active ou assistée (Howie & Bishop, 2021). La restauration écologique en milieu marin constitue d'ailleurs un enjeu d'envergure identifié par les Nations Unies dans le cadre de la déclaration sur la décennie 2021-2030 sur la restauration de écosystèmes et faisant de la restauration des habitats marins et côtiers une cible de leurs objectifs de développement durable. Cet enjeu fait aussi l'objet de la loi Restauration Nature en cours de finalisation par la commission européenne (Laforge et al., 2024). Toutefois, contrairement à la restauration des habitats terrestres, la restauration des habitats marins n'en est qu'à ses débuts, l'échelle des projets étant souvent réduite et le succès à long terme encore peu validé.

En France, l'huitre plate, *Ostrea edulis*, la seule huitre native des côtes européennes, autrefois dominante dans la plupart des écosystèmes côtiers, ne subsiste plus que dans quelques milieux très restreints notamment en Bretagne (Pouvreau et al., 2021b). Après plusieurs siècles d'exploitation, ces dernières populations sont soumises à des pressions sans cesse croissantes qui feront disparaître définitivement l'espèce et ses habitats si aucune action ciblée de conservation et de restauration écologique n'est engagée rapidement (Pogoda, 2019).

Sur le plan écologique, les huitres font partie des espèces dites « ingénieurs d'écosystèmes » : elles créent des habitats favorables à l'installation d'autres organismes, augmentent ainsi la biodiversité de leur environnement proche et fournissent de nombreux services écosystémiques. Parce qu'une population d'huitres présente la capacité de construire de véritables récifs biogéniques calcaires (appelés "huitrières"), ce groupe d'espèces constitue l'équivalent tempéré des récifs coralliens tropicaux (Beck et al., 2011). Sur le plan de la conservation, l'huitre plate est répertoriée, depuis 2009, dans la liste noire des habitats et espèces menacés de la convention OSPAR (Convention pour la protection du milieu marin de l'Atlantique du Nord-Est). D'un point de vue classification, l'espèce et son habitat sont identifiés en tant que « Bancs d'*Ostrea edulis* sur sédiment hétérogène envasé de l'infralittoral en Atlantique » (MB2-222, Classification Eunis 2022) ou « Récifs d'huitres plates sur sédiments hétérogènes envasés infralittoraux » (B2-2.1, Classification NatHab Atlantique INPN<sup>1</sup>). Ces deux qualifications se retrouvent également dans la nomenclature Natura 2000 (habitat 1100 ou habitat 1170). Pour autant, cette espèce et son habitat n'ont pas reçue en France une attention similaire à d'autres habitats mieux identifiés (maerl, zostère, hermelles...) comme en témoigne les rares travaux d'écologie sur l'espèce (Pouvreau et al., 2023).

---

<sup>1</sup> PatriNat, 2023. Table de la typologie nationale des habitats marins benthiques de la Manche, de la Mer du Nord et de l'Atlantique (NatHab-Atl). Base de données HabRef v7.

Pour ces raisons, l'espèce et son habitat font l'objet exclusif d'une alliance européenne créée en 2019 pour sa restauration : la "Native Oyster Restoration Alliance" (NORA, <https://noraeurope.eu>). Cette alliance, qui réunit plusieurs dizaines d'experts européens dans différents domaines de la biologie marine, offre désormais un support scientifique optimal à la conservation et restauration de l'espèce (zu Ermgassen et al., 2020). Plus d'une dizaine de chantiers de restauration sont désormais à l'œuvre en Europe.

En France, très récemment, le document stratégique de façade (DSF) pour l'Atlantique et la Manche Ouest liste les récifs d'huitres plates comme des habitats particuliers côtiers à enjeu majeur, au même titre que les bancs de maërl, les massifs d'hermelles, les herbiers à zostères, les prés salés et les champs de laminaires. Ces habitats y sont mentionnés comme devant faire l'objet de mesures spécifiques dans le cadre de Zones de Protection Forte (ZPF).

Dans ce contexte, le projet FEAMP FOREVER (2018-2020) a permis de dresser des bases solides en écologie de la restauration de l'huitre plate (Pouvreau et al., 2021a). Les conclusions de ce projet ouvrent différentes voies concrètes permettant de restaurer des populations cibles, avec de premières démonstrations très encourageantes notamment sur le site pilote de restauration de l'espèce en rade de Brest (banc du Roz) sur lequel un véritable laboratoire sous-marin de restauration a été développé depuis quelques années. Ce projet a notamment permis de montrer que la levée de certaines pressions (notamment l'exploitation des bancs résiduels et la dégradation de l'habitat) permet d'aider significativement au redéveloppement de l'espèce et que la mesure prioritaire permettant de contribuer à son retour réside dans la mise en œuvre sur le fond de supports intelligents favorables à l'espèce (restauration active) associée à un repos biologique de la population résiduelle (restauration passive).

Parallèlement, sur le même secteur, l'OFB a engagé depuis plusieurs années des réflexions et des travaux destinés à mieux connaître et mieux protéger l'habitat patrimonial "banc de maërl". Il se trouve que les deux habitats banc de maërl et huitrière co-existent encore et présentent peut-être des complémentarités synergiques, les huitrières pouvant apporter différents services de régulation du milieu, et notamment une réduction de la turbidité, favorable au bon développement du maërl. En contrepartie, le maërl offre un support physique intéressant au développement de l'huitre. En outre, sur d'autres secteurs (Penthièvre en baie de Quiberon par exemple), le retour de ces huitrières pourrait aider au maintien voire à l'extension des herbiers de zostères du secteur, autre habitat d'intérêt pour l'OFB. En parallèle du site principal en rade de Brest, ce site et d'autres sites potentiels à venir constitueront les sites d'applications pertinents du projet REEFORST.

Le démarrage d'un partenariat entre l'Ifremer et l'OFB dans le cadre de l'Accord Cadre constitue donc une opportunité idéale qui permettrait d'intensifier mais aussi d'encadrer les démarches de conservation et de restauration écologique de cette espèce en France autour de chantiers pilotes concrets. Les connaissances scientifiques de l'Ifremer sur l'espèce et l'expertise de l'OFB en matière de conservation des habitats constituent de puissants atouts qui devraient permettre d'assurer le succès de ces chantiers pionniers de restauration, positionner clairement la France au sein de l'Alliance Européenne NORA et l'inscrire dans l'initiative 2021-2030 de l'ONU destinée à intensifier la restauration d'écosystèmes dégradés ou détruits (UN Decade on Ecosystem Restoration). Un progressif équilibre s'établira entre la

partie en amont d'optimisation (Écologie de la Restauration, Ifremer) et la partie en aval de mise en œuvre et suivis (Restauration écologique, OFB), se traduisant dans la convention par un glissement progressif de la subvention à la coopération.

Plus précisément, le projet REEFORREST prévoit les trois actions complémentaires suivantes :

- Améliorer la méthodologie existante de restauration de l'huître plate et de son habitat en France (2023-2025), tout en veillant à ce que ces chantiers de restauration ne se fassent pas au détriment d'autres habitats naturels qui se seraient installés depuis ;
- Évaluer les premiers services écosystémiques produits par les populations d'huîtres plates en restauration (2024-2026) ;
- Appliquer progressivement ses techniques de restauration à différents sites d'intérêt pour l'OFB (2025-2027).

Ce rapport présente donc l'état d'avancement fin 2023 de chacune de ces actions. Il est construit de telle manière à pouvoir servir, à l'issue de la convention, comme d'un véritable manuel pratique de restauration écologique des huîtres à *Ostrea edulis* en France, utiles aux gestionnaires de l'environnement ainsi qu'à d'autres parties prenantes de la société civile. Il s'organise en trois parties de la façon suivante :

- Partie 1 : Optimisation de la méthodologie de restauration de l'huître plate et de son habitat en zone sensible (Natura 2000) : Où, Quand et Comment restaurer.
- Partie 2 : Évaluation des services écosystémiques potentiels : développement des méthodes et premiers résultats sur les services de filtration et biodiversité
- Partie 3 : Application de la méthodologie à d'autres secteurs d'intérêts en France : articulation avec d'autres projets de restauration et médiation

## 2 Optimisation de la méthodologie de restauration de l'huître plate et de son habitat en zone sensible (Natura 2000)

Il ressort de la plupart des projets de restauration écologique des récifs d'huîtres qu'à *minima* trois conditions essentielles doivent être remplies pour permettre le retour des formes récifales de l'espèce. Ces conditions impératives sont les suivantes (Pouvreau et al., 2023) :

- Les conditions environnementales du site doivent être encore propices à la survie, à la croissance et à la reproduction de l'espèce ; il doit s'agir d'un site où l'espèce est encore présente et où elle constituait antérieurement une huitrière ;
- L'abondance en larves et le recrutement doivent être suffisants pour soutenir la croissance et l'auto-régénération des récifs sur le long terme ;
- Il doit y avoir un substrat dur adapté sur lequel les larves peuvent s'agréger pour se protéger et grandir ; s'il est déficitaire, il doit être préalablement ajouté.

Plus simplement, le respect de ces trois conditions implique de répondre aux trois questions suivantes : où, quand et comment restaurer ? Et ces trois questions constituent le fil conducteur de la méthodologie en cours d'optimisation dans le cadre du projet REEFORST (Action 1).

*Ce travail méthodologique d'écologie de la restauration fait l'objet d'une publication de synthèse pour Restoration Ecology en cours d'écriture.*

### 2.1 Définition de l'écosystème de référence : l'huitrière

De par la diversité de ses zones côtières, l'Europe abrite une très grande richesse d'habitats marins. Nombre de ces habitats marins sont formés grâce à la présence et l'activité biologique d'espèces créatrices d'habitat (Habitat Forming Species, HFS). Au sein de ces HFS, on y distingue un groupe très particulier, unique et remarquable pour leurs fonctions écologiques et les services écosystémiques rendus : il s'agit des espèces capables de produire des récifs biogéniques ou Reef Forming Species (Goldberg, 2013). Une synthèse relativement exhaustive dresse le bilan de leurs états et des menaces subies à l'échelle de l'Europe (Airoldi & Beck, 2007) et plus récemment au niveau mondial (Ponti et al., 2021).

Un récif biogénique (ou biogène) se définit comme une structure benthique solide bio-construite, c'est à dire créée par l'accumulation et l'activité d'accrétion d'organismes vivants (Goldberg, 2013; Holt et al., 1998). Ces structures physiques émergent du substrat (rocheux ou meuble) et forment un habitat clairement différentiable du milieu avoisinant. La structure récifale peut être composée presque exclusivement par les organismes et leurs productions (coquilles, tubes, sécrétions...) ou être composée de sédiments, graviers et débris coquilliers agglomérés par l'organisme ingénieur. Les principaux groupes taxonomiques capables de bioconstructions marines sont les suivants : les cyanobactéries à l'origine des stromatolithes, les diatomées formant des biofilms, les algues rouges coralligènes, dont le maerl, certaines éponges et bryozoaires, les coraux, les polychètes (serpulidés et sabellariidés) et enfin les mollusques capables d'agrégation, principalement les huîtres et les moules (Ponti et al., 2021).

De par leur importance mondiale et leur très mauvais état de conservation, les récifs biogéniques créés par les huîtres et les moules font l'objet d'une importante littérature scientifique organisée derrière le terme "Shellfish Reefs" (mais également : "Oyster Reefs" or "Mussel Reefs"). En France, le terme de récif est rarement utilisé pour caractériser l'habitat créé par une population d'huîtres ou de moules. C'est un oubli, le syndrome d'une amnésie collective, lié à la raréfaction de l'huître plate et à la disparition de ses récifs infralittoraux de notre paysage marin et à la trop récente implantation de l'huître creuse invasive et de ses récifs d'estran mal venus. On utilise plus facilement le terme de "banc" pour l'huître plate, e.g. un banc d'huîtres ("oyster beds or oyster banks"), mais il s'agit là d'une appellation qui oblitère les capacités biogéniques et agrégatives de l'espèce. Pour l'huître creuse (*Crassostrea angulata* puis *gigas*), on note parfois l'utilisation du terme de "Crassat" pour caractériser les gisements sauvages et les imposants massifs que l'espèce est capable de construire sur l'estran.

Pourtant, le terme originel exact qui qualifie un récif d'huîtres est « huitrière » (Joubin, 1907), mais il a quasiment disparu de notre langage avec la surexploitation puis la disparition de l'habitat originel ("pristine"). Le terme de moulière est quant à lui toujours utilisé pour caractériser un récif de moules, sur estran ou en infralittoral. Ce syndrome d'amnésie s'accompagne également d'un déficit d'études sur les récifs biogéniques de bivalves en France, à l'exception de quelques rares travaux remarquables, mais sur les récifs invasifs de *C. gigas* (Cognie et al., 2006; Lejart & Hily, 2011; Reddin et al., 2022). Cette lacune contraste avec ce qui fait Outre Atlantique depuis plusieurs décennies sur les récifs d'huîtres natifs (Beck et al., 2011; Gillies et al., 2018).

Compte-tenu de la très forte dégradation subie par les huitrières à *Ostrea edulis* et ce manque de littérature scientifique à l'échelle française, leur identification dans les classifications d'habitat est variable (Tableau 1). Pour les populations les plus dégradées, *Ostrea edulis* n'y est mentionnée qu'en tant qu'espèce (et non plus en tant qu'habitat biogénique). Par exemple, dans la typologie des Habitats d'Intérêt Communautaire (HIC) de la directive "Habitats-Faune-Flore" (Natura 2000), l'espèce est parfois rattachée à l'habitat 1110 - Bancs de sable à faible couverture permanente d'eau marine, alors qu'elle devrait être rattachée directement à l'habitat 1170 - Récifs, comme l'est *Mytilus edulis*. Seule la typologie nationale Nat-Hab identifie clairement l'habitat dans son état originel "récifs d'huîtres plates" (B2-2.1). La typologie européenne EUNIS (ainsi que la classification anglaise) l'identifie sous l'appellation intermédiaire de banc (MB2222 / EUNIS A4.435 / SS.SMx.IMx.Ost) pour l'Atlantique. A noter que cette même classification la mentionne aussi sous l'appellation de récif pour la Mer Noire (MB243 / EUNIS A5.64) alors que c'est la même espèce et le même habitat. Plus anciennement, l'habitat EUNIS A3.247 identifiait de petits récifs à *O. edulis*, mais qui ne semble pas avoir été repris dans la classification actualisée en 2019. Enfin, dans la convention OSPAR, l'espèce et son habitat sont clairement identifiés parmi la liste des espèces et des habitats menacés de l'Atlantique Nord Est.

Tableau 1 : Inventaire des classifications nationales et européennes (récentes et antérieures) mentionnant l'huître plate et son habitat récifal (D'après Pouvreau (2023))

Code	Intitulé de classification	Référence
INPN B2-2.1	Récifs d'huîtres plates sur sédiments hétérogènes envasés infralittoraux	<a href="https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_hab/813/tab/classification">https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_hab/813/tab/classification</a> <a href="https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_typo/46">https://inpn.mnhn.fr/habitat/cd_typo/46</a>
MB2-222 EUNIS A4.435 SS.SMx.IMx.Ost	<b>Ostrea edulis beds</b> on shallow sublittoral muddy mixed sediment <b>Bancs d'Ostrea edulis</b> sur sédiment hétérogène envasé de l'infralittoral en Atlantique	<a href="https://eunis.eea.europa.eu/habitats/2228">https://eunis.eea.europa.eu/habitats/2228</a> <a href="https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification-1/eunis-marine-habitat-classification-review-2019/eunis-marine-habitat-classification-2019">https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification-1/eunis-marine-habitat-classification-review-2019/eunis-marine-habitat-classification-2019</a> <a href="https://mhc.incc.gov.uk/biotopes/jncmncr0000788">https://mhc.incc.gov.uk/biotopes/jncmncr0000788</a>
MB2-43 EUNIS A5.64 EUNIS A5.641	Pontic <i>Ostrea edulis</i> <b>biogenic reefs</b> on mobile seabottom Oyster <b>reefs</b> on Black Sea lower infralittoral rock <b>Deep massive Ostrea edulis reefs</b> on bottoms of shelly gravel and boulders	<a href="https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5788">https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5788</a> <a href="https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification-1/eunis-marine-habitat-classification-review-2019/eunis-marine-habitat-classification-2019">https://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/eunis-habitat-classification-1/eunis-marine-habitat-classification-review-2019/eunis-marine-habitat-classification-2019</a> <a href="https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5789">https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5789</a>
EUNIS A3.247	Shallow <b>smaller Ostrea edulis reefs</b> adhering to rocky reefs and vertical drop-offs	<a href="https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5730">https://eunis.eea.europa.eu/habitats/5730</a>
OSPAR - habitat	<b>Ostrea edulis beds</b>	<a href="https://www.ospar.org/work-areas/bdc/species-habitats/list-of-threatened-declining-species-habitats/habitats/ostrea-edulis-beds">https://www.ospar.org/work-areas/bdc/species-habitats/list-of-threatened-declining-species-habitats/habitats/ostrea-edulis-beds</a>
OSPAR - species	Flat oyster	<a href="https://www.ospar.org/work-areas/bdc/species-habitats/list-of-threatened-declining-species-habitats/invertebrates/flat-oyster">https://www.ospar.org/work-areas/bdc/species-habitats/list-of-threatened-declining-species-habitats/invertebrates/flat-oyster</a>

En fait, pour « réconcilier » ces classifications, il faut plutôt voir la présence de l'espèce comme la relique de l'ancien habitat détruit, le dernier stade de l'habitat avant sa disparition totale. Ainsi, pour mieux caractériser les différents états de conservation d'un récif à *O. edulis*, Pouvreau et al. (2021) ont proposé une échelle de conservation qui est désormais utilisée au niveau européen (zu Ermgassen et al., 2021) et qui est rappelé dans le tableau ci-dessous.

Tableau 2 : Échelle de conservation de l'habitat récifal à *Ostrea edulis* en Europe (d'après Pouvreau et al. 2021 et Zu Ermgassen et al., 2021).

Criteria	Stage 0	Stage 1	Stage 2	Stage 3	Stage 4
Oyster habitat descriptor	Mixed sediments	Mixed sediments featuring oysters	Functioning oyster habitat reefs and beds		
Example					
Max density	0-1 ind/m <sup>2</sup>	1 to 5 ind/m <sup>2</sup>	5 to 10 ind/m <sup>2</sup>	10 to 20 ind/m <sup>2</sup>	> 20 ind/m <sup>2</sup>
Aggregation	None	Single/pair	Several individuals	Many individuals	Maximal
Size spectrum	1 cohort	1 or 2 cohorts	Several cohorts	Several cohorts	Many cohorts
Recruitment	< 0.1 ind/cm <sup>2</sup>	< 1 ind/cm <sup>2</sup>	< 10 ind/cm <sup>2</sup>	< 100 ind/cm <sup>2</sup>	> 100 ind/cm <sup>2</sup>
Oyster composition	Rolling - Buried	Fixed - Emerging	Small clusters	Big clusters	Biogenic reef structure
Habitat resilience	Minimal	Minimal	Low	Medium	High
Biodiversity	Low	Low	Medium	High	Very high
SER label	★	★★	★★★	★★★★	★★★★★

Dans tout objectif de restauration écologique, il convient de définir précisément l'écosystème de référence (Figure 2) qui sert de base historique à partir de laquelle les efforts de restauration actuels et futurs peuvent fixer des objectifs, évaluer les progrès et déterminer l'efficacité des interventions. Compte tenu, des lacunes actuelles sur l'écologie récifale d'*O. edulis*, un travail récent conséquent d'écologie historique a été mené dans le cadre de la NORA (Thurstan et al., 2023). Ce travail fournit une meilleure description des principaux attributs physiques et biologiques d'une huître originelle à *O. edulis*. On peut retenir de cet inventaire écologique historique que les huîtres à *O. edulis* peuvent être définies comme des zones présentant de fortes densités d'huîtres de différentes classes de taille sur un substrat dominé par la présence de coquilles mortes et formant une structure tridimensionnelle complexe abritant une certaine biodiversité. Ces plaques peuvent être entrecoupées de zones de plus faible complexité structurelle ou d'autres habitats, tels que des herbiers de zostères ou des bancs de maërl. D'autres espèces ingénieuses biogéniques telles que *Mytilus edulis* peuvent également contribuer à la structure globale du récif lui conférant des formes paysagères différentes selon les milieux, mais l'ingénieur principal de l'huître reste numériquement *O. edulis*. Pour fournir des métriques quantitatives utilisables en conservation et restauration, le consensus actuel établi par la NORA qui caractérise une huître à *O. edulis* repose sur les critères et les valeurs suivants :

- Des densités de plus 20 individus adultes au mètre carré ;
- La présence de colonies récifales s'élevant au-dessus du fond ;
- Une couverture > 20% de coquilles mortes sur le fond ;
- Une étendue de la population supérieure à l'hectare pour assurer sa propre résilience ;
- Une cohabitation possible avec d'autres habitats marins sous forme de patch.

Tant que ces conditions ne sont pas remplies, alors l'habitat est en mauvais état de conservation, il doit être mentionné tel quel et il convient de se reporter au tableau 2 pour bien caractériser ce niveau de dégradation. Ainsi « la présence d'huître plate sur un sédiment mixte hétérogène » est en fait une huître originelle très fortement dégradée (stade 0 ou 1). Un « banc d'*Ostrea edulis* sur sédiment hétérogène envasé » est une huître originelle dégradée (stade 2).

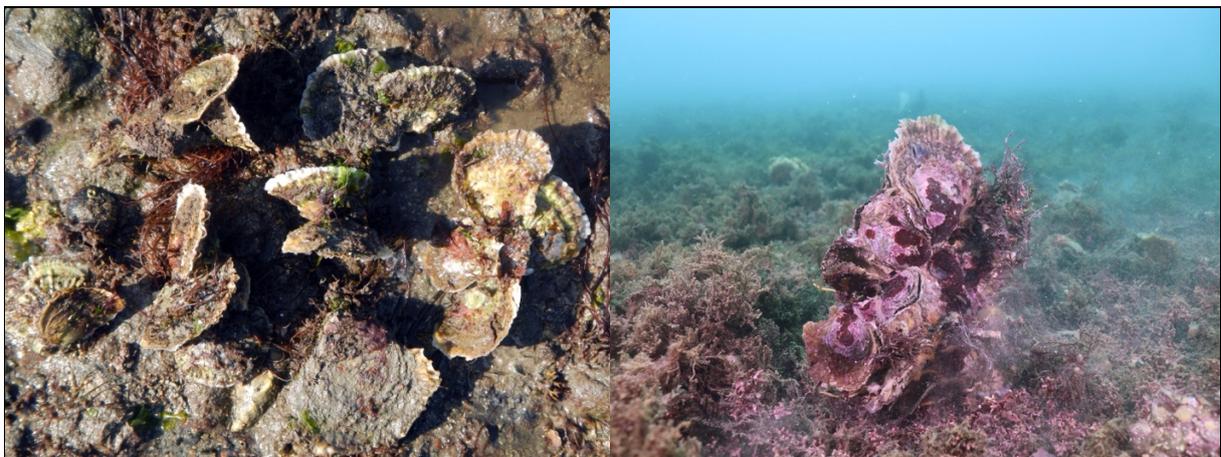


Figure 1 : Photographies caractérisant une huître à *O. edulis* en bon état de conservation : des densités d'adultes de plus de 20 individus au mètre carré (photo de gauche, © Oliver Tully / Marine Institute Ireland) et la formation d'agrégats plus ou moins complexes s'élevant au-dessus du fond (photo de droite, © Mathias Huber / Ifremer France).

## 2.2 Où Restaurer ? Recueil des données historiques et des pressions actuelles

Le choix du site est primordial dans toutes opérations de conservation et restauration écologique. Il ressort des études un consensus évident qu'il convient de rappeler : on doit restaurer l'huître et son habitat dans un secteur où l'espèce était présente et pour lequel il y a des preuves historiques qu'elle y formait des populations denses appelées huitrières (cf définition précédente). En outre, pour des raisons de simplification des méthodologies de restauration et d'assurance de son succès, il est aussi préférable que l'espèce y soit encore présente, même à de faible densité (Pouvreau et al., 2023). Puis sur ces secteurs, il faut également y analyser les pressions actuelles et futures s'exerçant sur le cycle de vie de l'espèce afin d'assurer le retour de l'espèce, de son habitat et sa résilience sur le long terme dans le contexte du changement climatique. Il convient aussi de veiller à ce que ces chantiers de restauration ne se fassent pas au détriment d'autres habitats naturels qui se seraient installés depuis la disparition de ces huitrières.

### 2.2.1 Données historiques et densités actuelles

En rade de Brest, l'espèce était historiquement particulièrement abondante et a fait l'objet d'une très forte exploitation à partir du 17<sup>ème</sup> siècle. Il n'est pas question ici de rentrer dans le détail de l'exploitation historique des huitrières. Différentes informations, récits et témoignages sont exhaustivement présentés et analysés par (Bosseboeuf, 2019) démontre l'exploitation intense de l'espèce pendant plusieurs siècles. Ci-dessous un extrait de la carte produite par Guérin-Ganivet (1911) illustre l'étendue des derniers bancs naturels d'huîtres plates encore présents au début du 20<sup>ème</sup> siècle. L'huître du Roz-Bendy y est clairement mentionnée et la carte permet d'évaluer son étendue à l'époque : de forme elliptique, cette population s'étendait en longueur, sur 1500 m, de la pointe du Bendy à l'entrée de l'anse du Roz et en largeur, depuis la côte jusqu'à 800 mètres en mer. Elle faisait encore à cette période plus de 100 hectares. Elle est située dans la zone Natura 2000 ZSC FR5300046 "Rade de Brest, Estuaire de l'Aulne" animée par le Parc Naturel Régional d'Armorique.

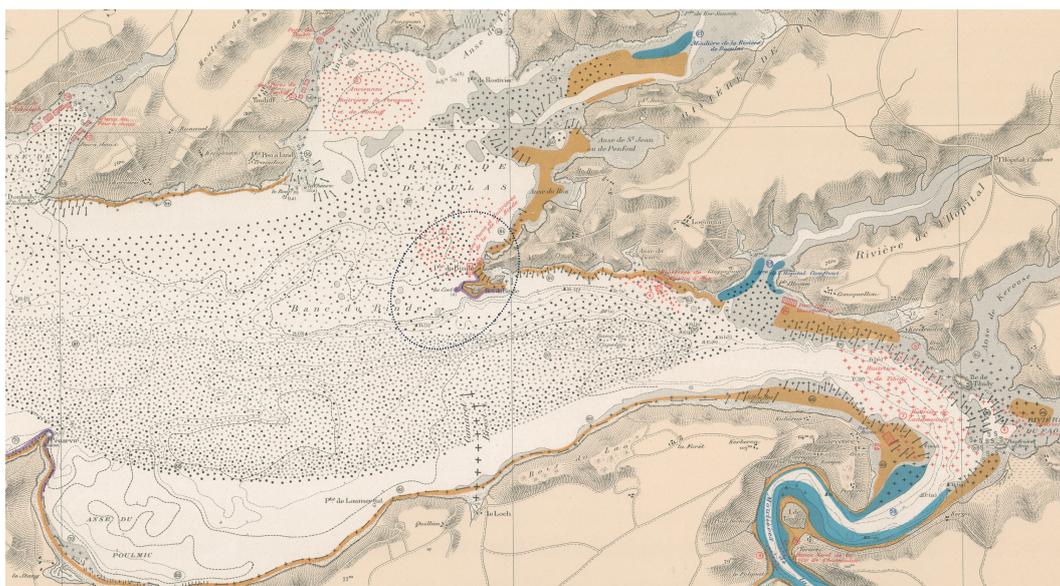


Figure 2 : Extrait de la carte des huitrières établies par Guérin-Ganivet (1911) pour la partie « Estuaire de l'Aulne et baie de Daoulas ». On y distingue (zone en points et croix rouges sur la carte) les différentes huitrières résiduelles encore présentes au début 20<sup>ème</sup> siècle : Porsgwen-Tinduff, Roz-Bindy (entouré d'un cercle grisé), Moulin-Mer, Landevennec-Faou.

Actuellement, les informations recueillies dans le cadre du projet FOREVER (Pouvreau et al., 2021) montrent que cette population est toujours présente, les densités y sont faibles mais l'étendue semble toujours être similaire à celle évaluée, un siècle auparavant, par Guérin-Ganivet (1911). Les huîtres sont situées à une profondeur de 2 à 3 mètres par rapport au zéro hydrographique, sur un fond sablo-vaseux constitué de maërl et de débris de coquillages. La densité est de l'ordre de 1 individu par m<sup>2</sup>, on peut cependant encore trouver des individus agrégés qui peuvent faire monter localement la densité à 10 individus/m<sup>2</sup> (Figure 3). Ces données classent cette population dans l'état 1, voire l'état 2 de conservation, donc dans un état critique à résiduel mais restaurable.



Figure 3 : Photos illustrant l'état actuel de conservation de l'huîtrière du Roz en baie de Daoulas (rade de Brest). La densité y est inférieure à un individu par mètre carré, mais localement la présence d'agrégats de plusieurs spécimens peut faire augmenter cette densité à presque 10 individus par mètre carré. L'espèce se développe ici sur un banc de maërl, cette coexistence des deux habitats était déjà mentionnée dans les recueils historiques à l'époque de son exploitation (17-19<sup>ème</sup> siècle). © Photos : S. Pouvreau & M. Huber / Ifremer.

### 2.2.2 Identification des pressions actuelles

Pour que la restauration des récifs d'huîtres soit réalisable et représente un retour sur investissement à long terme, les conditions physico-chimiques d'un site doivent correspondre à l'enveloppe environnementale dans laquelle les gamètes, les larves et les adultes peuvent survivre, et la croissance et la reproduction peuvent avoir lieu (review in Pouvreau, 2023), dans les conditions actuelles comme dans les conditions futures. Au-delà de la présence primordiale d'un substrat dur pour la fixation des larves, les paramètres à prendre en compte sont (Theuerkauf & Lipcius, 2016) :

- Les facteurs géomorphologiques : profondeur, nature des fonds, géographie du site
- Les paramètres physico-chimiques : température, salinité, turbidité, oxygène dissous...
- Les données hydrodynamiques : courantologie, dispersion, connectivité
- Les conditions trophiques : fluorescence, chlo *a*, dénombrement phytoplanctonique
- Les concentrations en contaminants : origine industrielle, agricole ou urbaine
- Les interactions biotiques : maladies, prédation, compétition

Les paragraphes suivants dressent la liste et les valeurs de la plupart de ces différents paramètres biotiques et abiotiques pour le site du Roz. Ils démontrent la pertinence de ce secteur en termes de restauration écologique vis-à-vis de l'huître plate. Ils rappellent également certaines pressions toujours en vigueur qu'il convient d'intégrer dans la démarche de restauration.

### 2.2.2.1 Données hydrologiques

Le site expérimental pilote de restauration écologique du Roz géré par l'Ifremer est équipé, sur le fond, d'une station de mesure haute fréquence des principaux paramètres hydrologiques suivants : Température (°C), Salinité (PSU), Fluorescence (FFU), Turbidité (NTU). La fluorescence de l'eau fournit un bon indicateur de la biomasse phytoplanctonique et la turbidité fournit un bon indicateur de la matière en suspension. Les données disponibles depuis 2017 sont présentées sur les 4 planches fournies ci-après.

- **La température de l'eau de mer**

En France, la période de reproduction de l'huitre plate a lieu de juin à septembre comme tenu des exigences thermiques de l'espèce nécessaire à assurer sa reproduction (Pouvreau et al., 2021). Les adultes requièrent une température minimale de 16°C pour émettre leurs gamètes : les huitres mères qui incubent pendant 10-12 jours (huitre dites laiteuse puis ardoisée) s'observent donc une fois ce seuil de température atteint, généralement entre mi-mai et début juin sur la façade atlantique. Au bout de cette phase d'incubation, les jeunes larves sont relâchées (phase d'essaimage ou « swarming »). En juin, sauf accident météorologique majeur, les eaux ont poursuivi leur réchauffement, les jeunes larves sont libérées dans une eau qui avoisine les 17°C et elles vont évoluer pendant 10 à 15 jours : une température proche de 18°C leur permettra d'assurer un développement rapide et donc une bonne survie avec taux de larves évoluées importants (>10%). Cette évolution larvaire et la survie de la cohorte essaimage seront vraiment favorisées si les températures atteignent les 19-20°C. Ces seuils de température se traduisent généralement par un premier recrutement synchrone et important en début d'été. Un printemps tardif retardera ce processus et un été chaud pourra le prolonger jusqu'en septembre, l'huitre plate pouvant rematurer au moins une seconde fois au cours d'une saison de reproduction. L'apparition des huitres-mères ardoisées et des premières larves dans la colonne d'eau sont des événements phénologiques importants à prendre en compte que ce soit en ostréiculture ou en restauration écologique. Dans le contexte du changement climatique, ces phénomènes peuvent être largement impactés (Gourault, 2018).

Le site du Roz se caractérise par une évolution saisonnière de la température de l'eau oscillant en moyenne entre 10 °C en hiver et 20 °C en été, soit une amplitude thermique de 10°C (Figure 4). Cette gamme de température est donc très favorable à la reproduction de l'huitre plate. Certains hivers plus froids peuvent entraîner des chutes de température autour de d'un minimum de 7°C (e.g. mars 2018), mais la tendance actuelle est plutôt aux hivers doux. A l'inverse certains étés particulièrement chauds se traduisent pas des températures de l'eau dépassant les 20°C (juillet 2019, août 2020, juillet 2022, juin 2023) ; ces étés chauds semblent plus récurrents ces dernières années. Il est important de rappeler qu'il s'agit des températures de l'eau enregistrées à proximité du fond (approximativement 50 cm au-dessus du fond), ce qui implique des températures maximales plus élevées en surface. Le franchissement du seuil des 16°C est reconnu comme facteur déclenchant l'essaimage des premières larves d'*O. edulis*. La phénologie de cet événement est importante à étudier car elle décide en partie de la période idéale pour mettre en place les supports de restauration. Le franchissement du seuil des 20°C est ensuite une deuxième étape importante, car il est généralement très favorable à des fixations larvaires remarquables. Un troisième critère est aussi important à prendre en compte : les chutes importantes de température en cours d'été (comme ce fut le cas fin juillet 2023), qui sont souvent préjudiciables à l'émission et au développement larvaire, et au recrutement.

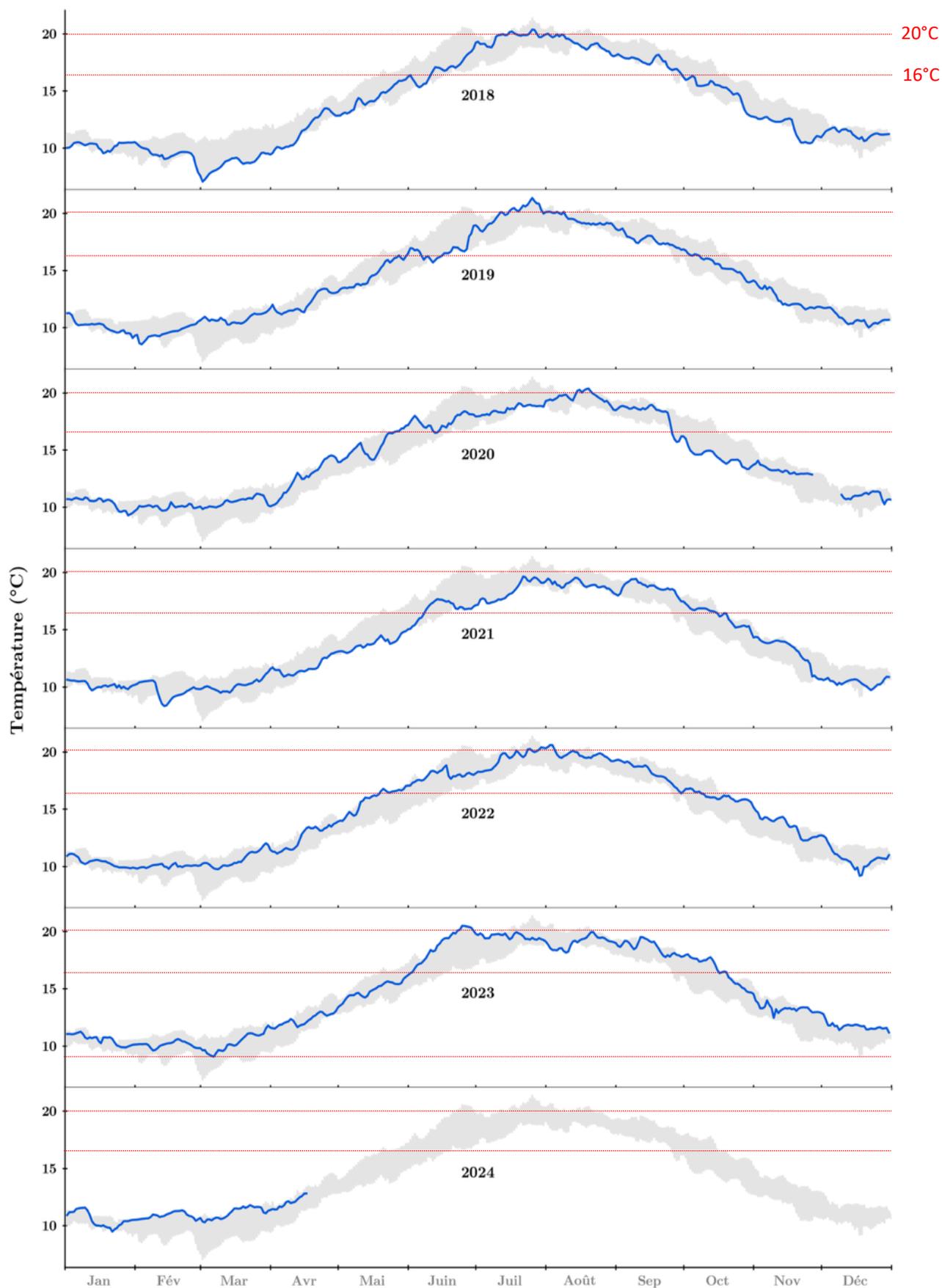


Figure 4 : Évolution annuelle de la température de l'eau (moyenne journalière) enregistrée à proximité du fond sur le site du Roz en Baie de Daoulas depuis 2018. L'aire grisée en arrière-plan correspond à l'enveloppe des valeurs observées depuis le début des suivis.

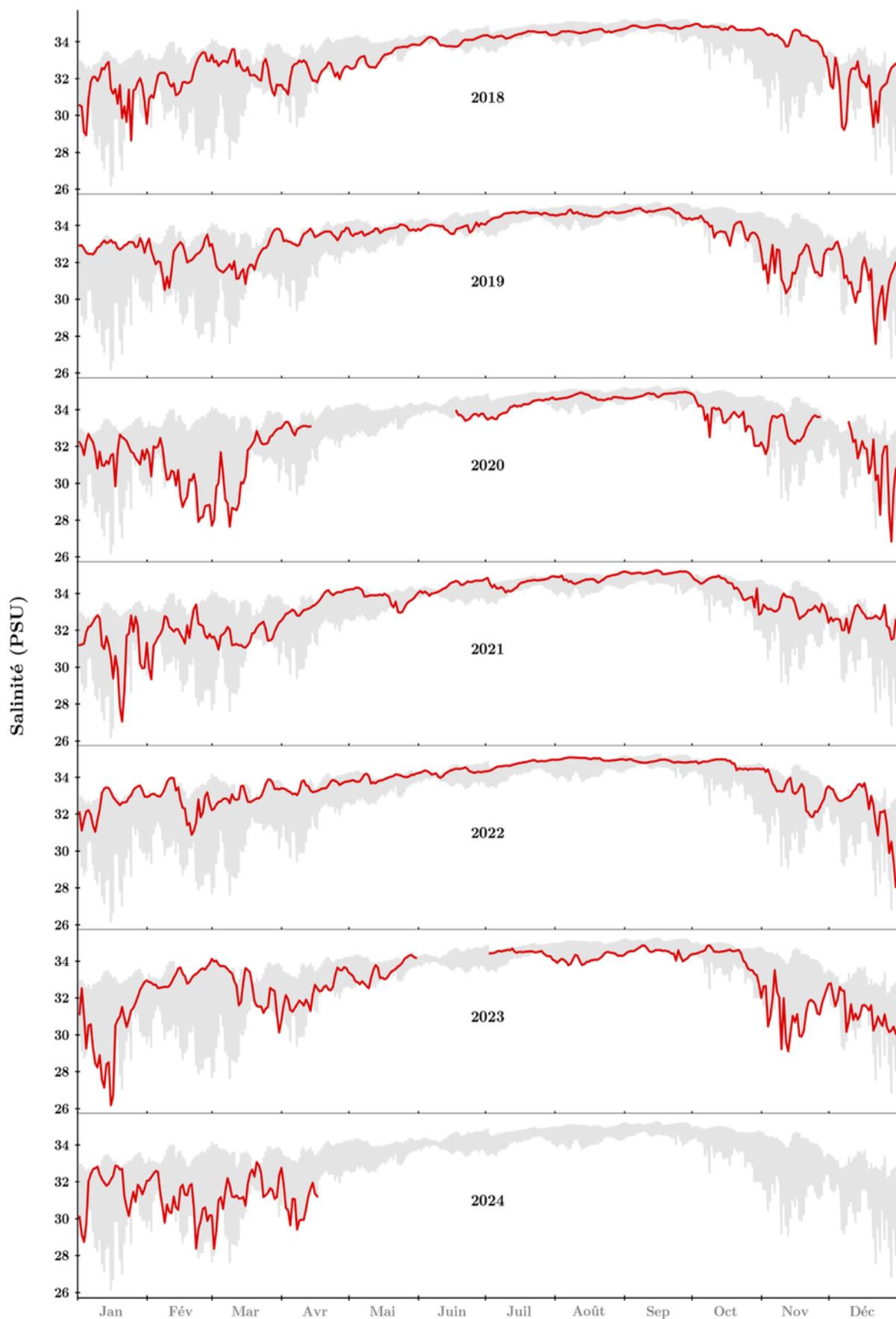


Figure 5 : Évolution annuelle de la salinité (moyenne journalière) enregistrée à proximité du fond sur le site du Roz en Baie de Daoulas depuis 2018. L'aire grisée en arrière-plan correspond à l'enveloppe des valeurs observées depuis le début des suivis.

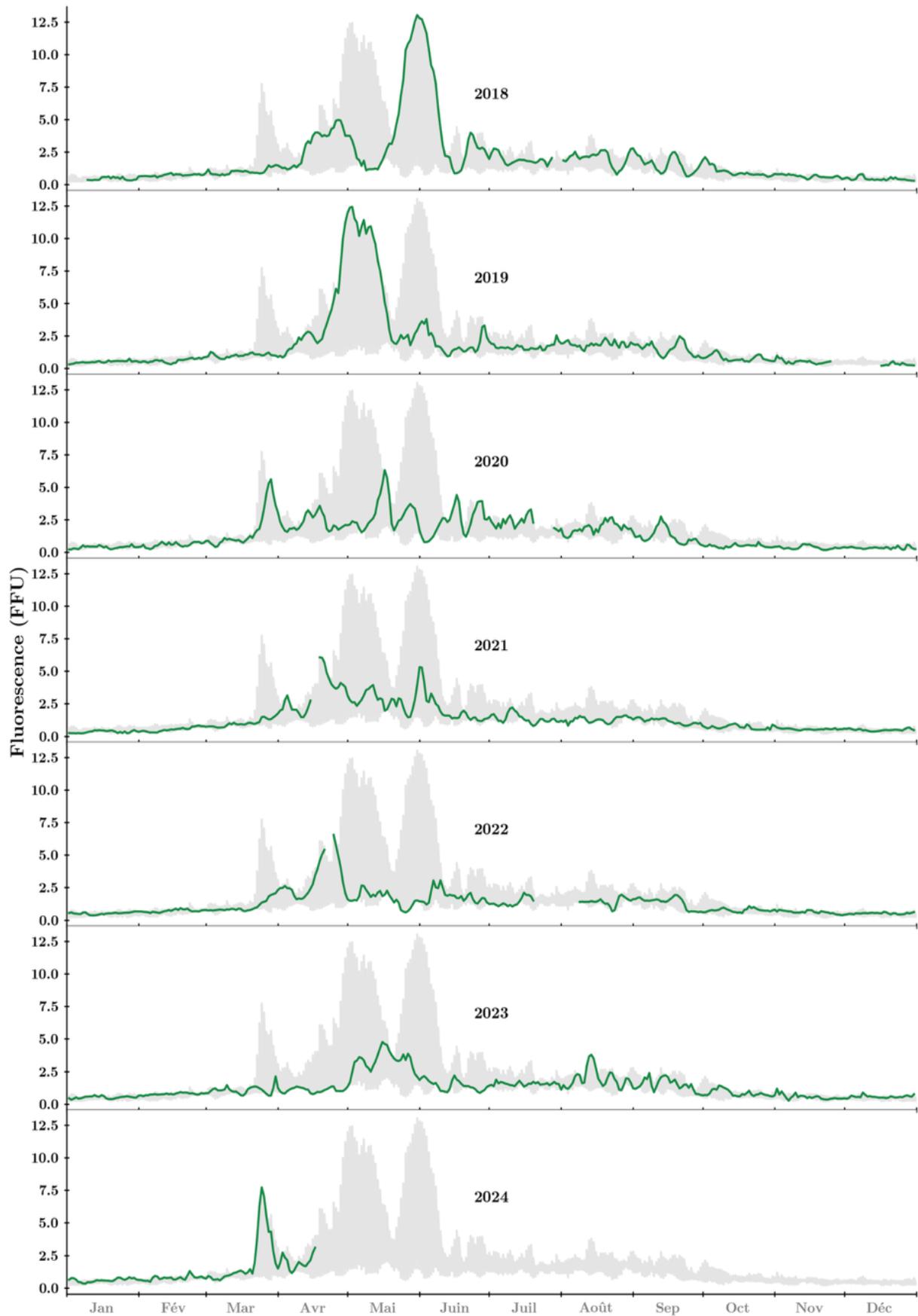


Figure 6 : Évolution annuelle de la fluorescence de l'eau (moyenne journalière) enregistrée à proximité du fond sur le site du Roz en Baie de Daoulas depuis 2018. La fluorescence de l'eau est un bon indicateur de la biomasse phytoplanctonique. L'aire grisée en arrière-plan correspond à l'enveloppe des valeurs observées depuis le début des suivis.

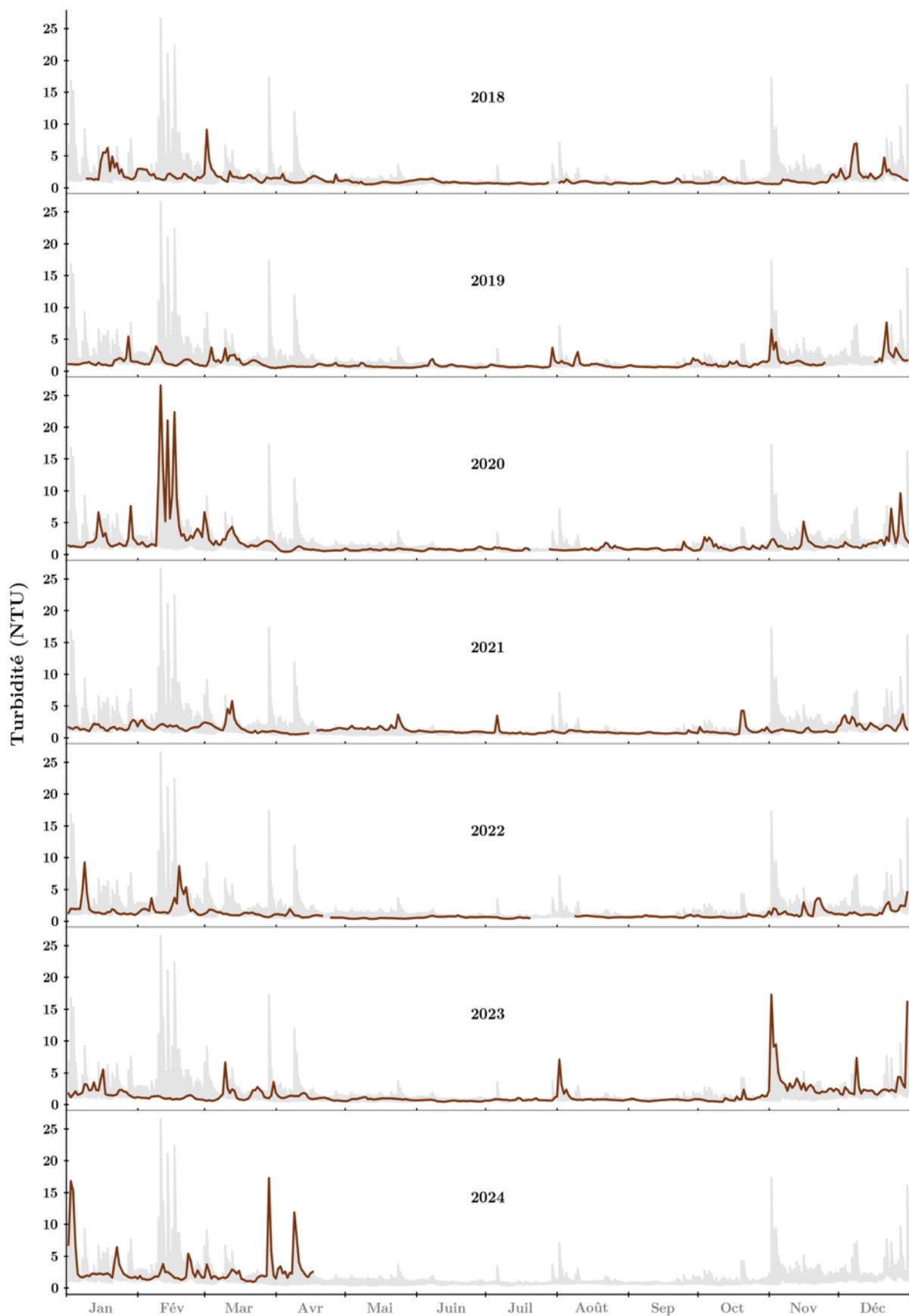


Figure 7 : Évolution annuelle de la turbidité (moyenne journalière) enregistrée à proximité du fond sur le site du Roz en Baie de Daoulas depuis 2018. La turbidité est un bon indicateur de la matière en suspension dans la colonne d'eau. L'aire grisée en arrière-plan correspond à l'enveloppe des valeurs observées depuis le début des suivis.

- **La salinité**

Si la présence de bancs d’huitres plates dans les estuaires des rivières indique que cette espèce peut supporter des dessalures modérées, on sait qu’elle est moins tolérante que l’huitre creuse : par exemple, des dessalures prolongées inférieures à 20 PSU sont préjudiciables aux naissains d’huitres plates (His, 1968). Ce seuil de dessalure tolérable est retenu dans nos critères d’analyse et on peut constater qu’il n’est jamais atteint sur le site du Roz (Figure 5). Par contre, des valeurs minimales de 26 PSU ont été observées au cours des hivers 2020-21 et 2022-2023. Au cours de ces hivers, il est probable que les dessalures, beaucoup plus fortes en amont des rivières de la rade, aient facilement atteint ce seuil des 20 PSU. Ceci explique l’absence de populations d’huitres plates dans ces endroits et leurs progressives apparitions en milieu plus océanique, comme c’est le cas pour le site du Roz. Il s’agit là d’un recul des populations observées sur des siècles (Pouvreau et al., 2023). En dehors de ces épisodes de dessalures hivernales parfois remarquables, le site du Roz présente des valeurs de salinité proche des 34 PSU à partir de mai et les valeurs maximales des 35 PSU sont observées en fin d’été, lorsqu’ils sont secs (e.g. 2021 et 2022). Par contre, il convient de rappeler que les conditions d’estuaires avec des dessalures hivernales sont favorables au parasite *Marteilia refringens*, c’est notamment le cas du site du Roz.

- **La biomasse en phytoplancton**

L’huitre plate a besoin de phytoplancton en quantité importante au printemps pour assurer sa croissance et sa reproduction. La biomasse phytoplanctonique peut être mesurée via des capteurs de fluorescence calés sur la longueur d’onde de la chlorophylle *a*. La Figure 6 montre les variations de fluorescence enregistrées sur le site du Roz depuis 2018 et illustre parfaitement l’apparition des blooms phytoplanctoniques qui surviennent à partir du début du printemps. Le bloom le plus précoce survenu dès la mi-mars a été observé en 2020, à l’inverse les blooms conséquents les plus tardifs surviennent généralement à la fin juin. Puis selon les étés, il n’est pas rare d’observer des blooms significatifs en août et septembre, comme ce fut le cas en 2023. Bien sûr, les abondances phytoplanctoniques les plus fortes sont observées au printemps avec des valeurs dépassant parfois les 10 FFU comme ce fut le cas en 2018 et 2019. L’intensité de ces blooms est à relier avec les conditions d’ensoleillement et de pluviométrie de l’hiver et du printemps. Indépendamment de ces variations interannuelles, le site du Roz est un site riche en termes d’abondance phytoplanctonique et cette production primaire importante peut soutenir sans problème une restauration des populations de filtreurs sur le secteur, la capacité trophique du secteur apparaît très élevée.

- **La turbidité**

Les fortes turbidités sont préjudiciables à l’espèce et la sédimentation est défavorable à son recrutement. Sur le site du Roz, comme le montre la Figure 7, en dehors d’évènements marqués de crues (hiver 2020) ou de tempêtes (automne 2023), les valeurs de turbidité (moyennes journalières) dépassent rarement les 10 NTU. Ces conditions sont donc favorables au cycle de vie de l’espèce. En fin de printemps et en été, les valeurs sont souvent minimales autour de 1 NTU, il convient cependant de noter une période de fortes turbidités proche de 10 NTU au beau milieu de l’été 2023 (fin juillet - début août), liées à des conditions automnales (vent et pluie) assez marquées.

- **Le vent**

Le vent joue un rôle indirect sur la dispersion larvaire surtout sur des zones à faibles profondeurs comme la baie de Daoulas. La figure ci-dessous illustre la variabilité de la force et de la direction des vents en début d’été (Juin-Juillet), cette période est particulièrement déterminante pour le recrutement larvaire. Cette période peut se caractériser par des régimes

de vents assez différents selon les années : soit dominés par des vents de régimes SW (2012, 2015, 2016, 2017, 2023), soit dominés par des vents de régimes NE (2013, 2014, 2018, 2019, 2022) ou plus variables (2020, 2021). Ces différences aident à l'interprétation des variations d'abondance larvaire, de façon plus aisée que la mise en œuvre de modèle hydrodynamique.

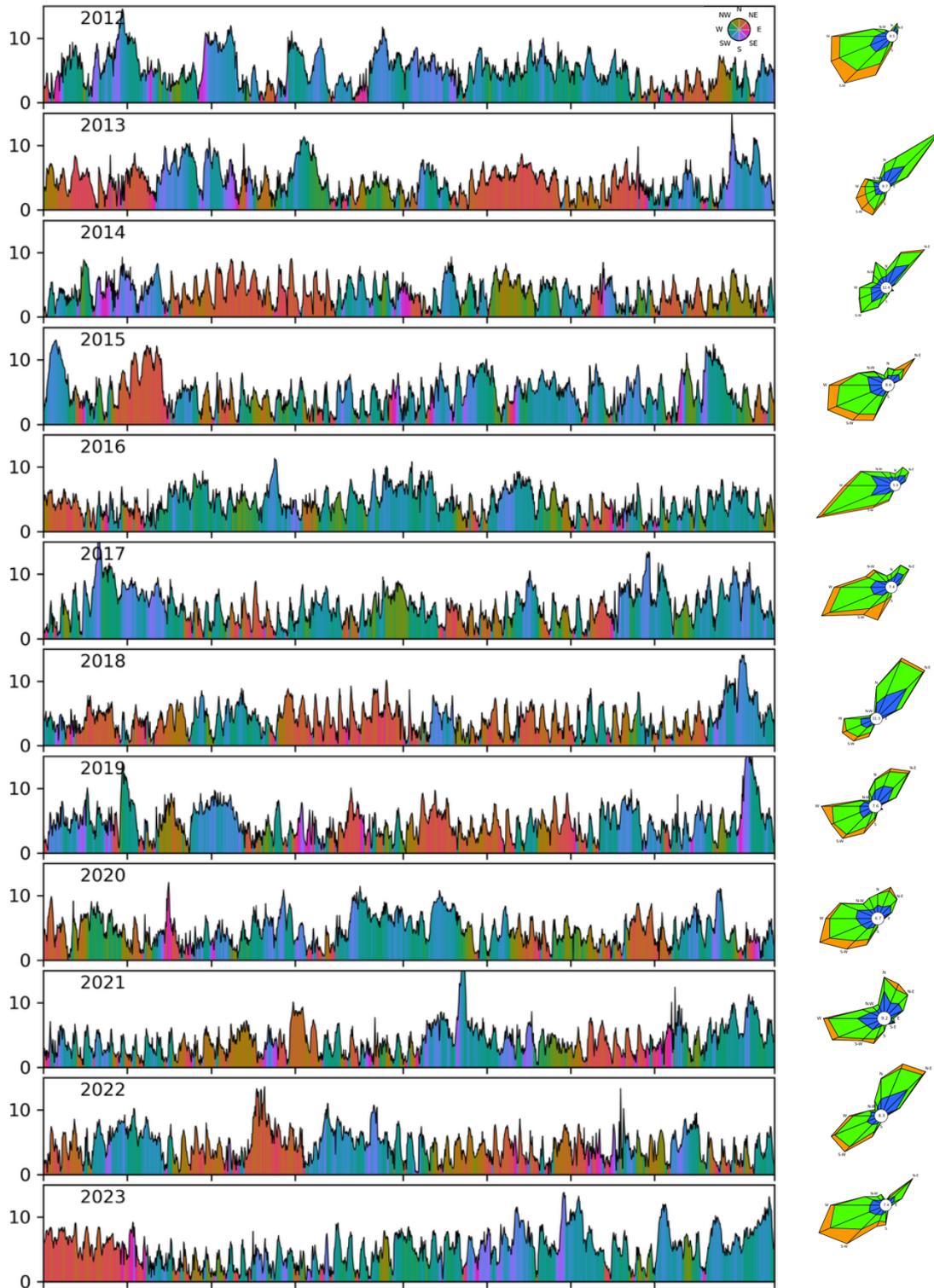


Figure 8 : Direction et force des vents (données trihoraires Météo-France – Station de Guipavas) depuis 2012 en début d'été (Juin-Juillet). Sur le graphe de gauche, la couleur indique la direction selon la roue chromatique. Sur le graphe de droite, en bleu = vent de 1.5 à 4.5 m/s ; en vert = vent de 4.5 à 8.0 m/s ; en orange vent > 8.0 m/s)

### 2.2.2.2 Données sur la dispersion hydrodynamique

L'évaluation du transport des larves, de leur dispersion et de la connectivité des populations d'espèces marines au sein des zones côtières sont des sujets d'un intérêt majeur en écologie marine car ils constituent des processus clés pour la dynamique des populations, les flux génétiques, la propagation des espèces envahissantes, la restauration écologique marine, l'établissement de zones marines spécifiques et d'autres sujets connexes (Pineda et al., 2007). La dispersion des larves en provenance ou à destination du site de restauration est en effet un critère à prendre en considération quand cela est techniquement possible, restaurer un banc d'huître plate exclusivement émetteur de larves étant voué à l'échec.

L'étude de la dispersion des larves de bivalves fait l'objet de travaux croissants : e.g. *Crassostrea virginica* (North et al., 2008), *Pecten maximus* (Nicolle et al., 2013), *Ostrea edulis* (Smyth et al., 2016). Depuis plusieurs années, un effort croissant a été mené en rade de Brest pour mieux comprendre la dispersion des larves, notamment dans le cadre des projets FEAMP PERLE (Hussenot et al., 2014) et FOREVER (Pouvreau et al., 2021) en utilisant le modèle hydrodynamique haute résolution disponible à l'Ifremer MARS 3D (Lazure & Dumas, 2008) selon deux approches :

- Une approche lagrangienne permettant de fournir un indicateur de dispersion le plus universel possible (Petton et al., 2020) ;
- Une approche eulérienne intégrant progressivement un comportement larvaire (Bernard et al., 2014; Brossin, 2018).

Différentes cartes de dispersion et de connectivité larvaires sont ainsi disponibles pour la rade de Brest. Il n'est pas prévu dans le cadre du projet REEFORST de retravailler sur ces cartes, et la Figure 9 reprend le jeu de cartes proposées par Petton et al. (2020). C'est ce jeu de carte qui nous sert de référence pour les travaux de restauration écologique. Ces cartes fournissent un indicateur de dispersion relativement instantanée (de l'ordre de la journée) jouant le rôle d'un proxy de la dispersion larvaire. Il ressort de ces cartes un schéma spatial robuste en rade de Brest avec des zones à forte dispersion (le goulet, le centre de la rade ainsi que les lits des rivières) qui contrastent avec des zones à faible dispersion (la baie de Daoulas, le secteur de Lomergat, les anses de Roscanvel, du Fret et de l'Auberlac'h, le banc de Keraliou). Même si ce schéma est relativement stable, les niveaux de dispersion varient en fonction des coefficients de marée et du vent : une vive eau ou un vent régulier augmente la dispersion d'un facteur 10 pour toutes les zones à faible capacité de dispersion.

Il est frappant de constater que toutes ces zones à faible dispersion sont connues pour héberger les dernières populations infralittorales d'huîtres plates et constituaient des gisements historiques renommés mentionnés dans différents ouvrages d'histoires maritimes.

Dans ce schéma général, le site de restauration du Roz localisé sur le flanc est de la baie de Daoulas apparaît vraiment comme un site de choix avec des coefficients de dispersion larvaire les plus bas. Sur ce secteur, les vents à dominantes Sud (SE à SW) seront favorables à une plus grande rétention larvaire, à l'inverse les vents de secteur Nord (NW à NE) favorisant une plus grande dispersion.

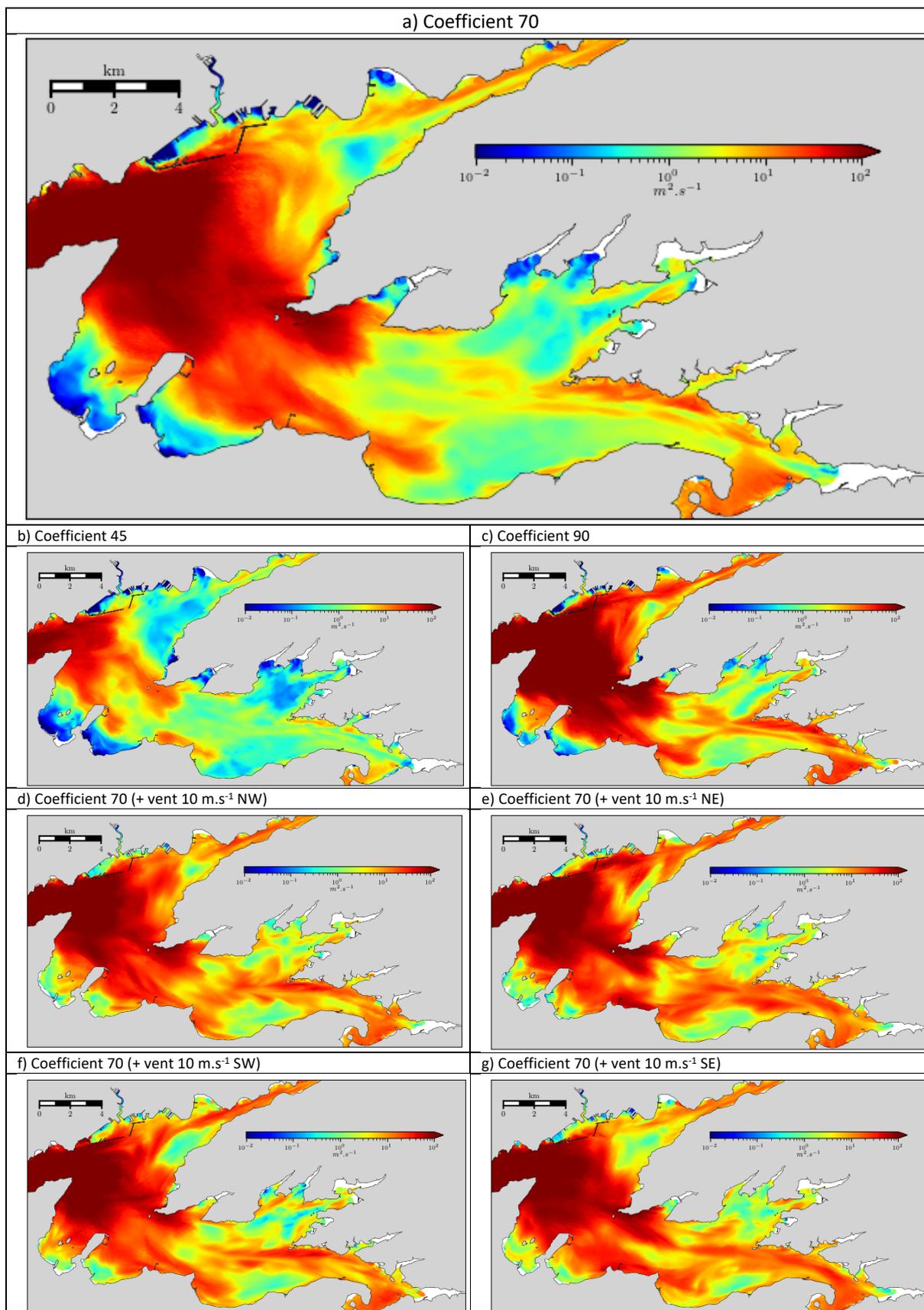


Figure 9 : Cartographie de la dispersion en Rade de Brest (Indicateur de dispersion locale en  $m^2.s^{-1}$ , Petton et al., 2020) en fonction du coefficient de marée (a,b et c) et des vents dominants (d, e, f et g). L'échelle de dispersion s'étend des zones bleues (inférieure à  $0,1 m^2.s^{-1}$ ) aux zones rouges (supérieure à  $100 m^2.s^{-1}$ ). La situation de référence est établie pour un coefficient de marée de 70. La situation de vives eaux augmente le coefficient d'un facteur 10 pour toutes les zones à faible capacité de dispersion. Toutefois, le schéma spatial de cet indicateur reste globalement le même qu'importe le coefficient de marée.

### 2.2.2.3 Données sur les contaminants chimiques (échantillonneurs passifs)

Des informations assez détaillées sur la concentration dans l'eau ou dans les sédiments de différents contaminants chimiques sont disponibles dans la littérature (e.g. Chiffolleau, 2017). Dans le cadre de ce projet de restauration, nous avons complété le niveau d'information par des mesures faites directement sur le site de restauration et par une méthode qui présente l'avantage d'échantillonner la masse d'eau sur une durée de quelques jours et donc d'obtenir un signal plus intégré des pollutions éventuelles. Cette méthode récente est très pertinente

pour la recherche de contaminants chimiques présents à l'état de traces dans le milieu marin. Deux types d'échantillonneurs passifs ont été déployés sur le site du Roz : des membranes DGT (Diffusive Gradient in Thin films) et des membranes POCIS (Polar Organic Chemical Integrative Sampler). Les membranes DGT ciblent les contaminants métalliques suivants : Ag, Al, Se, Cd, Co, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, Zn. Les membranes POCIS-GLY ciblent les glyphosates et dérivés (AMPA) et les membranes OASIS ciblent les résidus médicamenteux. La figure ci-



Figure 10 : structure de déploiement des membranes passives sur le site du Roz en rade de Brest.

contre illustre la méthodologie de déploiement de ces capteurs passifs sur le site expérimental de restauration du Roz. Des tutoriels ainsi qu'un premier manuel d'utilisation sont présentés sur ce lien internet : <https://ccem.ifremer.fr/Actualites/Echantillonneurs-passifs>.

Ces membranes ont été déployées en juillet 2021, les résultats concernant les contaminants métalliques sont présentés dans le Tableau 3. La rade de Brest se caractérise par de très fortes concentrations en Plomb, notamment dans l'estuaire de l'Aulne en lien avec l'ancienne exploitation des mines argentifères du Huelgoat. Les mesures réalisées dans le cadre de notre étude confirment également cette contamination y compris pour le site du Roz. A noter pour les autres contaminants, la présence significative de métolachlore ESA (herbicide) parfois proche de 100 ng.L<sup>-1</sup> et de façon plus ponctuelle des autres herbicides/pesticides suivants : diuron, isoproturon, terbuthylazine et propyzamide.

Tableau 3 : Concentration dans l'eau des principaux contaminants métalliques sur le site du Roz en juillet 2021. Les valeurs obtenues sont à comparer aux moyennes nationales réalisées sur 27 autres sites dans le cadre de la DCE en 2018

Elements Chimiques	Unités	Moyenne Roz 2021	Ecartype	Moyenne DCE 2018	Min	Max
Cadmiun (Cd)	ng/l	14,6	3,7	14,3	1,6	66,6
Cobalt (Co)	ng/l	16,0	5,9	104,6	52,4	341,7
Chrome (Cr)	ng/l	242,4	102,0	178,8	121,4	263,4
Plomb (Pb)	ng/l	<b>119,8</b>	23,4	52,4	19,5	179,6
Manganèse (Mn)	µg/l	0,3	0,1	10,9	0,3	114,1
Zinc (Zn)	µg/l	4,7	1,0	1,7	0,5	9,4
Nickel (Ni)	ng/l	136,1	34,7	508,9	82,2	1541,2
Cuivre (Cu)	ng/l	162,2	50,6	998,5	90,9	5493,4
Fer (Fe)	µg/l	1,0	1,3	5,1	0,3	35,5

#### 2.2.2.4 Informations sur les prédateurs présents

L'huître plate est une espèce biogénique qui crée des récifs, dont la complexité tridimensionnelle influence directement les interactions biotiques. Parmi ces interactions, les relations prédateur-proie méritent une attention particulière, car plus la structure récifale est complexe, plus elle est capable de fournir des espaces servant de protection et de refuge pour les jeunes recrues d'huîtres plates (Barrios-O'Neill et al., 2015; Grabowski, 2004). A l'inverse, lors de la dégradation de l'habitat, la fragmentation des populations sur le fond augmente géométriquement les fronts d'attaques rendant l'huître plus accessible notamment à des prédateurs rampants. Au stade ultime de dégradation, les huîtres sont isolées et roulantes et à ce stade elles sont particulièrement vulnérables à la prédation par les daurades. Par conséquent, la dégradation progressive de l'habitat récifal de l'huître plate entraînant le passage d'un récif dense, cohésif à structure tridimensionnelle complexe à des individus peu agrégés, éparses sans structuration verticale a favorisé sans aucun doute la pression de prédation. Par le passé, les dégâts causés par les prédateurs ont d'ailleurs souvent été mentionnés dans le déclin de certaines huîtrières en parallèle de leur exploitation (Marteil, 1959).

En amont de la restauration d'une huîtrière sur un secteur, il est donc important d'évaluer au mieux la présence de prédateurs potentiels de l'espèce. Cette évaluation peut se faire de façon indirecte par un recensement des prédateurs connus sur la zone au travers d'un inventaire bibliographique et/ou d'une enquête auprès des professionnels de la mer et usagers du secteur (Ostréiculteurs, Pêcheurs professionnels, Pêcheurs amateurs, Plongeurs...). Cette évaluation indirecte peut être renforcée par la mise en place d'une expérimentation spécifique permettant de quantifier plus précisément le type et le niveau de prédation. Dans le projet FOREVER, un protocole a été mis au point, ce protocole et les résultats obtenus sont rappelés ici, car ce facteur de prédation est toujours d'actualité et il convient d'être pris en compte dans la démarche de restauration.

- **Protocole pour évaluer la prédation**

La prédation la plus élevée se faisant au niveau des juvéniles, il est conseillé d'utiliser des huîtres relativement jeunes (âgées d'un an, taille de 4-5 cm). Cette prédation étant aussi plus élevée à partir du printemps, il est conseillé de déployer l'expérimentation à cette période et de suivre la prédation jusqu'à l'automne.

Le principe du protocole de suivi consiste donc à déployer sur le fond, au sein de la zone de restauration ciblée, des naissains fixés sur un support comme s'ils s'étaient naturellement fixés sur la coquille d'huîtres adultes ou sur des cailloux sur le fond (Figure 11). Le détail du protocole est le suivant :

- Fabrication de plaques benthiques (*a minima* n=3) permettant de coller 100 huîtres sur des supports naturels. Nous avons utilisé pour cela des supports en céramique utilisés classiquement pour le bouturage des coraux en restauration écologique ;
- Mise en œuvre sur le fond en plongée de ces plaques benthiques sur le secteur ciblé au milieu du banc d'huître pour lequel on cherche à évaluer la prédation ;

- Évaluation tous les 15 jours en plongée de chaque plaque benthique par dénombrement des huîtres mortes et identification des causes potentielles de mortalités ;
- Les dégâts causés par la prédation peuvent généralement permettre d'identifier l'espèce prédatrice : (1) le bigorneau perceur fore un trou dans l'une des valves de l'huître, (2) les daurades broient totalement les coquilles en plusieurs morceaux et (3) les crustacées (araignées, tourteaux, étrilles) cassent seulement une partie des valves.



Figure 11 : Illustration du protocole de suivi de la pression de prédation au sein d'une population résiduelle d'huître ou d'une zone de restauration envisagée. Ce protocole cible surtout les risques de prédation lors de la première année de vie de l'huître plate, phase la plus sensible aux prédateurs (© Photos : Stéphane Pouvreau & Matthias Huber / Ifremer).

- **Résultats obtenus sur deux secteurs d'intérêt**

Les résultats obtenus par la mise en œuvre du protocole pour deux premiers secteurs (rade de Brest et Baie de Quiberon) sont présentés sur la Figure 12. Il ressort que le niveau actuel de prédation pour ces deux secteurs est extrêmement élevé avec une réponse assez similaire entre les deux sites étudiés :

- En rade de Brest, dès les 15 premiers jours d'exposition, les jeunes huitres plates ont fait l'objet d'une prédation par les bigorneaux perceurs qui s'est poursuivie tout au long du suivi : 7% (+/- 2 SD) dès le 30 juin, puis 23 % (+/- 9 SD) au 15 juillet. Au 30 juillet, on relevait une très forte prédation par des daurades qui avaient dévorées l'intégralité des huitres épargnées (68 % +/- 9 SD) jusqu'à lors par les bigorneaux perceurs. On note seulement 9% (+/- 1 SD) de mortalités cumulées dues à une cause non identifiée.
- En baie de Quiberon, dès les 15 premiers jours d'exposition, les jeunes huitres plates ont fait l'objet d'une prédation par les bigorneaux perceurs qui s'est poursuivie tout au long du suivi : 11% (+/- 1 SD) dès le 30 juin, 31 % (+/- 9 SD) au 15 juillet, 41 % (+/- 10 SD) au 30 juillet puis 46 % (+/- 10 SD) au 15 août. A cette date, on relevait aussi une forte prédation par des daurades s'élevant à 34 % (+/- 16 SD). On note seulement 8% (+/- 1 SD) de mortalités cumulées dues à une cause non identifiée.

La prédation apparaît donc comme une pression réellement importante, toujours présente, qui pèse sans aucun doute sur les populations résiduelles d'huîtres plates : dans les deux secteurs testés et de façon quasi synchrone, la mortalité totale sur des juvéniles d'huîtres non agrégés ou non protégé dans une formation récifale a atteint plus de 90 % en moins de 3 mois si l'on cumule la prédation par les bigorneaux perceurs et les daurades. A noter que pour une expérience préliminaire, en 2018, un résultat similaire avait été obtenu avec l'identification supplémentaire d'une prédation par les crustacés (araignées de mer) probablement liée à la fragilité des naissains fraîchement détroqués. Une prise en compte de la pression de prédation et la mise en œuvre d'un moyen de lutte peuvent donc avoir des effets significatifs sur le succès de restauration d'une population.

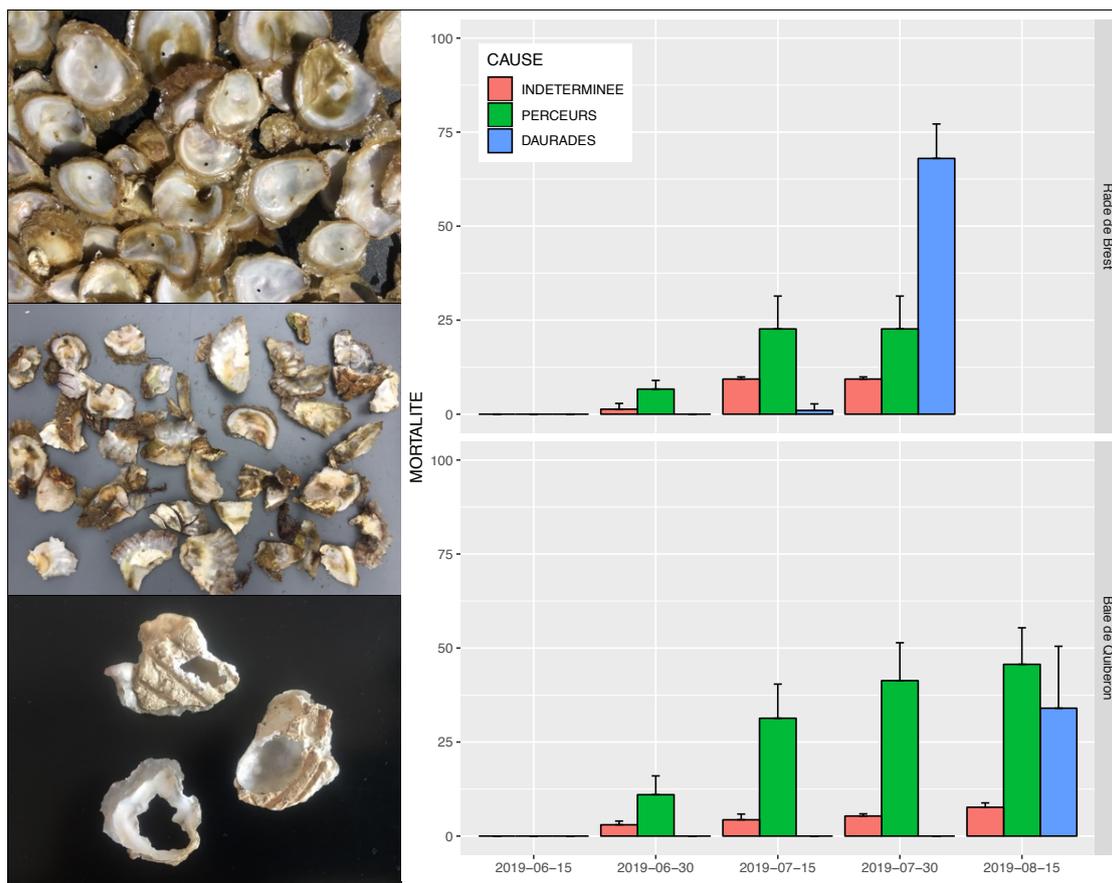


Figure 12 : Résultats de l'expérimentation sur la prédation menée en rade de Brest et baie de Quiberon en 2019 dans le cadre du projet FOREVER. Les photos de gauche présentent, de haut en bas, quelques exemples de dégâts causés par la prédation : (1) du bigorneau perceur (forage d'un trou dans l'une des valves), (2) les daurades (coquilles broyées en plusieurs morceaux) et (3) les crustacées, ici l'araignée de mer observée en 2018 (grignotage de la valve inférieure). Les graphes à droite montrent l'évolution des taux de mortalités causés par la prédation au cours du printemps et de l'été 2019 sur les deux sites de test.

### 2.2.2.5 Informations sur la présence parasitaire

Une autre interaction biotique essentielle pour la dynamique de population de l'huître plate concerne les parasites *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae*. Depuis leur première identification en France, respectivement en 1968 et 1979 à la suite d'épisodes de fortes mortalités, ces deux parasites protozoaires ont fait l'objet de nombreuses études (Méro, 2021). Chez l'huître plate, ces parasites ont des tropismes et des cycles de développement différents. Le parasite *M. refringens* cible les épithéliums de la glande digestive et présente un développement combinant des divisions exogènes et endogènes et un cycle parasitaire indirect impliquant des hôtes intermédiaires. Le parasite *B. ostreae* est intra-hémocytaire, avec un cycle parasitaire simple caractérisé par une transmission directe de proche en proche.

Quasiment 50 ans après leur introduction, les deux parasites sont toujours présents sur les côtes et ont été détectés sur plusieurs populations sauvages inventoriées récemment dans le cadre du projet FOREVER mais de façon non systématique (Pouvreau et al., 2021). On note, par exemple, l'absence de détection d'ADN parasitaire dans les individus provenant du Trieux, de Morlaix mais également de Penfoulic. Cependant, la taille des échantillons et les dates de prélèvement ne permettent pas de confirmer l'absence totale des parasites au sein de ces gisements. Par contre, le site de la rade de Brest a fait l'objet d'analyses très régulières notamment sur l'huître du Roz en baie de Daoulas, pour laquelle un suivi de la prévalence parasitaire à *Marteilia* et *Bonamia* a été réalisé sur plusieurs années (Méro, 2021).

Cet échantillonnage mené de 2016 à 2020 montre, entre autres, que les deux parasites sont toujours présents sur ce site avec des prévalences variables selon la saison : *Bonamia* se retrouve plus facilement dans les échantillons d'hiver ou de début de printemps, *Marteilia* plus facilement dans les échantillons de printemps ou d'été (Figure 13). Ce suivi de long terme montre également des variations selon les années avec une éventuelle tendance pluriannuelle détectée sur la période d'étude marquée par une réduction de la prévalence à *Bonamia* contre une augmentation de celle à *Marteilia*. Cette tendance pourrait être liée à l'évolution de la température : la récurrence d'hivers doux défavoriserait le parasite *Bonamia* préférant les eaux froides, mais à l'inverse la récurrence d'étés chauds favoriserait le parasite *Marteilia* préférant les eaux chaudes (Méro, 2021). Le changement climatique pourrait donc avoir des répercussions sur ces parasitoses bien qu'il soit difficile à l'heure actuelle d'évaluer précisément l'effet sur des populations restaurées. Nous rappelons ici l'existence probable de mécanisme de sélection naturelle dès lors que les populations sont en densité forte pour favoriser les croisements. Par ailleurs, des familles moins sensibles à ces parasites ont été sélectionnées en éclosérie (Kamermans et al., 2023).

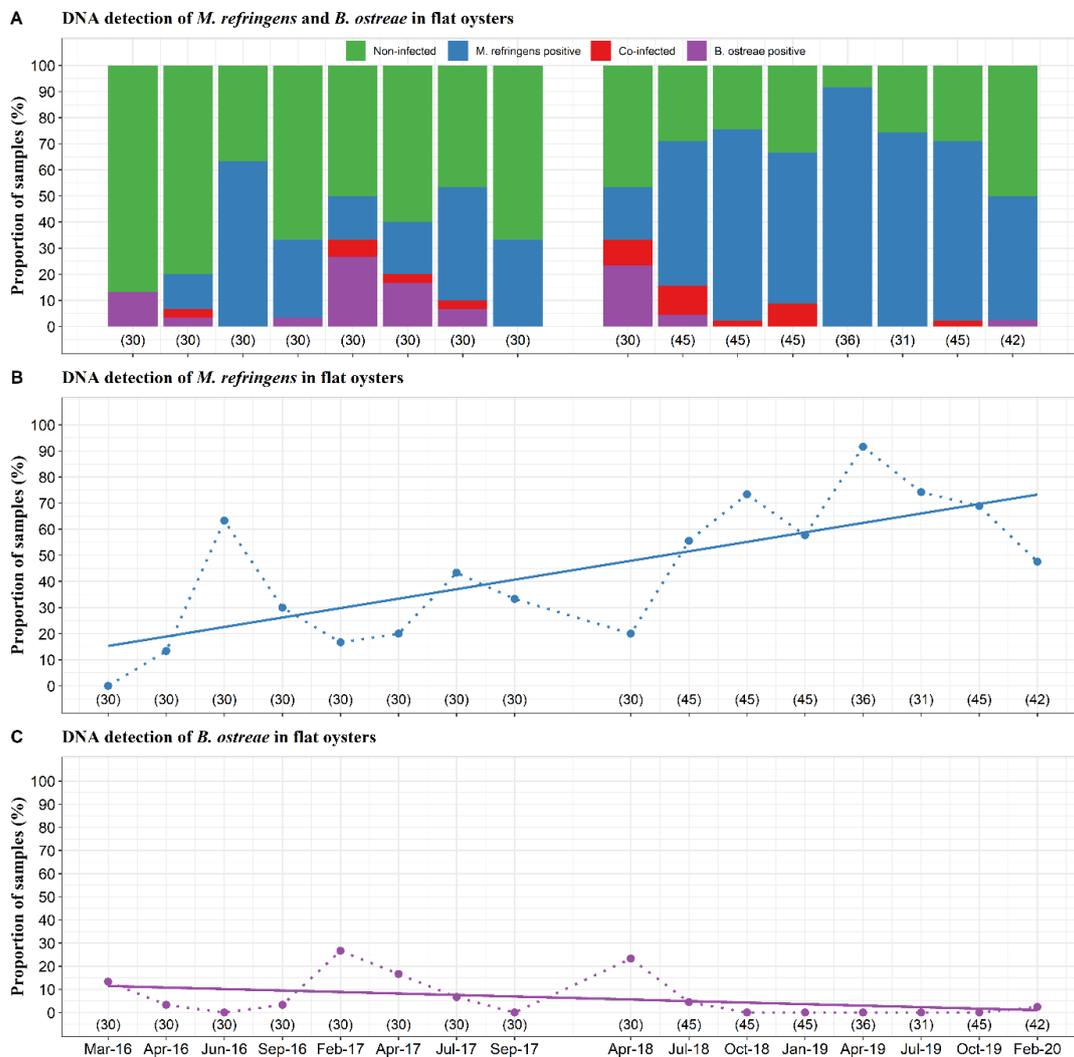


Figure 13 : Détection de *M. refringens* et *B. ostreae* dans les huîtres plates du banc du Roz (Rade de Brest) de mars 2016 à février 2020. A : Évolution de la proportion d'huîtres non infectées, infectées par *M. refringens*, par *B. ostreae* ou co-infectées. B : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de *M. refringens* dans les huîtres et régression linéaire associée. C : Évolution de la fréquence de détection d'ADN de *B. ostreae* dans les huîtres et régression linéaire associée. D'après Mérou, 2021.

### 2.2.3 Anticiper les pressions futures

La sélection d'un site de restauration doit tenir compte non seulement des conditions environnementales actuelles, mais aussi des projections futures et des nouvelles pressions potentielles à venir, des trajectoires socio-économiques d'un territoire afin de maximiser l'adéquation environnementale et le soutien des parties prenantes tout en minimisant les conflits d'usage.

#### 2.2.3.1 La Baie de Daoulas : Une probable zone pilote de restauration au sein de Terra Rade

La rade de Brest et ses bassins versants (Aulne et Elorn) font l'objet d'un nouveau contrat territorial : le contrat Terra-Rade. Ce contrat territorial à l'initiative du Préfet du Finistère se construit depuis 2023 autour de quatre défis :

- Adapter l'aménagement du territoire (installations et pratiques) afin de réduire les pressions affectant le bon fonctionnement des écosystèmes et leurs usages ;
- Restaurer et préserver la biodiversité et les ressources marines qui en dépendent ;
- Mettre en œuvre, à l'échelle du périmètre hydrographique de la rade, une gouvernance locale pertinente, renforçant la communauté Terre-Mer ;
- Approfondir et partager la connaissance sur le fonctionnement du socio-écosystème Rade de Brest / Bassins versants et son évolution.

Ce contrat se traduit par la réalisation d'une série d'actions très lisibles à Terre et en Mer intégrées et concertées avec toutes les parties prenantes. Certaines de ses actions s'organisent autour de zone pilote prioritaire. La baie de Daoulas sera l'une des premières zones pilote à voir le jour courant 2024. L'objectif de cette zone pilote sera d'évaluer les pressions majeures affectant l'écosystème ciblée et de proposer des mesures concrètes pour réduire ces pressions. Ce contexte territorial sociologique est réellement un atout unique dans l'histoire de la Rade permettant d'assurer une transition écologique apaisée et c'est aussi un atout essentiel à toutes opérations de restauration écologique.

#### 2.2.3.2 Projection climatique : l'évolution de la température en baie de Daoulas

En termes hydro-climatique, la seule tendance qui ressort clairement et celle sur laquelle nous pouvons établir des projections est celle de la température. Que ce soit pour la température de l'air ou celle de l'eau en baie de Daoulas, les tendances sont à l'augmentation avec un gain évalué à + 1°C sur 30 ans en moyenne sur l'année pour la température de l'eau (Figure 14). Cette évolution de fond se traduit, au niveau saisonnier, principalement par des hivers plus doux ainsi que des printemps et des automnes plus chauds. L'été, même s'il peut être marqué par des périodes particulièrement chaudes, liées à des canicules sur la France, reste la saison pour l'instant la moins impactée en Finistère. On constate donc plus un élargissement de la période estivale qu'une intensification de l'été lui-même. Comme on le verra, les étés calmes et chauds étant favorables au recrutement de l'espèce, il n'est donc pas envisagé d'impacts négatifs du réchauffement sur la restauration de l'espèce au moins pour le secteur de la Bretagne, toute chose égale par ailleurs.

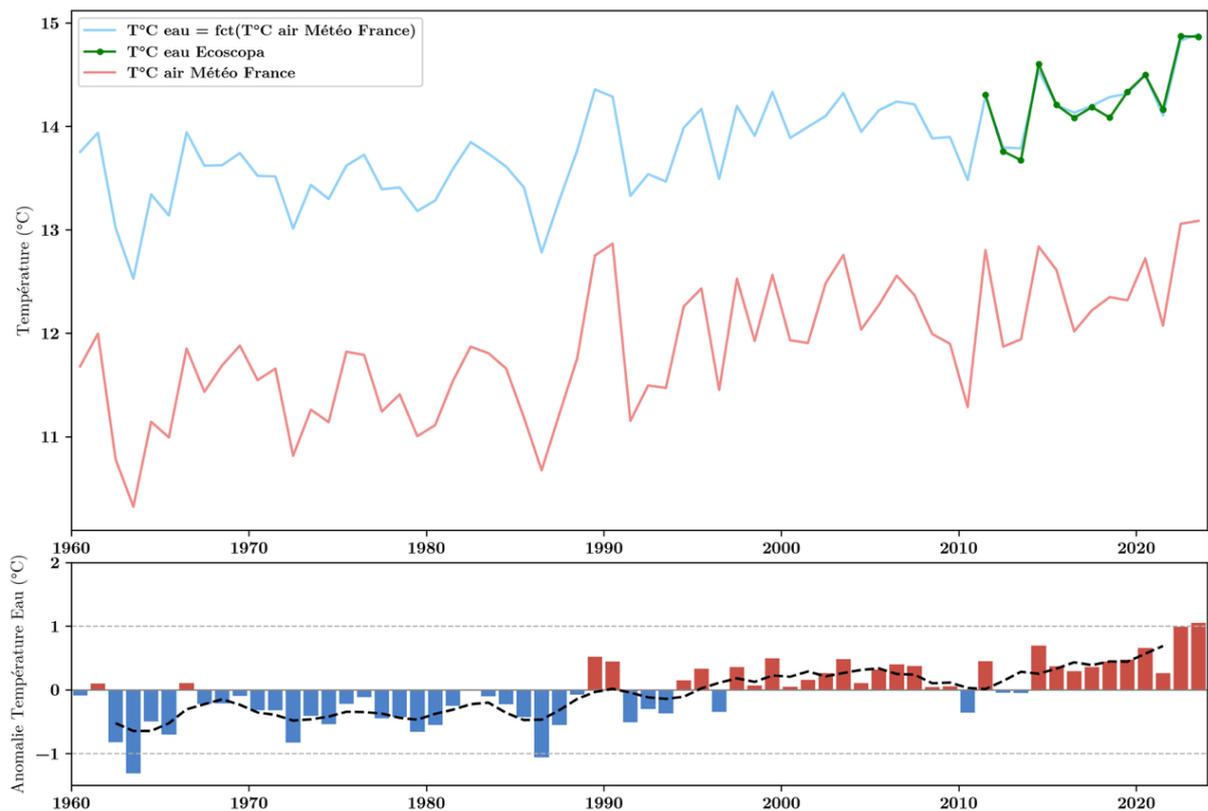


Figure 14 : Illustration de la tendance au réchauffement en Baie de Daoulas : valeurs moyennes et anomalies annuelles (température de l'air : © Données météo France station de Guipavas ; température de l'eau : © Données Ifremer réseau COAST HF).

## 2.3 Quand Restaurer ? Données d'abondances larvaires et de recrutement

Le suivi de l'abondance larvaire dans la colonne d'eau et le suivi du recrutement peuvent fournir une série d'informations très utiles pour la restauration sur un site donné. Tout d'abord, la présence de larves est la preuve d'une reproduction encore possible de l'espèce sur le secteur et indique la faisabilité d'opérations de restauration écologique par simple déploiement de substrats adaptés sans réimplantation de l'espèce. Le moment précis d'apparition de ces larves est un événement phénologique important qui indique le démarrage des opérations de déploiement de ces substrats : un substrat déposé trop tôt par rapport à la période optimale de fixation sera colonisé par d'autres espèces compétitrices pour l'espace, un substrat déposé trop tard ratera le pic de colonisation. Comme on le verra, nous allons montrer ici que la température de l'eau constitue un très bon indicateur pour prédire l'arrivée des larves dans la colonne d'eau et le démarrage du recrutement. On verra qu'on peut anticiper ce moment presque 2 mois à l'avance, ce qui peut s'avérer très utile dans la planification des opérations de restauration. Le niveau de concentration des larves dans la colonne d'eau ainsi que leurs évolutions sont aussi des points importants : (1) des larves présentent chaque année sur le site constitue le garant d'une restauration répliquable dans le temps et (2) les périodes au sein de la saison présentant des concentrations élevées (surtout de larves évoluées) présagent d'un recrutement fort garantissant un garnissage important des structures de restauration, une compétition pour l'espace et une prédation réduites avec d'autres organismes. Pour autant ces suivis larvaires sont coûteux, chronophages et demandent une certaine expertise taxonomique au moment de l'analyse des échantillons. Le suivi de la dynamique du recrutement (via la pose de collecteur benthique) associé à un suivi de la température de l'eau constitue une alternative moins chronophage et moins technique. Bien que moins informative, ce suivi peut être également très utile aux opérations de restauration.

### 2.3.1 Suivre l'abondance larvaire

Après une dizaine de jours d'incubation<sup>2</sup> au sein des huitres-mères, les jeunes larves véligères sont émises au stade D à 160 µm, on parle communément de larves petites. Elles vont rapidement se développer si la température est favorable<sup>3</sup>, en passant par un stade de larve évoluée, à 240 µm, marqué par la présence d'un umbo bien développé au niveau de la charnière. Ce stade est précurseur de la larve pédivéligère et indique l'entrée dans la période de fixation. La tache ocellaire (une marque noire au centre de la larve) est un trait caractéristique de ce stade ultime. Ces deux premiers stades de développement peuvent être facilement identifiés et comptés séparément dans les échantillons de plancton. L'unité de mesure est un nombre d'individus par mètre cube ( $\text{ind}/\text{m}^3 \pm \text{SE}$ ) et les caractéristiques sont reprises ci-dessous et dans la Figure 15 :

- **Stade larve petite** : Jeunes larves véligères en forme de D et larves umbo précoces (hauteur de coquille < 240 µm) ;
- **Stade larve évoluée** : Larves umbonées et pédi-véligères (hauteur de la coquille > 240 µm).

<sup>2</sup> La durée d'incubation décroît avec la température de l'eau : de 14 jours à 15°C à 5 jours à 25°C (Bayne, 2017 - p 62)

<sup>3</sup> La durée du développement larvaire dans la colonne d'eau est également une fonction de la température : de 15 jours à 16°C à 5 jours à 25°C (Bayne, 2017 - p 62)

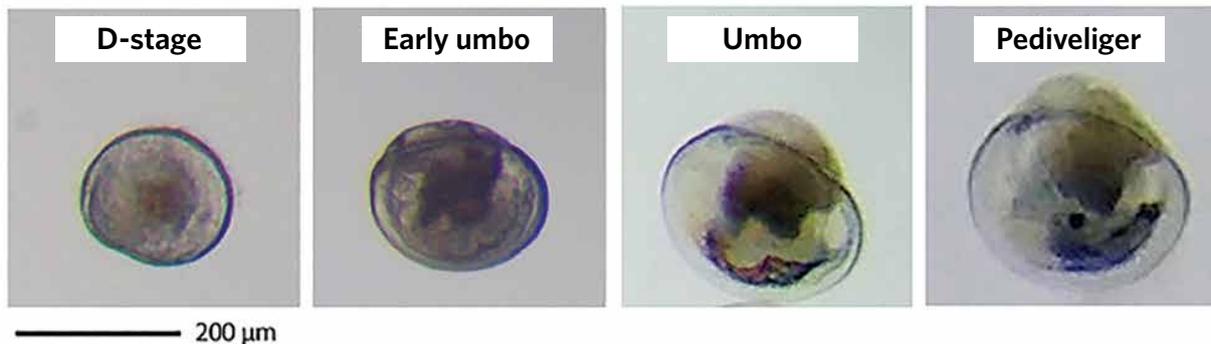


Figure 15 : Illustration des différents stades marquant le développement de la larve d'huître plate. Stade D-véligère (Hauteur = 160 µm) – Stade jeunes larves umbonnées (Hauteur = 200 µm) – Stade larves évoluées umbonnées (Hauteur 240 µm) et stade pédivéligère (Hauteur = 260 µm). Notez que la hauteur de la coquille est distance entre la charnière et le bord distal de la coquille, tandis que la longueur de la coquille est le segment le plus large perpendiculairement à la mesure de la hauteur (D'après zu Ermgassen et al., 2021).

La méthode pour suivre l'abondance larvaire sur un secteur donné peut se résumer de la façon suivante :

- La période d'échantillonnage doit encadrer la saison de reproduction, donc si possible de mai à septembre pour les côtes européennes à raison de deux fois par semaine ;
- Le prélèvement de plancton doit être effectué de façon la plus standardisée possible, à 1 m au-dessus du fond et toujours au même moment de marée (généralement à  $\pm 2$  heures de la marée haute) ;
- Pour être représentatif, l'échantillon de plancton doit résulter du pompage d'un volume d'eau compris entre 1000 et 2000 litres, passé sur un filet à plancton de maille 50-70 µm. Un système équipé d'une pompe centrifuge, d'un tuyau lesté et d'un mat portant le filet est à prévoir. Si possible un minimum de deux échantillons pour un secteur donné est conseillé.

Les deux figures suivantes montrent l'évolution saisonnière de l'abondance de larves dans les deux stades précités sur 12 années de suivis en rade de Brest.

Sans trop rentrer dans le détail de ces courbes, on constate avant tout que l'apparition des larves et leurs abondances tout au long de l'été sont très variables selon les années. Si on analyse attentivement le stade évolué, on constate que le moment d'apparition de ce stade peut survenir plus ou moins tôt dans la saison (flèche noire sur le graphe, Figure 17) : début juillet en 2013 contre fin mai en 2022 ou 2023, soit une différence de plus d'un mois pour cet indicateur phénologique. Cette variation de plus d'un mois est très importante à prendre en compte pour des opérations de restauration. Les causes de cette variation dans le démarrage de la saison de reproduction font l'objet d'une analyse spécifique dans le paragraphe portant sur la température ci-après.

Une fois que la reproduction a démarré, on observe ensuite plusieurs cohortes larvaires représentés par des pics d'abondance, généralement au moins 3 cohortes par été (Figure 16). Cette structuration en cohorte est très lisible par exemple en 2014, en 2015, en 2021 ou en 2023. Ce schéma peut être rendu plus difficile à identifier lors des étés aux conditions météorologiques plus agitées.

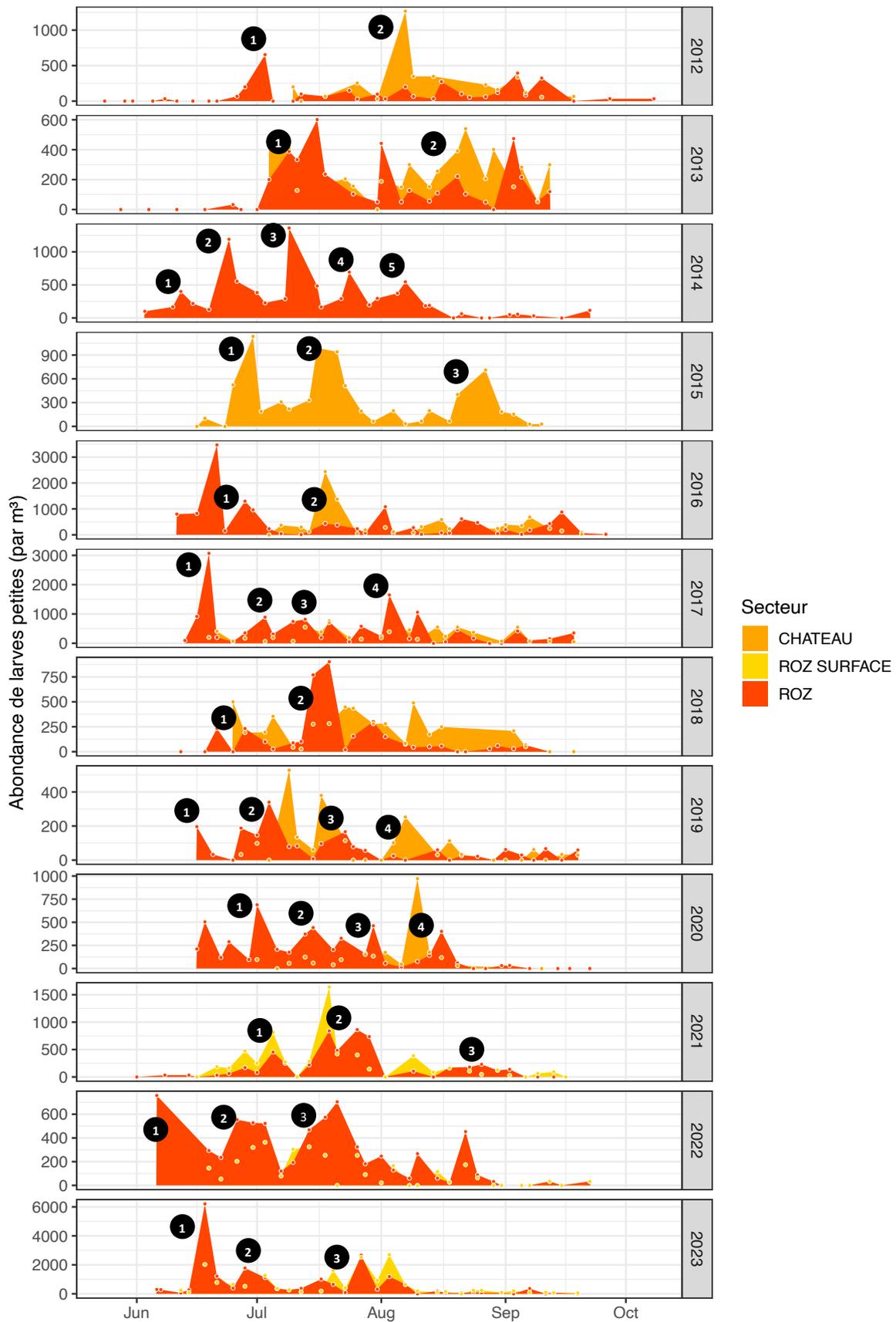


Figure 16 : Série temporelle d'abondance larvaire d'*Ostrea edulis* en baie de Daoulas pour le stade « larves petites » (Site : Pointe du château et Banc du roz) depuis 2012 (Données acquises dans le cadre de l'observatoire OSU de l'IUEM). En savoir plus : <https://www-ium.univ-brest.fr/observation/observation-littorale-et-cotiere/velyger-et-forever/>

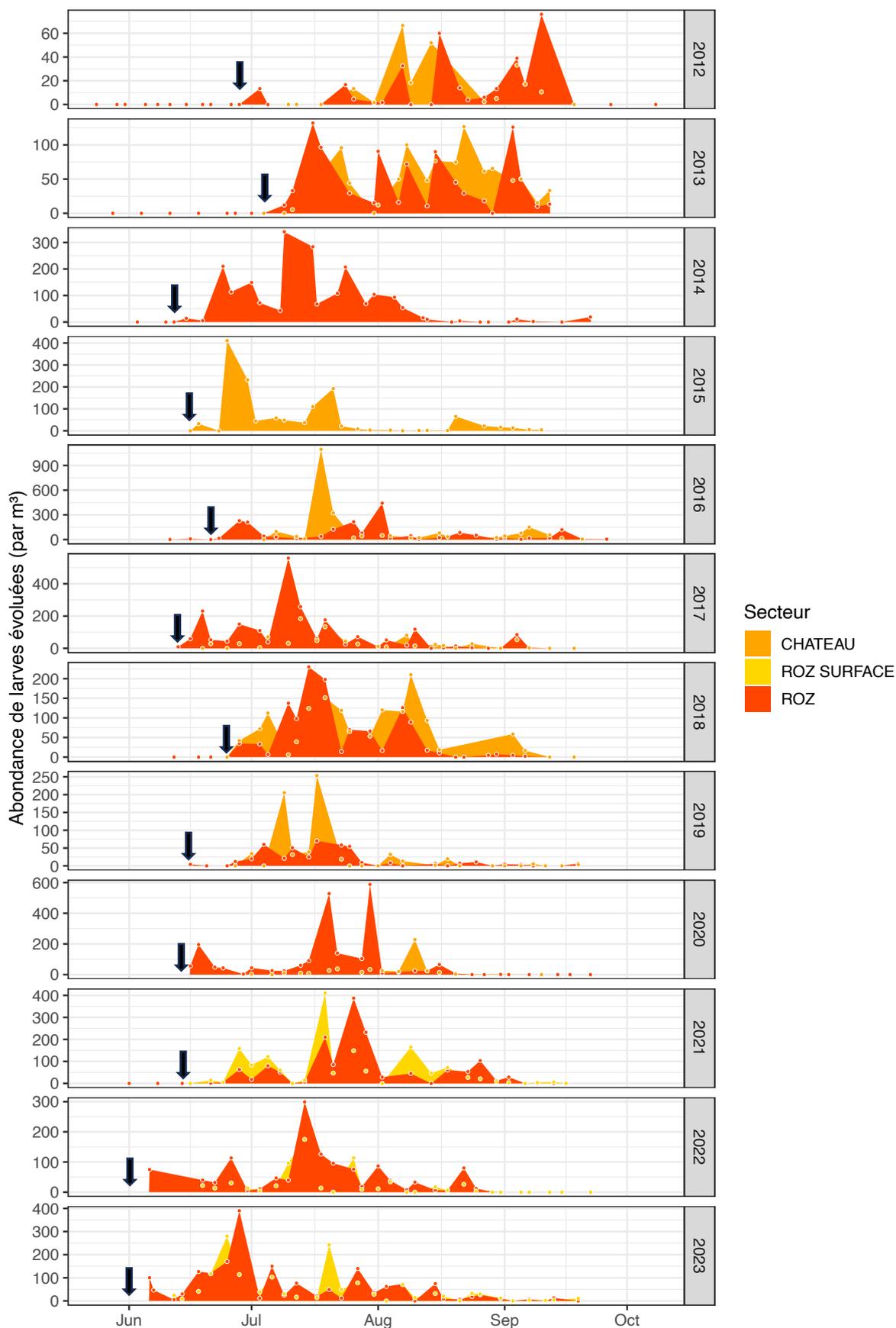


Figure 17 : Série temporelle d'abondance larvaire d'*Ostrea edulis* en baie de Daoulas pour le stade « larves évoluées » (Site : Pointe du château et Banc du roz) depuis 2012 (Données acquises dans le cadre de l'observatoire OSU de l'IUEM). La flèche indique la date d'apparition de ce stade pour chaque année, c'est un stade phénologique utile pour la restauration. En savoir plus : <https://www-iuem.univ-brest.fr/observation/observation-littorale-et-cotiere/velyger-et-forever/>

Une fois la saison de reproduction démarrée, l'abondance de larves émises et leur maintien dans la colonne d'eau vont être dépendantes de la température et de la direction des vents dominants notamment en début d'été (Juin-Juillet), comme l'illustre la Figure 18. Plus la température de l'eau est élevée, plus les larves sont abondantes : moins de 100 larves/m<sup>3</sup> en 2012 dans des eaux de moins de 17,5°C contre plus de 1000 larves/m<sup>3</sup> dans des eaux de presque 20°C. Par contre, la direction des vents joue aussi un rôle sur cette relation, les vents de Nord-Est étant défavorables à la rétention larvaire sur ce secteur.

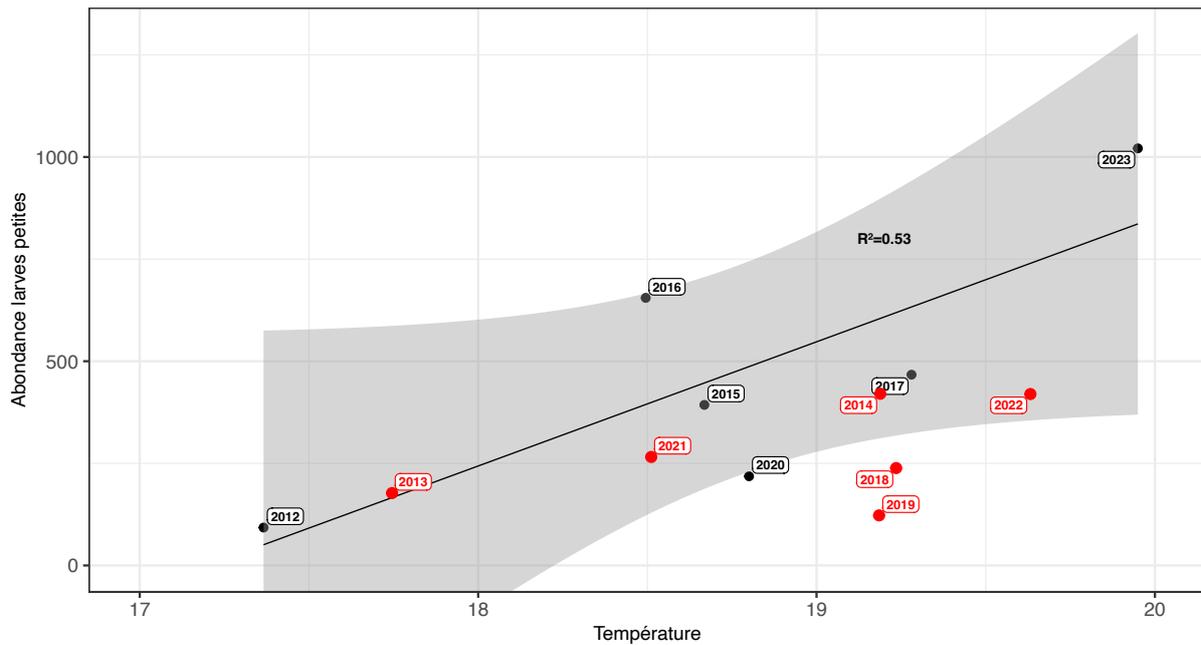


Figure 18 : Concentration moyenne de larves petites dans la colonne d'eau en baie de Daoulas en début d'été (juin-juillet) en relation avec la température moyenne de l'eau et la direction des vents dominants sur la période (en noir période dominée par des vents de secteur Sud-Ouest, en rouge période dominée par des vents de secteurs Nord-Est). Il ressort, progressivement au fur et à mesure de l'acquisition des données, une relation entre l'abondance de larves, la température et le vent dominant : plus la température de l'eau est élevée, plus les larves sont abondantes, surtout par vent dominant de SW (régression linéaire en noire,  $R^2 = 0.53$ ).

Une fois que les larves sont émises dans la colonne d'eau, elles vont rapidement évoluer en moins d'une quinzaine de jours, donc l'abondance de larves évoluées est liée à l'abondance de larves petites comme l'illustre la Figure 19, mais avec une relation de saturation, probablement liée à des processus de compétition et/ou de prédation. L'année 2023 démontre bien cette relation de saturation, la forte abondance de larves petites cette année-là ne se traduit pas par un record de larves évoluées.

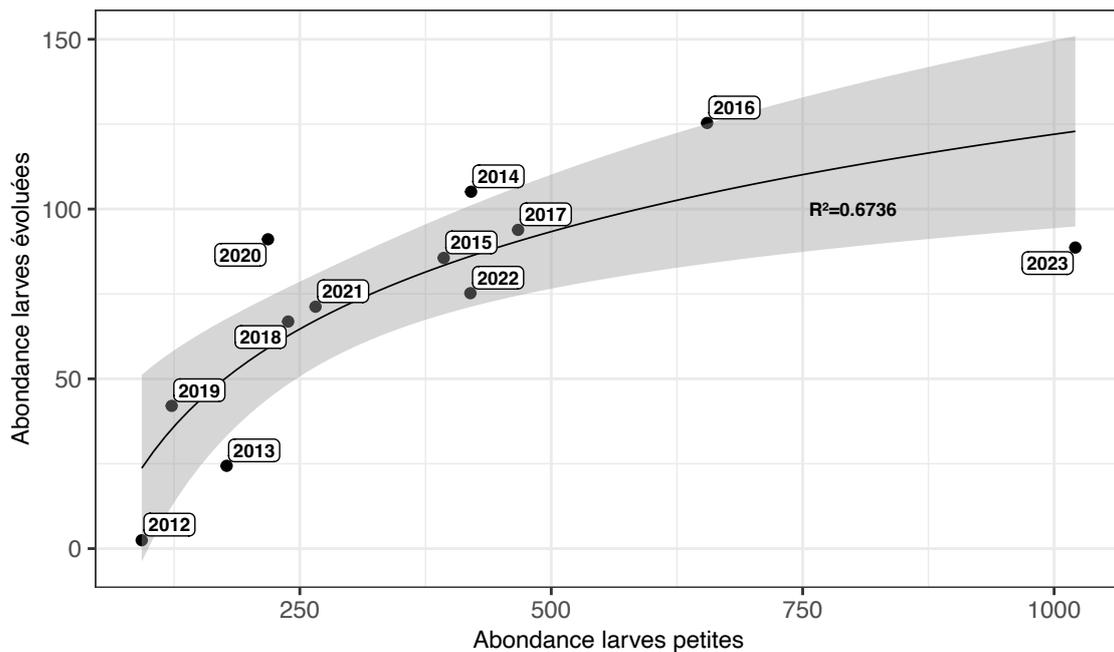


Figure 19 : Relation entre la concentration moyenne de larves petites et de larves évoluées en début de saison de reproduction (juin-juillet) sur le secteur de la baie de Daoulas en rade de Brest

Pour terminer cette analyse de la série temporelle d'abondance de larves, une approche plus fine par cohorte a été réalisée, au moins pour les cohortes les plus identifiables (celles identifiées d'une marque numérotée noire sur la figure). L'ensemble des cohortes analysées est listé dans le tableau ci-contre et le graphe ci-dessous illustre le taux moyen de larves évoluées pour chacune de ces cohortes en relation avec la température au cours du développement larvaire de la cohorte. On constate là encore une relation avec la température de l'eau : une cohorte qui évolue dans des eaux de 17°C présente de très faible taux de larves évoluées (1%) comparée à une cohorte évoluant dans des eaux de plus de 20°C qui présente des taux de larves évoluées supérieurs à 20%.

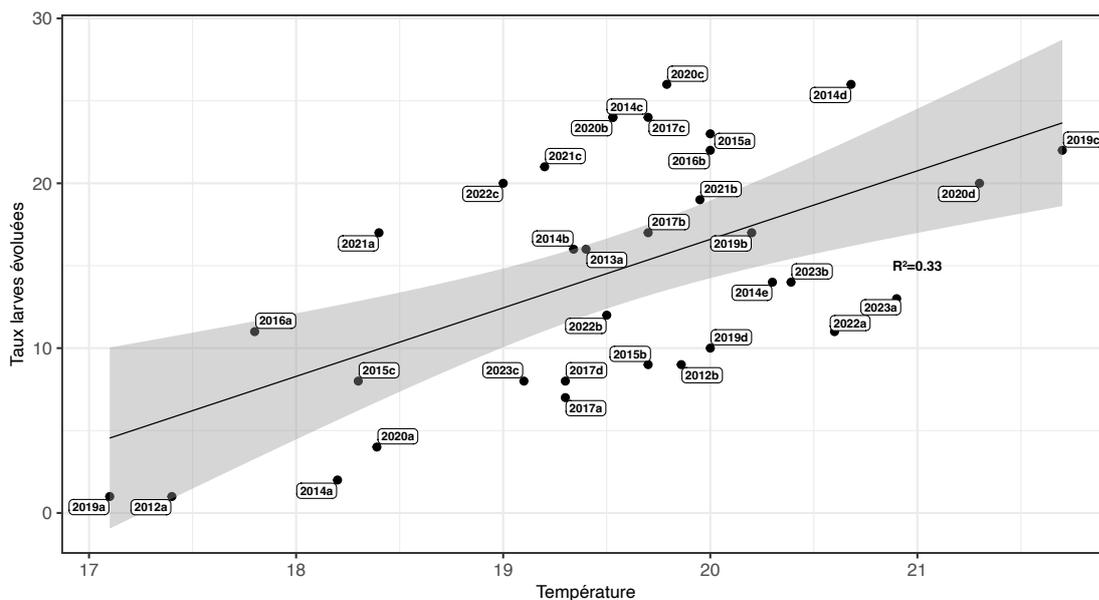


Figure 20 : Relation entre le taux moyen de larves évoluées (%) et la température de l'eau (°C) pour chacune des cohortes identifiées sur la série temporelle d'abondance larvaire acquise depuis 2012 en Baie de Daoulas.

Tableau 4 : Liste et caractéristiques des cohortes larvaires identifiées pour chaque année de suivi depuis 2012 (période, température et taux moyen de larves évoluées)

Année - Cohortes	Période	Température moyenne sur la période (°C)	Taux moyen de larves évoluées sur la période (%)
<b>2023</b>			
N°1	14 juin - 25 juin	20,9	13
N°2	28 juin - 09 juillet	20,4	14
N°3	23 juillet - 07 août	19,1	8
<b>2022</b>			
N°1	01 Juin - 22 Juin	20,6	11
N°2	26 Juin - 07 Juillet	19,5	12
N°3	24 Juillet - 04 Août	19,0	20
<b>2021</b>			
N°1	01 Juillet - 08 Juillet	18,4	17
N°2	14 Juillet - 29 Juillet	20,0	19
N°3	18 Août - 02 Sept	19,2	21
<b>2020</b>			
N°1	29 juin - 06 juillet	18,4	4
N°2	03 Juillet - 20 Juillet	19,5	24
N°3	22 Juillet - 02 Août	19,8	26
N°4	06 Août - 20 Août	21,3	20
<b>2019</b>			
N°1	15 juin - 25 juin	17,1	1
N°2	27 juin - 15 juillet	20,2	17
N°3	17 Juillet - 28 Juillet	21,7	22
N°4	04 Août - 18 Août	20,0	10
<b>2017</b>			
N°1	13 juin - 21 Juin	19,3	7
N°2	25 Juin - 05 Juillet	19,7	17
N°3	10 Juillet - 19 Juillet	19,7	24
N°4	01 Août - 10 Août	19,3	8
<b>2016</b>			
N°1	21 Juin - 30 juin	17,8	11
N°2	14 Juillet - 26 Juillet	20,0	22
<b>2015</b>			
N°1	25 juin - 09 Juillet	20,0	23
N°2	14 Juillet - 27 Juillet	19,7	9
N°3	18 Août - 07 Sept	18,3	8
<b>2014</b>			
N°1	10 juin - 15 Juin	18,2	2
N°2	19 juin - 01 Juillet	19,3	16
N°3	03 Juillet - 16 Juillet	19,5	24
N°4	17 Juillet - 29 Juillet	20,7	26
N°5	31 Juillet - 13 Août	20,3	14
<b>2013</b>			
N°1	19 juin - 01 Juillet	19,4	16
<b>2012</b>			
N°1	26 juin - 03 Juillet	17,4	1
N°2	02 Août - 23 Août	19,9	9

### 2.3.2 Suivre la dynamique saisonnière du recrutement

La dynamique de recrutement sur un secteur donné est directement liée à l'abondance larvaire (de larves évoluées). Cette dynamique saisonnière est également suivie sur le site du Roz depuis 2012 (Figure 21). On constate que le démarrage et l'étalement de la période de recrutement sont étroitement liés à la dynamique des larves évoluées suivie sur le secteur. Corrélativement à tout ce qui a été montré sur l'abondance larvaire et ses facteurs de variations, le recrutement peut démarrer plus ou moins tôt dans l'été : début août en 2012 contre début juin en 2022 ou 2023, années caractérisées par des températures supérieures aux normales. Ce démarrage est associé à la date des premières pontes des géniteurs un mois auparavant. Une fois ce démarrage entamé, le profil saisonnier du recrutement est variable selon les années en lien avec la dynamique des larves évoluées : il peut être unimodal comme en 2016, 2017 ou 2019, bimodal comme en 2015 ou 2018 ou très étalé sur tout l'été comme en 2022.

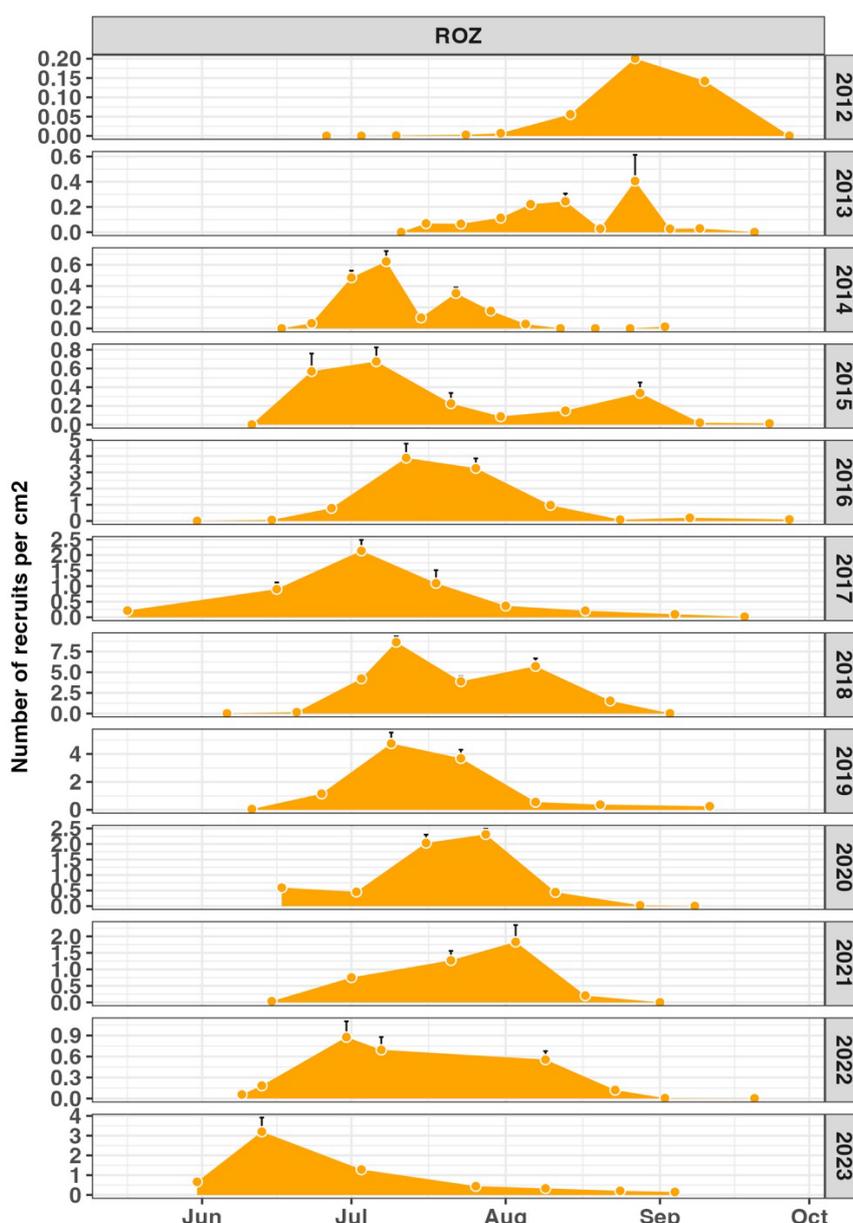


Figure 21 : Suivi de la dynamique saisonnière du recrutement de l'huître plate sur le site du Roz en Baie de Daoulas depuis 2012. Les collecteurs benthiques sont déployés (et relevés) tous les 15 jours. Le recrutement s'exprime en nombre d'individus par cm<sup>2</sup> pour 15 jours d'exposition et la valeur obtenue est attribuée à la date de pose. L'année 2023 est en cours d'analyse. Plus d'infos sur : <https://www-ium.univ-brest.fr/observation/observation-littorale-et-cotiere/velyger-et-reeforest/>

### 2.3.3 Un indicateur essentiel : la température

Il est communément admis que la température est le paramètre majeur de la reproduction chez les ostréidés (e.g. Pouvreau 2023), et notamment de l'huître plate, et ce facteur a un double effet : (1) un **effet cumulé** en pilotant la vitesse de la gamétogénèse (Mann, 1979) et (2) un **effet instantané** *via* l'existence de seuils thermiques déclenchant l'émission des gamètes (Castanos et al., 2009). Bien sûr, ce facteur température n'agit pas seul et d'autres facteurs physiques et biologiques sont supposés avoir des effets potentiellement importants, notamment sur la fécondité (Arakawa, 1990). Mais nous allons voir que la température de l'eau, paramètre facile à acquérir en amont d'un chantier de restauration, a de fortes implications sur le cycle de reproduction de l'espèce.

Sous les latitudes françaises, l'essaimage des larves d'huîtres plates débute généralement en juin sur la côte atlantique avec plus ou moins d'avance selon les années. Cet événement phénologique saisonnier est d'ailleurs bien connu des ostréiculteurs bretons au travers d'un ancien dicton teinté de phénologie : « quand les châtaigniers sont en fleurs, ostréiculteur pose tes collecteurs ». Bien que ce dicton soit basé sur des observations empiriques transmises à chaque génération, il traduit un lien supposé entre la floraison du châtaignier et la reproduction des huitres plates. Ces deux phénomènes phénologiques sont déclenchés par le même facteur : l'effet de la température en instantanée et/ou en cumulé. Ce lien entre température et reproduction a été abordé de différentes façons chez *O. edulis* (Korringa, 1941; Loossanoff, 1962; Lubet, 1991; Mann, 1979; Wilson & Simons, 1985) avec des résultats assez divergents sur des bases de données souvent réduites. Dans cette partie, en se basant sur les douze années de données à haute fréquence de température de l'eau et de suivis larvaires acquises en rade de Brest de 2012 à 2023 confortés par plus de 20 ans de suivis en Baie de Quiberon, nous proposons ici une réévaluation approfondie de l'effet de température sur le cycle de reproduction de l'huître plate en milieu naturel avec de vraies implications pratiques pour guider les chantiers de restauration écologique de l'espèce. On rappelle que l'huître plate est une espèce incubatrice, il faut donc distinguer une période d'émission des gamètes (appelé communément période de ponte) puis une période d'incubation des larves dans la cavité branchiale des huitres mères. Cette incubation dure de 5 à 14 jours selon la température en Europe, mais sur la côte atlantique elle est proche de 10 jours (9 à 13 jours). Au fil de l'incubation, les huitres mères passent par différents stades, tout d'abord huitres laiteuses, puis huitres ardoisées (grises et noires) en lien avec le développement ontogénique des larves incubées. A la fin de l'incubation, les jeunes larves sont larguées, elles font 160  $\mu\text{m}$ , on parle d'essaimage (ou de swarming en anglais). Une fois émises, elles se développent pendant 5 à 15 jours dans la colonne d'eau. Là aussi cette durée est fonction selon la température de l'eau, sur la côte atlantique la gamme de variation est de l'ordre de 8 à 12 jours. L'apparition du stade « larves évoluées » indique l'approche de la fixation, la larve a alors une taille supérieure à 240  $\mu\text{m}$ . La date d'apparition de ce stade, phénomène essentiel pour la pose des supports de restauration, dépend donc de la date d'essaimage qui elle-même dépend de la date de ponte, ces trois événements phénologiques sont intimement liés entre eux et corrélés à la température de l'eau. Les douze années de données d'abondance de larves et de température haute fréquence acquises en baie de Daoulas constituent un jeu de données unique nous permettant d'analyser et de modéliser les relations entre la température de l'eau et la phénologie de la reproduction de l'huître plate sur ce secteur. Ces relations ont ensuite été testées sur le jeu de données de la baie de Quiberon pour validation.

### 2.3.3.1 Tableau récapitulatif des différents stades phénologiques de la reproduction

Chez *O. edulis*, plusieurs stades phénologiques peuvent être calculés directement ou indirectement à partir des données d'abondance larvaire et d'indice de recrutement (Gourault, 2018). Ils sont présentés dans le tableau ci-dessous. A noter que le stade phénologique « apparition des huitres laiteuses » qui indique directement la ponte est obtenu par un prélèvement et une dissection régulière d'un lot d'huitres au sein du banc d'intérêt. Cette technique est encore pratiquée en baie de Quiberon, et comme on le verra son analyse est très intéressante.

Tableau 5 : les différents stades phénologiques de la reproduction chez l'huitre plate, *O. edulis*.

Stade phénologique	Acronyme	Définition	Méthode de mesure
Déclenchement de la ponte	t <sub>0_ponte</sub>	Date d'émission des gamètes : le male libère ses spermatozoïdes dans l'eau, la femelle féconde et retient ses ovocytes dans la cavité palléale, elle est dite laiteuse.	Façon directe : Suivi régulier de géniteurs par prélèvement au sein du banc d'intérêt puis dissection : l'apparition du stade « huitre laiteuse » indique la ponte. Façon indirecte non destructive : t <sub>0_petite</sub> - durée incubation (9-13 jours)
Apparition des premières larves petites	t <sub>0_petite</sub>	Date d'apparition des premières larves tout juste essaimées, indiquant le démarrage de la phase d'essaimage (généralement 9 à 13 jours après la ponte), les larves petites font 160 µm.	Suivi régulier de l'abondance larvaire ( <i>a minima</i> deux fois par semaine de mi-juin à mi-septembre) ou de façon indirecte si les prélèvements de plancton sont démarrés un peu plus tard que l'apparition des larves : t <sub>0_évol</sub> - durée développement (8-12 jours)
Apparition des premières larves évoluées	t <sub>0_évol</sub>	Date d'apparition des premières larves évoluées généralement 8 à 12 jours après l'essaimage, ces larves font 240 µm et plus	Suivi régulier de l'abondance larvaire ( <i>a minima</i> deux fois par semaine de mi-juin à mi-septembre)
Apparition des premières recrues	t <sub>0_rec</sub>	Date d'apparition des premières recrues sur des substrats benthiques, il survient 3-4 jours après l'apparition des larves évoluées et signe le démarrage de la période de recrutement	Suivi régulier du recrutement ( <i>a minima</i> pose de collecteurs benthiques tous les 15 jours de mi-juin à fin septembre)

Chacun de ces stades phénologiques a été calculé à partir des suivis d'abondance de larves évolués et des données de température de l'eau pour chaque saison de reproduction depuis 2012. Les résultats sont synthétisés dans le Tableau 6.

Tableau 6 : Calcul des différents stades phénologiques marquant le cycle de reproduction de l'huitre plate en Rade de Brest (secteur de la Baie de Daoulas) de 2012 à 2023

Année	t <sub>0_évol</sub> (Date)	t <sub>0_évol</sub> (Jours)	Température pendant le développement larvaire (°C)	Durée du développement larvaire (jours)	t <sub>0_petite</sub> (Date)	t <sub>0_petite</sub> (Jours)	Température pendant l'incubation (°C)	Durée de l'incubation (jours)	t <sub>0_ponte</sub> (Jours juliens)	t <sub>0_ponte</sub> (Date)
2023	01-juin	152	16,7	12	19-mai	140	15,2	13	127	6-mai
2022	01-juin	152	17,3	10	21-mai	142	16,9	10	132	11-mai
2021	16-juin	167	18,5	8	7-juin	159	16,7	10	149	28-mai
2020	08-juin	159	18,2	9	29-mai	150	17,6	9	141	20-mai
2019	14-juin	165	16,7	11	2-juin	154	17,0	9	145	24-mai
2018	25-juin	176	17,8	10	14-juin	166	17,1	9	157	5-juin
2017	13-juin	164	18,1	10	2-juin	154	18,0	8	146	25-mai
2016	21-juin	172	17,9	10	10-juin	162	17,2	9	150	1-juin
2015	16-juin	167	16,5	12	3-juin	155	16,2	12	143	22-mai
2014	12-juin	163	16,9	10	1-juin	153	15,8	12	141	20-mai
2013	04-juil	185	16,6	11	22-juin	174	16,2	12	162	10-juin
2012	28-juin	179	16,7	11	16-juin	168	16,3	12	156	4-juin

On constate que, selon les années, le démarrage de la saison de reproduction peut être plus ou moins précoce. En prenant comme critère la première ponte, celle-ci peut avoir lieu début mai comme en 2023 (6 mai) ou courant juin comme en 2013 (10 juin), soit un étalement de la période potentielle de ponte sur plus d'un mois en fonction des années. Sur l'ensemble de la

période étudiée, deux années ont été particulièrement précoces (2022-2023), quatre années ont été tardives (2012, 2013, 2016 et 2018) et les 6 années restantes ont été intermédiaires, avec un mode pour la ponte autour du 24 mai. Or, le succès de l'opération de restauration réside en partie dans le bon phasage entre le déploiement des substrats et l'arrivée des larves sur le secteur. Ce suivi chaque année du cycle de reproduction est donc un sérieux atout pour réussir un chantier de restauration, mais comme nous allons le voir, la date de ponte et l'arrivée des larves peuvent être en partie anticipées en suivant l'évolution de la température de l'eau au printemps.

### 2.3.3.2 Relations statistiques avec la température de l'eau

Dans un premier temps, le package *Climwin*<sup>4</sup> du logiciel R a été utilisé pour rechercher une période dans les mois qui précèdent la ponte pour laquelle il y aurait un effet de la température sur la phénologie de la reproduction. Statistiquement, ce package permet de trouver la période de l'année pour laquelle les températures sont les plus corrélées avec un événement phénologique donné, ici dans notre cas précis, l'un des stades phénologiques mentionnés dans le tableau précédent. Nous avons choisi les deux stades phénologiques suivants : la date de ponte en première approche et la date d'apparition des larves évoluées comme vérification de la validité de la relation, les deux stades étant très liés compte tenu des faibles variations interannuelles du temps d'incubation et du développement larvaire sur ce secteur (18 à 25 jours selon les années). Une fois le type de modèle que l'on souhaite étudier (linéaire dans notre cas), le programme compare tous les modèles possibles entre la variable que l'on souhaite expliquer (la date d'apparition d'un stade phénologique donné) et la valeur moyenne de la variable explicative (température) sur toutes les fenêtres de temps possibles choisies dans une période donnée (ici toutes les fenêtres de temps possibles sur les 60 jours avant le 01 Mai). Cette comparaison est basée sur la valeur AICc (critère d'information d'Akaike corrigé) de chaque modèle en appliquant le critère de parcimonie. Le modèle avec la valeur AICc la plus faible est retenu et comparé à l'hypothèse nulle (aucun effet de la température) afin de déterminer sa qualité explicative. La date butoir du 1er mai a été choisie car c'est la limite à partir de laquelle des pontes sont possibles (sur la série biologique, la ponte la plus précoce est survenue le 6 mai en 2023) et donc au-delà de cette date la prévision perd son intérêt.

En utilisant ce package *climwin*, nous avons ainsi pu identifier une fenêtre de quelques jours au printemps dont les températures moyennes de l'eau seraient de bons prédicteurs de la date de ponte ( $t_{0\_ponte}$ ) et aussi de la date d'apparition des larves évoluées ( $t_{0\_évol}$ ). La figure ci-dessous présente les matrices de corrélation de type « heatmap » indiquant les corrélations entre la température moyenne de chaque fenêtre thermique possible pour chacun des deux stades phénologiques donnés (calculées sur  $n=12$ , le nombre d'années). La fenêtre thermique se calcule entre deux bornes représentées par une date de démarrage en Y (window open) et une date de fermeture en X (window close).

La Figure 22 montre que les températures de fin avril sont les meilleurs prédicteurs de la date de ponte mais également de la date d'apparition des larves évoluées (valeurs minimales du critère  $\Delta AIC$ ). Cette corrélation étant purement statistique et basée sur des données de haute

---

<sup>4</sup> [Package climwin](#)

fréquence, nous avons choisi d'élargir la fenêtre sur la dernière semaine d'avril (du 24 au 30 avril). Cela diminue légèrement la qualité des régressions, mais donne un aspect plus pratique à cette corrélation, il suffit juste de mesurer la température de l'eau à cette période. Les figures suivantes présentent les régressions linéaires entre les températures moyennes de la fin avril et de ces stades phénologiques. Selon ces relations, nous pouvons prédire la date de ponte à quelques jours près. L'écart est maximal pour l'année 2018, quand la première ponte a eu lieu 10 jours après la date prédite par le modèle utilisant la température moyenne de la dernière semaine d'avril.

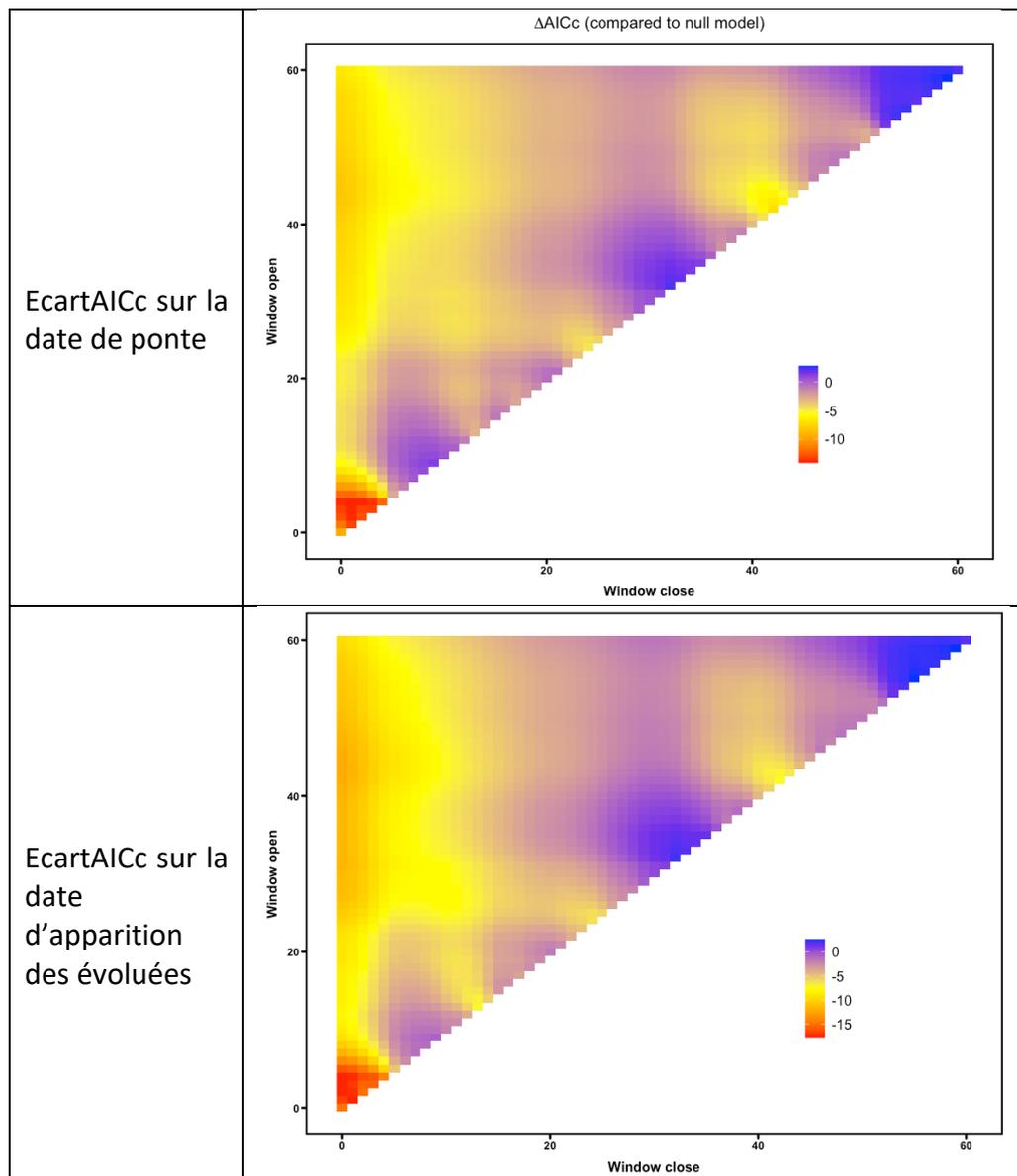


Figure 22 : Matrice de corrélation entre un stade phénologique (en haut : la date de ponte et à droite : la date d'apparition des évoluées) et la moyenne de température sur une période antérieure donnée. L'axe des Y fournit la date initiale (Window open) et l'axe des abscisses (Window close) la date finale (par rapport à la date maximale fixée au 1 mai) de la période pour laquelle une corrélation est établie avec le stade phénologique. Les valeurs les plus élevées (en rouge sur la matrice) correspondent à une période très proche du 1 mai.

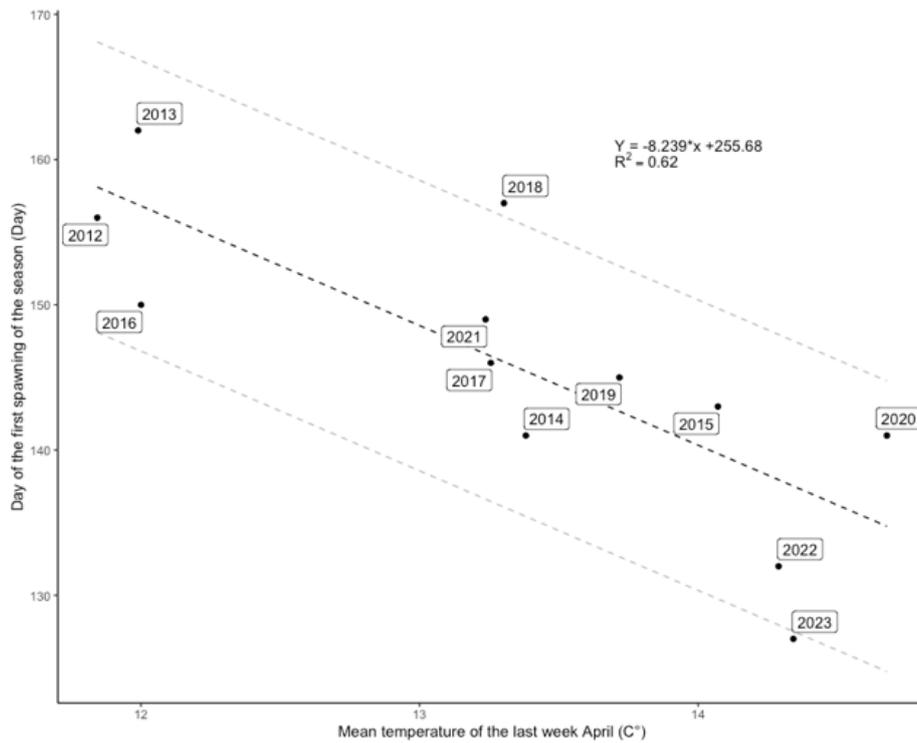


Figure 23 : Régression linéaire entre la date de ponte de l’huitre plate et la température moyenne de l’eau en rade de Brest (Baie de Daoulas) pendant la dernière semaine d’Avril (du 24 au 30 avril).

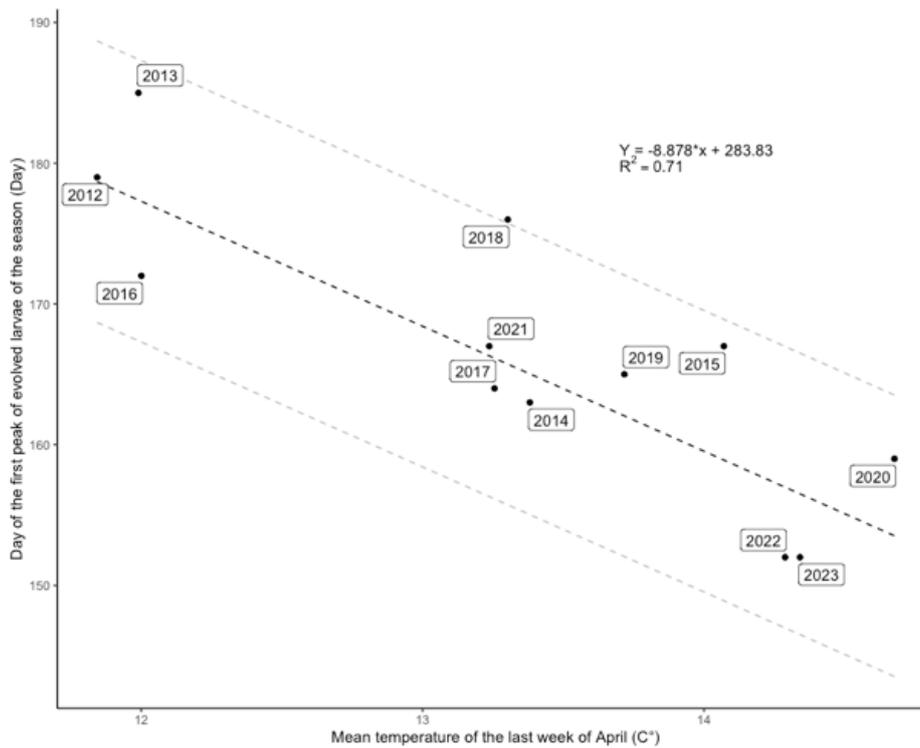


Figure 24 : Régression linéaire entre la date d’apparition des larves évoluées et la température moyenne de l’eau en rade de Brest (Baie de Daoulas) pendant la dernière semaine d’Avril (du 24 au 30 avril).

### 2.3.3.3 Technique biologique des degrés jours

Les bivalves ne contrôlent pas leur température et par conséquent tous les processus physiologiques et leurs cinétiques dépendent directement de la température. L'élévation de la température en sortie d'hiver et au printemps accélère donc la cinétique de la gamétogénèse (e.g. Lubet, 1991). Ce processus biologique est d'ailleurs utilisé en routine en éclosérie de bivalves lors du conditionnement des géniteurs pour accélérer la reproduction et raccourcir le délai d'obtention des gamètes et des larves (Utting & Spencer, 1991). Ce mécanisme est à la base du concept des degrés-jours (Day-Degree en anglais) couramment utilisé en agriculture, horticulture et arboriculture pour prévoir un événement phénologique (bourgeonnement, floraison, fructification...). Dans le cas des bivalves, le concept est appliqué pour prévoir la date de ponte à partir de la somme cumulée de température calculée depuis l'initiation de la gamétogénèse jusqu'à l'émission des gamètes, chaque espèce ayant une valeur de somme de DD qui lui est propre. On admet également l'existence d'un seuil thermique, noté  $T_0$ , en deçà duquel l'activité gonadique s'arrête et qui doit être pris en compte dans le calcul des degrés-jours. Ce concept est illustré sur la Figure 25 et la méthode de calcul est la suivante :

$$\Sigma DD = \sum (T_i - T_0) \times dt$$

Avec :

- $\Sigma DD$ , la somme ou cumul thermique en degré jours ( $^{\circ}\text{C} \cdot \text{j}$ )
- $T_i$  = température mesurée à  $dt$  ( $^{\circ}\text{C}$ )
- $T_0$ , température seuil en deçà duquel l'activité gonadique s'arrête ( $^{\circ}\text{C}$ )
- $dt$ , intervalle de temps en jours à la température  $T$

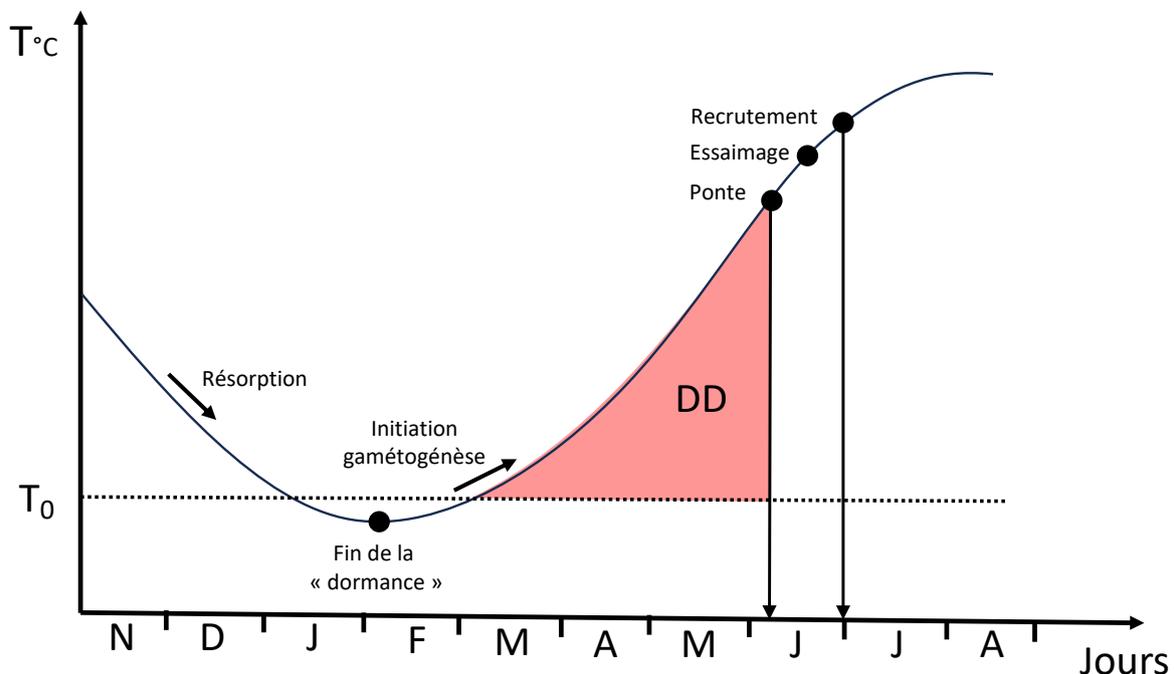


Figure 25 : Illustration schématique du principe des degrés-jours : les bivalves qui se reproduisent aux printemps ou en été initient leur gamétogénèse en sortie d'hiver quand les températures de l'eau commencent à remonter et nécessairement au-dessus d'un seuil thermique  $T_0$  pour lequel la gamétogénèse est impossible. Le cumul des températures journalières déduites de cette valeur seuil  $T_0$  atteint progressivement une valeur maximale  $\Sigma DD$  marquant la fin de la gamétogénèse et permettant la ponte.

Pour une température constante  $T$  sur toute la durée (notée  $d$ ) de la gamétogénèse, la formule peut se simplifier de la façon suivante  $\Sigma DD = dT - dT_0$ ,  $dT$  étant le nombre total de degré-jours calculé sans pris en compte d'un seuil thermique  $T_0$ . A noter que la relation peut aussi s'exprimer de la façon suivante :  $d = \Sigma DD / (T - T_0)$ , ce qui peut permettre de calculer statistiquement  $\Sigma DD$  à partir d'un jeu de données regroupant des durées de gamétogénèse  $d$  mesurées à différentes températures  $T$ .

Cela dit, pour *Ostrea edulis*, la littérature reste équivoque quant au seuil  $T_0$ , aux facteurs déclenchant le redémarrage d'un nouveau cycle de reproduction et à la valeur de  $\Sigma DD$  nécessaire à la gamétogénèse.

Pour le seuil  $T_0$ , Ruiz et al. (1992) proposent une synthèse des données de la littérature et à l'exception de certaines études très particulières, on peut retenir qu'en milieu tempéré ce seuil est probablement autour de  $6^\circ\text{C}$  et nous retiendrons cette valeur pour *O. edulis*.

Mais ce seuil thermique est insuffisant, car il y a des secteurs pour lesquels les températures hivernales de l'eau sont toujours au-dessus de ce seuil et pour autant la gamétogénèse ne s'en trouve pas avancée au printemps. C'est ce qui a conduit d'anciens travaux (Lubet, 1976, 1991) à supposer l'existence d'une certaine dormance hivernale pendant laquelle les cycles sont « remis » à zéro. Par ailleurs, le calcul des degrés jours doit se faire à partir de la ré-initiation d'un nouveau cycle reproductif et cette ré-initiation n'a aucune raison d'être le 1 janvier qui n'a aucun sens d'un point de vue naturel. Or, de récents travaux (Le Moal, 2024 Comm. Pers.) montre qu'*O. edulis* réduit énormément son activité valvaire de novembre à février. Ce qui confirme l'existence d'une période de repos physiologique s'amorçant en fin d'automne et s'achevant en fin d'hiver. La sortie de cette période « d'hibernation » est probablement liée à un déclencheur et synchroniseur externe assez universel pour favoriser la synchronisation des cycles entre les individus d'une population voire entre population d'une même région. L'activité lunaire a longuement été supposée jouer un rôle sur le comportement de l'huître plate. Ainsi, de façon pratique, nous proposons de commencer le cumul des degrés-jours à compter de la deuxième pleine lune de l'année (qui a lieu en sortie d'hiver en février). Pour un organisme à vie nocturne, l'évolution des phases lunaires couplée à la ré-augmentation de la durée du jour a probablement un véritable sens biologique.

Enfin, pour la valeur de  $\Sigma DD$ , les valeurs proposées dans la littérature sont disparates et empêchent toute mise en pratique du concept des degrés jours en restauration écologique : 554 (Wilson & Simons, 1985), 404 (Mann, 1979), 330 (Utting & Millican, 1997) et même 122 (Martin et al., 1997). Nous avons donc revisité toutes les études menées sur la gamétogénèse d'*Ostrea edulis* et notamment celles fournissant des données précises de durée de gamétogénèse à différentes températures et menées en sortie d'hiver. Le Tableau 7 en fait la synthèse et le graphe associé exprimant la durée de la gamétogénèse en fonction de la variable transformée  $1/(T - T_0)$  nous ont permis de calculer une valeur pour  $\Sigma DD$  de **567 °C.jours**.

Tableau 7 : Liste des études portant sur la gamétogénèse de l'huître plate et calcul des différents paramètres permettant d'évaluer la somme thermique DD. \*A noter pour les travaux de Wilson et Simons (1985), seul le secteur de Balinakill Harbour marqué par un printemps froid en 1978 a été retenu dans cette synthèse.

Références bibliographiques	T°C moyenne au cours de la gamétogénèse	Durée de la gamétogénèse (jours)	Somme thermique absolue dT	Somme thermique < T <sub>0</sub> (dT <sub>0</sub> )	Somme DD (> T <sub>0</sub> , °C.jours)	
Lubet (1991)		22	35	770	210	560
Mann (1979)		21	42	882	252	630
Gonzalez Araya et al (2012)		19	40	760	240	520
Le Moal (2024)		18	47	855	282	573
Mann (1979)		18	49	882	294	588
Schpigel (1989)		16	59	944	354	590
Mann (1979)		15	63	945	378	567
Cano et al (1997) & Leonard (1968)		12	90	1080	540	540
Loosanoof (1962)		12	92	1086	552	534
Mann (1979)		12	98	1176	588	588
Wilson et Simons (1985)*		10	135	1391	810	581

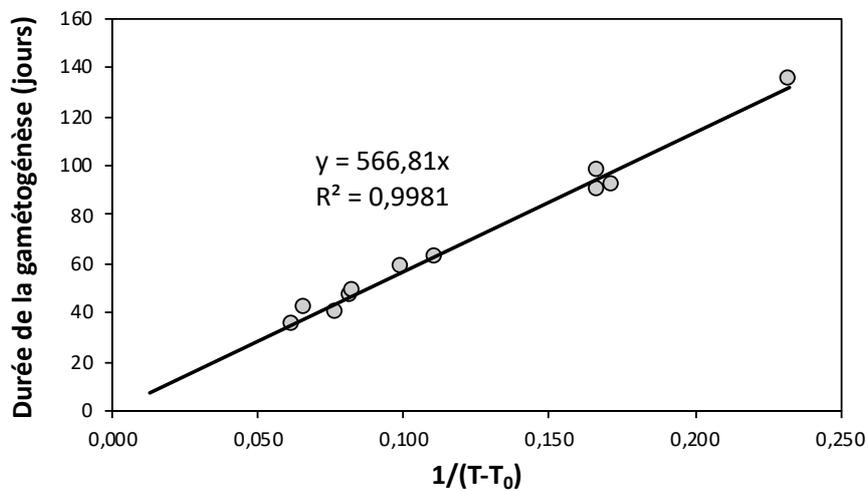


Figure 26 : Calcul de la valeur moyenne de ΣDD à partir d'une régression linéaire entre la durée de la gamétogénèse d obtenue à différentes températures et la variable transformée 1/(T-T<sub>0</sub>). Le nuage de points est issu de la synthèse bibliographique présentée dans le tableau précédent. Compte tenu de la relation  $d = \Sigma DD / (T - T_0)$ , la pente de la droite de régression donne directement la valeur de ΣDD, ici de 567 degrés.jours pour *O. edulis*.

La méthode des degrés jours a ensuite été appliquée aux données thermiques de la rade de Brest acquises depuis 2012 en retenant une valeur ΣDD de 567 °C.jours, un T<sub>0</sub> de 6°C et un calcul à compter de la deuxième pleine lune de l'année. Elle a permis de prédire une date de ponte théorique sur la base des degrés.jours pour chacune des 12 années. Le nuage de points ci-dessous présente l'adéquation entre cette date prédite et la date observée : la corrélation est très forte (> 0.90), l'écart le plus élevé est de 12 jours (année 2012), mais la plupart des écarts sont faibles de quelques jours (< 5 jours). La figure suivante illustre l'évolution des cumuls thermiques à compter de la deuxième pleine lune et jusqu'au seuil des 567 °C.jours et montre que l'avance de la gamétogénèse en mai est souvent liée à la température de fin d'hiver : un hiver tardif retarde l'entrée en gamétogénèse et explique le retard de ponte sauf en cas de printemps exceptionnellement chaud. Notez que les écarts de prévision avec la méthode des degrés jours sont très souvent négatifs : la date prédite est souvent antérieure à la date réellement observée. Ceci peut être lié tout simplement au positionnement de la sonde thermique par rapport à la population cible. Dans le cas précis, les températures sont enregistrées sur un site d'estran légèrement plus chaud que le site en eau profonde où se situe la principale population d'huîtres plates. Mais cet écart peut également être dû à la méthode indirecte d'estimation de la ponte.

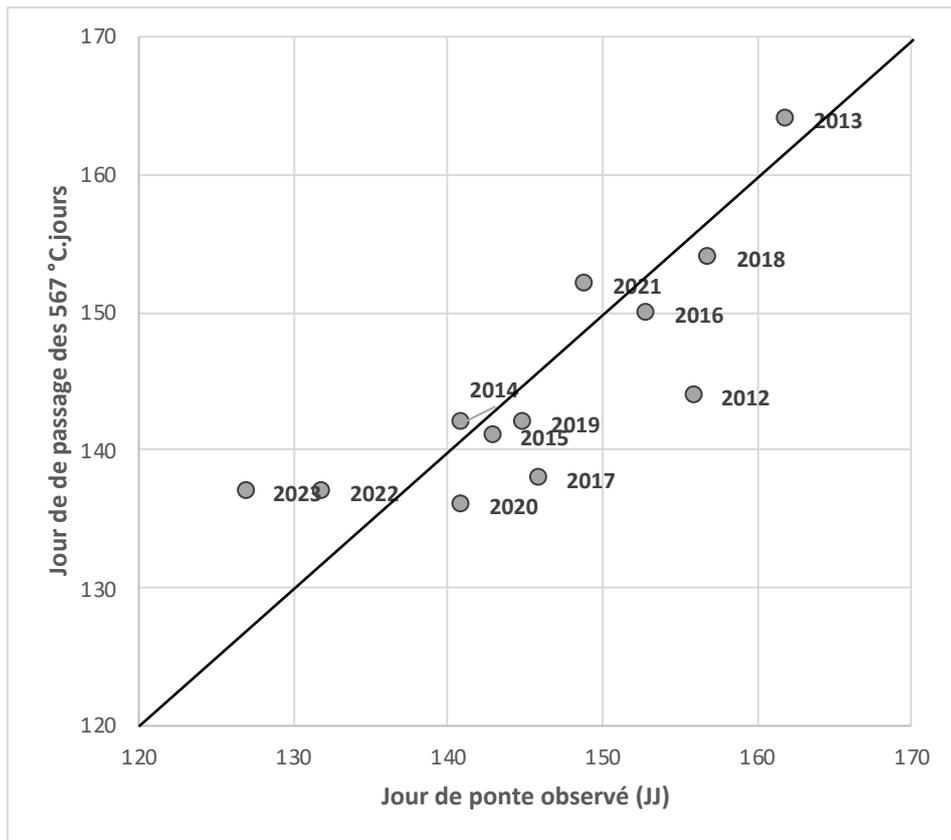


Figure 27 : Comparaison des données de ponte (en jours juliens) prédites par la méthode des degrés.jours (en Y) et des données observées réellement (en X). La droite Y=X permet d'évaluer visuellement les écarts de prédiction, une prédiction parfaite se positionnant directement sur la droite. La plupart des prédictions ne s'éloignent que de quelques jours à l'exception des années 2012, 2017 et 2023 pour lesquels on compte au maximum 10 jours d'écarts. Notez que les prédictions sont souvent en avance par rapport aux observations, ceci peut être lié à l'éloignement de la sonde de température par rapport à la population ciblée. Dans le cas présent, la sonde est sur estran et enregistre des valeurs légèrement plus élevées que la population d'huîtres plates positionnée en pleine eau et sur le fond.

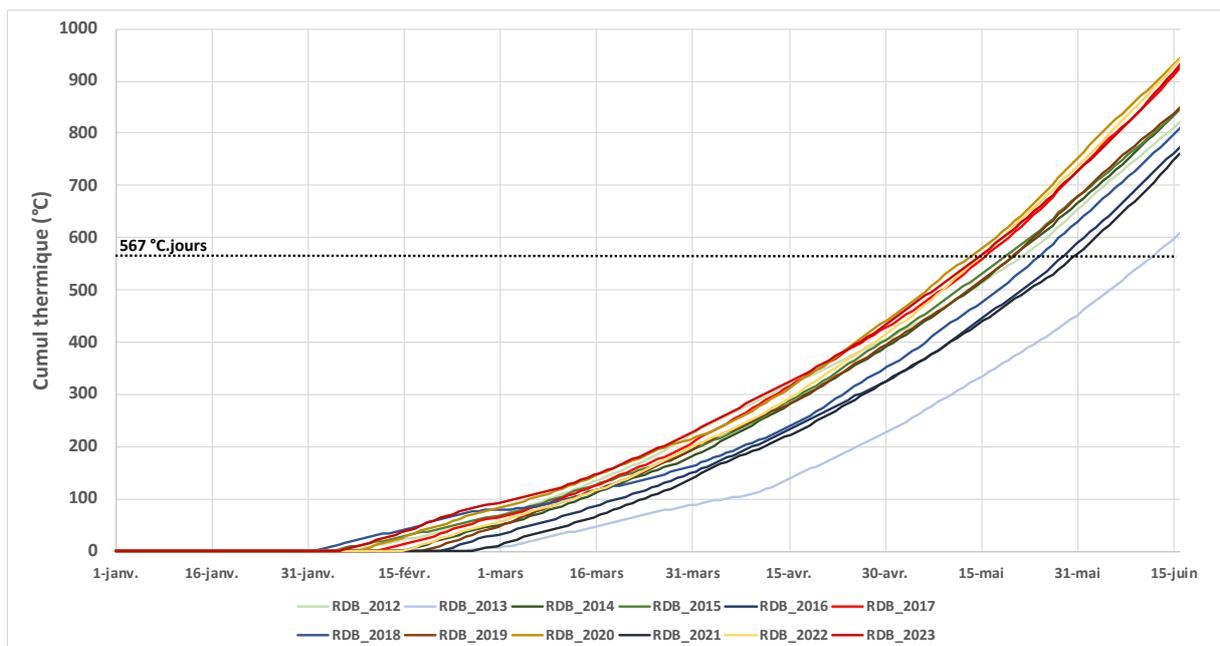


Figure 28 : Illustration du calcul des degrés-jours pour la gamétogénèse de l'huître plate pour chaque année depuis 2012 sur le secteur de la Baie de Daoulas en rade de Brest. La somme thermique démarre après la seconde pleine lune de l'année et le calcul intègre le seuil de 6°C selon l'équation :  $\sum DD = \sum (T_i - T_0) \times dt$ .

#### 2.3.3.4 Valeur seuil de ponte

Pour terminer cette partie sur l'analyse des relations entre les stades phénologiques de l'huître plate et la température de l'eau, il convient également de rappeler que la valeur de 15-16°C de la température de l'eau a souvent été mentionnée comme un facteur déclenchant la ponte chez cette espèce (Korringa, 1941; Lubet, 1991; Marteil, 1960). Bien sûr, dans ce cas, on perd tout rôle prédictif et cela devient moins intéressant pour planifier un chantier de restauration écologique. Cela dit, dans le cas de notre série biologique acquise en rade de Brest, il convient de noter que le seuil des 16°C est un bon indicateur de la date de ponte à 15 jours près, comme l'illustre le graphe ci-dessous. Cet indicateur moins précis a le mérite d'être très simple à acquérir.

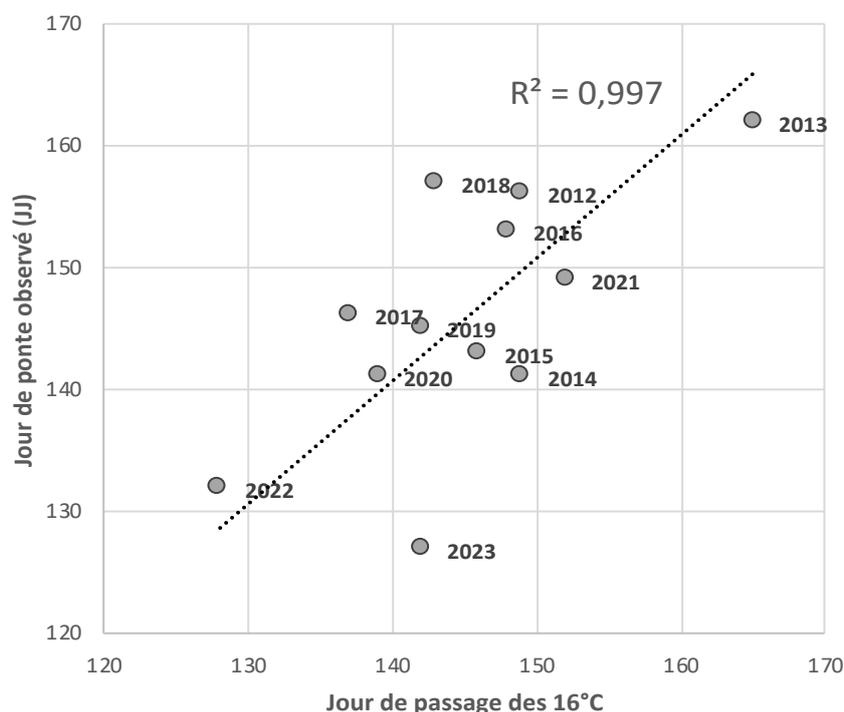


Figure 29 : Relation simple entre le jour de passage des 16°C dans la colonne d'eau et le jour de ponte des huitres plates en baie de Daoulas (rade de Brest).

#### 2.3.3.5 Bilan pratique en termes de restauration écologique

L'effet de la température sur le cycle de reproduction des bivalves a longuement été étudié mais plus rarement pour des optiques de prévision du recrutement (Maathuis et al., 2020). Dans le cadre du projet REEFORREST, un effort significatif a été consacré afin de fournir un outil pratique de prévision permettant de planifier au mieux les opérations de restauration et notamment celles liées aux déploiements des substrats. Trois critères thermiques s'avèrent biologiquement pertinents et ont été testés ici :

- L'analyse d'une corrélation statistique différée entre la température d'une période du printemps et les stades phénologiques de la reproduction (ici date de ponte et date d'apparition des larves évoluées) ;
- L'application du concept des degrés jours à la gamétogénèse d'*O. edulis* afin de prédire la période de ponte ;
- Le passage d'un seuil thermique connu pour son implication potentielle dans la ponte (ici les 16°C) mais plus équivoque et à intérêt prédictif moindre.

Tous ces critères peuvent permettre de prévoir la date de ponte (et potentiellement l'arrivée des larves évoluées une vingtaine de jours après) avec une précision de +/- 15 jours, la technique des degrés jours étant la plus précise (Tableau 8). C'est la méthode pour laquelle on dénombre le moins d'écart et les écarts les plus faibles par rapports aux observations et c'est aussi la seule méthode qui anticipe la ponte (écarts souvent négatifs). Mais elle reste aussi la plus exigeante en termes de quantité et qualité des données. Et de façon plus globale, tous ces critères permettent d'identifier des années précoces à des années tardives et pourrait éviter certains échecs de restauration. A noter également que du point de vue zootechnique en ostréiculture, ces critères peuvent être également utiles pour optimiser la pratique du captage professionnel.

Tableau 8 : Comparaison des prévisions de chaque méthode et évaluation des écarts par rapport aux observations réelles. Les écarts supérieurs à +/- 5 jours sont signalés en gras. (\*) On rappelle que la date de ponte réelle est rétro-calculée à partir du stade phénologique d'apparition des larves évoluées, donc cette variable est elle-même entachée d'une possible imprécision de quelques jours. On constate que la méthode pour laquelle on dénombre le moins d'écarts et les écarts les plus faibles est celle des degrés-jours (méthode 2), notez également que cette méthode anticipe la ponte (écarts souvent négatifs). Pour la méthode 1 utilisant le package R Climwin la régression est basée sur température moyenne de la dernière semaine d'avril (du 24 au 30 avril).

Année	Date de ponte réelle*	Méthode 1 : Régression Climwin	Méthode 2 : Cumul DD= 567	Méthode 3 : Passage des 16°C	Ecart en jours méthode 1	Ecart en jours méthode 2	Ecart en jours méthode 3
<b>2023</b>	6-mai	22-mai	16-mai	21-mai	<b>17</b>	<b>10</b>	<b>15</b>
<b>2022</b>	11-mai	18-mai	16-mai	7-mai	<b>7</b>	5	-4
<b>2021</b>	28-mai	26-mai	31-mai	31-mai	-2	3	3
<b>2020</b>	20-mai	11-mai	15-mai	18-mai	-9	-5	-2
<b>2019</b>	24-mai	21-mai	21-mai	21-mai	-3	-3	-3
<b>2018</b>	5-juin	22-mai	2-juin	22-mai	<b>-14</b>	-3	<b>-14</b>
<b>2017</b>	25-mai	23-mai	17-mai	16-mai	-1	<b>-8</b>	<b>-9</b>
<b>2016</b>	1-juin	4-juin	29-mai	27-mai	3	-3	-5
<b>2015</b>	22-mai	17-mai	20-mai	25-mai	-4	-2	3
<b>2014</b>	20-mai	24-mai	21-mai	28-mai	5	1	<b>8</b>
<b>2013</b>	10-juin	4-juin	12-juin	13-juin	-5	2	3
<b>2012</b>	4-juin	5-juin	23-mai	28-mai	2	<b>-12</b>	<b>-7</b>

Pour terminer cette partie, ces trois critères ont été appliqués à un autre secteur d'intérêt : la baie de Quiberon en croisant différents jeux de données de maturation de géniteurs et de suivis d'abondance larvaire (Cochet, 2023) et de données thermiques sur le site de Men Er Roué, pour lequel les données sont les plus détaillées. Ce site présente également l'intérêt d'être proche du banc de Penthièvre, une ancienne huitrière qui fait également l'objet d'un chantier de restauration. Les données sur le suivi de maturation des géniteurs permettent de dégager le stade phénologique d'apparition des huitres laiteuses, stade extrêmement proche de la date de ponte à 2 jours près.

La méthode ClimWin a tout d'abord permis de montrer que sur ce secteur la meilleure corrélation entre la température et la date de ponte est obtenue pour la période de mars-avril (Figure 30). Une fois cette période identifiée, il ressort que cette méthode et celle des degrés-jours (avec strictement le même modèle que celui de la rade de Brest, Figure 31) sont équivalentes en termes de prédiction avec de très fortes corrélations entre prévisions et observations, l'écart le plus élevé est de 11 jours, mais la plupart des écarts sont faibles de quelques jours (< 5 jours). La troisième méthode (le passage des 16°C) est moins efficace sur ce secteur (Tableau 9).

Tableau 9 : Comparaison des prévisions de chaque méthode et évaluation des écarts par rapport aux observations réelles. Les écarts supérieurs à +/- 5 jours sont signalés en gras. On constate que la méthode pour laquelle on dénombre le moins d'écarts et les écarts les plus faibles est celle des degrés-jours (méthode 2) : à l'exception des années 2001, 2010 et 2020, les écarts sont inférieurs à 5 jours. L'année 2010 est une année pour laquelle certaines valeurs de température ont dû être extrapolées et pour l'année 2020, les données de température proviennent d'un site plus éloigné (et plus chaud) que le site de référence. Pour la méthode 1 utilisant le package R Climwin la régression est basée sur température moyenne des mois de mars et d'avril, il y a plus d'écarts, mais cette méthode permet une prévision dès le 1 mai de chaque année.

Année	Date de ponte réelle*	Méthode 1 : Régression Climwin	Méthode 2 : Cumul DD= 567	Méthode 3 : Passage des 16°C	Ecart en jours méthode 1	Ecart en jours méthode 2	Ecart en jours méthode 3
2001	05-juin	27-mai	25-mai	24-juin	<b>-8</b>	<b>-11</b>	<b>19</b>
2002	01-juin	31-mai	3-juin	1-juin	-1	2	0
2003	11-juin	1-janv.	<i>n.d.</i>				
2004	01-juin	7-juin	31-mai	25-mai	<b>6</b>	-1	<b>-7</b>
2005	06-juin	7-juin	8-juin	9-juin	2	2	3
2006	18-juin	18-juin	14-juin	16-juin	0	-4	-2
2007	14-mai	17-mai	11-mai	5-juin	4	-3	<b>22</b>
2008	26-mai	2-juin	31-mai	29-mai	<b>8</b>	5	3
2009	31-mai	30-mai	30-mai	30-mai	-1	-1	-1
2010	21-juin	12-juin	15-juin	11-juin	<b>-9</b>	<b>-6</b>	<b>-10</b>
2011	17-mai	23-mai	22-mai	6-mai	<b>6</b>	5	<b>-11</b>
2012	14-mai	1-janv.	<i>n.d.</i>				
2013	17-juin	16-juin	19-juin	9-juin	0	2	<b>-8</b>
2014	26-mai	23-mai	22-mai	1-juin	-3	-4	<b>6</b>
2015	25-mai	25-mai	23-mai	15-juin	1	-2	<b>21</b>
2016	30-mai	1-juin	31-mai	20-mai	2	1	<b>-10</b>
2017	22-mai	1-janv.	<i>n.d.</i>				
2018	29-mai	3-juin	30-mai	26-mai	5	1	-3
2019	25-mai	24-mai	24-mai	26-mai	-1	-1	1
2020	20-mai	16-mai	13-mai	26-mai	-3	<b>-7</b>	<b>6</b>
2021	31-mai	27-mai	1-juin	31-mai	-4	1	0
2022	18-mai	24-mai	22-mai	21-mai	<b>7</b>	4	3
2023	22-mai	25-mai	21-mai	27-mai	4	-1	5

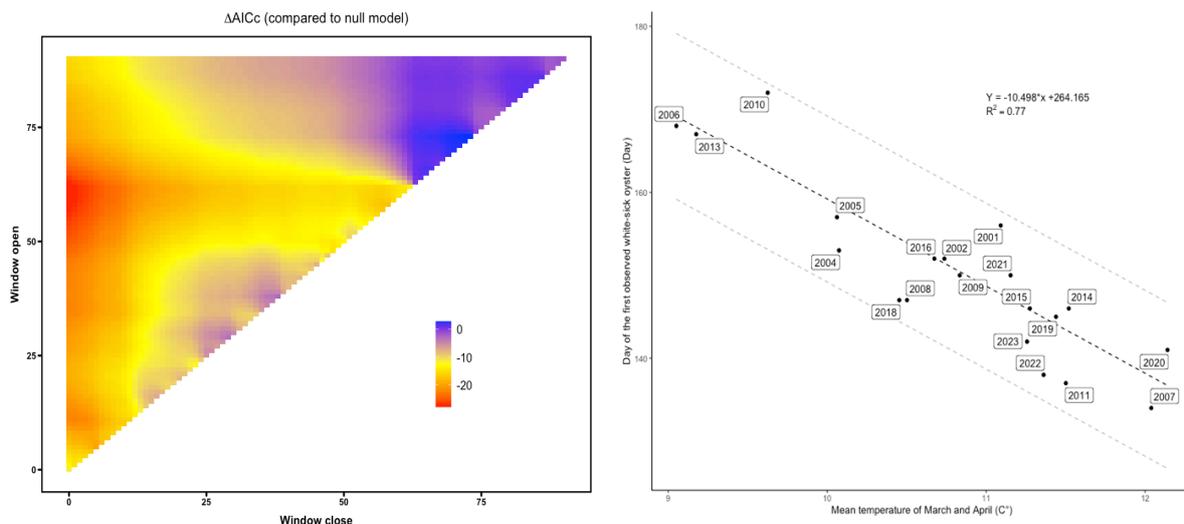


Figure 30 : Application de la méthode Climwin au cas de la baie de Quiberon : corrélation entre la date d'apparition des huitres ardoisées et la température moyenne de mars-avril sur le site de Men Er Roué. La période de mars-avril est la fenêtre thermique la plus corrélée avec la date de ponte (60 jours avant le 1 mai) comme le montre la matrice de corrélation. La relation pour ce site est :  $Y = -10.496 * T_{mars-avril} + 264.165$ , avec Y la date d'apparition des premières huitres laiteuses.

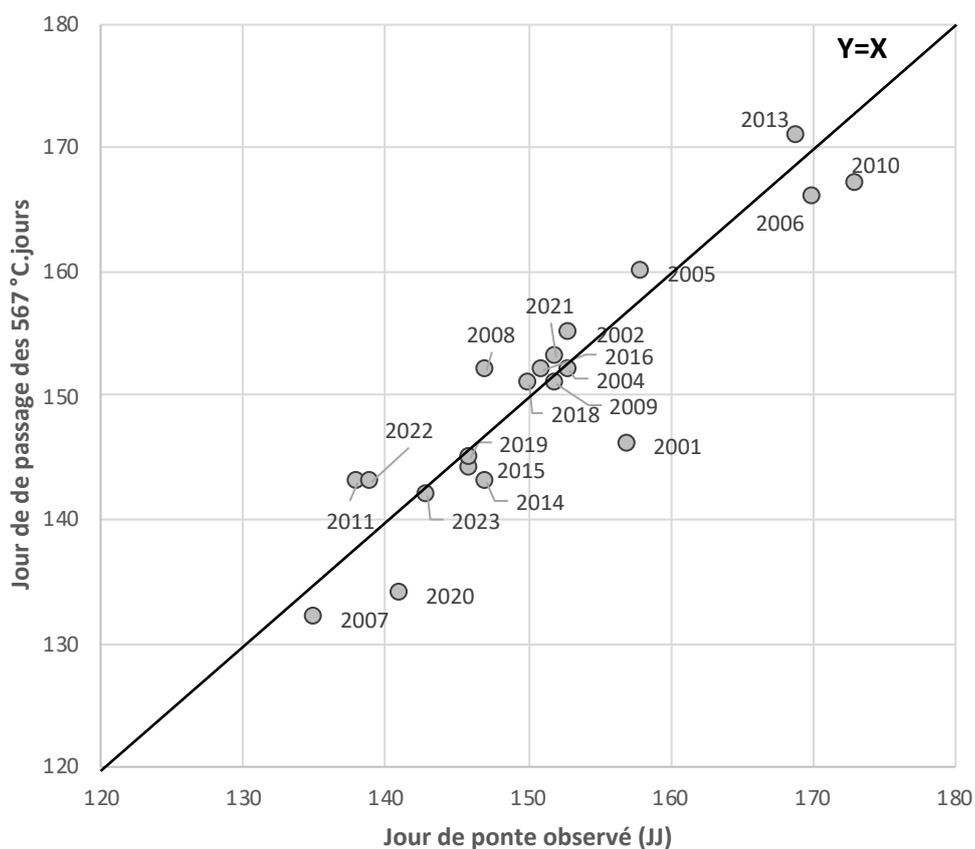


Figure 31 : Comparaison des données de ponte (en jours juliens) prédites par la méthode des degrés.jours (en Y) et des données observées réellement (en X) pour le secteur de Men Er Roué en Baie de Quiberon. La droite  $Y=X$  permet d'évaluer visuellement les écarts de prédiction, une prédiction parfaite se positionnant directement sur la droite. La plupart des prédictions ne s'éloignent que de quelques jours à l'exception des années 2001, 2010 et 2020 pour lesquels on compte au maximum 10 jours d'écarts. L'année 2010 est une année pour laquelle certaines valeurs de température ont dû être extrapolées et pour l'année 2020, les données de température proviennent d'un site plus éloigné (et plus chaud) que le site de référence.

D'un point de vue biologique, les corrélations qui se dégagent à l'analyse de ces critères soutiennent plusieurs hypothèses souvent évoquées sur le déterminisme de la reproduction de l'huitre plate. Ils confirment :

- La rigueur de l'hiver et sa durée ont des répercussions sur la phénologie de la reproduction en fin de printemps : les hivers doux et humides de type NAO<sup>+</sup> et le réchauffement climatique favorisent des gamétogénèses plus précoces (Pouvreau, 2023), les températures de mars-avril sont décisives de la date de première ponte ;
- Le rôle des lunaisons, souvent avancé dans la littérature, testé ici semble avoir effectivement un effet sur la reprise de l'activité en sortie d'hiver, la date de la deuxième pleine lune est un bon marqueur ;
- La vitesse de la gamétogénèse peut être contrôlée assez précisément en éclosérie dès lors que l'on connaît l'historique thermique des géniteurs en entrée de conditionnement, un respect des lunaisons serait à évaluer ;
- Le passage des 16°C dans la colonne d'eau (Korringa, 1941) est un critère recevable de déclenchement de la ponte dès lors que la somme thermique nécessaire pour la gamétogénèse a été atteinte, mais il ne permet pas des prédictions fiables.

## 2.4 Comment Restaurer ? Développement d'une méthode écologique spécifique

### 2.4.1 Données antérieures et définition du contexte actuel

Le projet FEAMP FOREVER (2018-2020) a permis de dresser les premières bases en écologie de la restauration de l'huitre plate (Pouvreau et al., 2023) et d'élaborer différentes voies concrètes permettant de restaurer des populations cibles, avec de premières démonstrations très encourageantes sur le site pilote de la rade de Brest (banc du Roz). Ce projet a notamment permis de montrer que la levée de certaines pressions (exploitation des bancs résiduelles, perte de l'habitat physique) permet d'aider significativement au redéveloppement de l'espèce et que la mesure prioritaire réside dans la mise en œuvre sur le fond de supports favorables à l'espèce (restauration active dite assistée) associée à un repos biologique de la population résiduelle et à une réduction des autres pressions (restauration passive dite naturelle).

Cependant, par manque de recul, les premiers pilotes de restauration mis en œuvre dans le projet FOREVER étaient des récifs artificiels assez imposants avec une emprise unitaire au sol proche mètre carré (structure en béton coquillier ou en armature métallique). Ces récifs ont certes permis de démontrer que placés au bon endroit et au bon moment, ils permettaient l'agrégation sélective des larves d'huitres plates, le développement des juvéniles puis la croissance des adultes jusqu'à plus de 3-4 ans. Ils ont aussi montré que ces coquilles d'adultes et leur complexité tridimensionnelle pouvaient héberger toute une biodiversité (cf chapitre suivant) et qu'elles permettaient également de fixer le recrutement de nouvelles générations d'huitres plates à chaque saison de reproduction. Par contre, l'emprise au sol de ces structures pouvait être préjudiciable aux habitats environnants et que la forme qu'elles imposaient aux récifs d'huitres les éloignait de l'écosystème de référence constitué historiquement par une huitrière.

Basé sur les acquis du projet FOREVER, l'objectif porté par REEFORREST est donc de mettre au point une méthodologie de restauration active la plus minimaliste possible permettant la restauration de formations récifales d'huitres plates sans impacter les autres habitats présents sur la zone de restauration ou en périphérie. Cette méthode de restauration douce doit répondre aux critères suivants :

- Il s'agit de fournir à l'espèce le support initial (i.e. une amorce servant de noyau d'agrégation, appelé "kickstarter" en anglais) lui permettant de reformer ces constructions récifales coloniales. Ces supports sont appelés éco-modules dans la suite du document.
- Le matériau utilisé doit satisfaire (1) les performances biologiques en termes de recrutement larvaire et de croissance des juvéniles, (2) les propriétés mécaniques pour s'adapter au design sélectionné et à la résistance souhaitée, (3) la neutralité environnementale des intrants via l'utilisation de matériaux à très faible impact si possible biosourcés et faisant appel à une économie circulaire. L'utilisation de coquilles d'huitres creuses recyclées est l'option la plus attendue pour des raisons d'économie circulaire, de faibles coûts, de neutralité environnementale et d'attractivité biologique forte.
- Le design 3D des éco-modules doit intégrer la recherche de stabilité de la structure biogénique dans différents contextes hydrodynamiques et sédimentaires des sites sélectionnés (Baie, Estran et Lagune) et l'optimisation des dimensions aux regards des

modalités de déploiement considérées. Une attention sera portée à l'optimisation tridimensionnelle des formes permettant de concilier la croissance des jeunes recrues, leur protection de la prédation mais surtout la réduction maximale de l'emprise au sol et de l'ombrage, notamment sur les bancs de maërl, habitat d'intérêt patrimonial au sein de la zone Natura 2000. En effet, cette algue rouge calcaire photosynthétique est dépendante de la bonne luminosité. En outre leur disparition progressive par recouvrement et/ou biodégradabilité maîtrisée au fur et à mesure du développement des huitres est aussi un objectif visé afin de réussir une véritable intégration paysagère sous-marine de l'opération de restauration.

- Si à terme, les coûts de fabrication devront être maîtrisés, cela implique dès le début de privilégier des procédés simples de fabrication et des modalités de déploiement adaptés aux moyens techniques dont disposent les professionnels, les gestionnaires ou les associations. L'objectif ici consiste donc à proposer un éco-module manuable, opérable aisément depuis l'estran ou en plongée. La sollicitation du tissu régional local et les questions d'économie circulaire sont aussi des critères à prendre en considération.

## 2.4.2 Recherche de matériaux adaptés

### 2.4.2.1 Rappel du protocole de test

Le protocole pour tester un matériau vis-à-vis du recrutement de l'huitre plate a été mis au point dans le cadre du projet FOREVER (Pouvreau et al., 2021) et a fait l'objet de différentes publications depuis (Colsoul et al., 2020; Potet et al., 2021). Dans le cadre du projet REEFORST, ce protocole est également mis en œuvre pour rechercher de nouveaux matériaux (Kammermans et al., 2024 *in prep*). Il est résumé ci-après.

Afin d'assurer la meilleure représentativité possible, le protocole de test privilégie des essais *in situ* plutôt que des essais *in vitro* (Colsoul et al., 2020). Suivi sur le plan environnemental et écologique depuis bientôt 10 ans, le site de test est situé au sein de notre laboratoire d'expérimentation *in situ* dédié à la restauration installé sur le banc du Roz en rade de Brest. Sur ce site, il existe encore une petite population d'huitres plates qui couvre moins de 10 hectares à faible densité (< 5 individus/m<sup>2</sup>) mais qui en se reproduisant chaque année en début d'été permet d'apporter des larves utiles à l'expérience.

Le protocole d'expérience réalisé *in situ* était le suivant : les substrats à tester, calibrés selon un format le plus standardisé possible autour de 6 cm de côté et 15 mm d'épaisseur (appelés éprouvettes en analyse des matériaux), sont placés horizontalement sur des grilles protégées par des cadres métalliques, juste au-dessus du fond marin et à proximité des huitres adultes présentes sur le site. Chaque échantillon de matériaux est testé en réplicat (généralement  $n \sim 10$ ) et l'ensemble des échantillons est positionné de manière aléatoire sur une grille carrée de 50 cm de côté en damier aléatoire, contenant 64 échantillons, elle-même répliquée en 2 ou 3 unités (Figure 32).

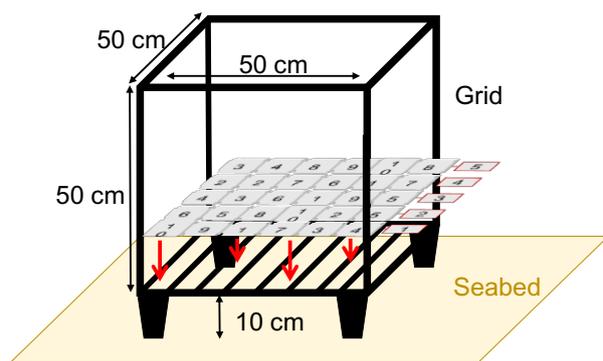


Figure 32 : Schéma et photo des structures permettant de tester les échantillons selon une répartition aléatoire des échantillons au sein de chaque grille de test (photo : © S. Pouvreau/Ifremer)

Les échantillons sont immergés en juillet au pic de la saison de reproduction et laissés en place deux à trois semaines. Le planning précis de pose et de relève est déterminé par l'évolution de la température de l'eau et les informations sur l'abondance larvaire suivis par ailleurs. On essaye ainsi d'immerger les échantillons au moment où la concentration larvaire est la plus forte et où la température de l'eau de mer avoisine les 20 °C (+/- 1 °C) en moyenne journalière. Les échantillons sont marinisés au préalable une semaine dans un bac d'eau salé à terre. Il convient d'éviter de longue période d'exposition (> 1 mois) au risque d'un développement de bio-salissures et de prédation accrue. Une période d'immersion de 15 à 20 jours constitue donc un compromis optimal, permettant un recrutement suffisant pour évaluer les différences entre les substrats. A l'issue de cette période d'exposition au recrutement, les échantillons colonisés sont récupérés avec précaution par des plongeurs professionnels, ramenés au laboratoire, délicatement rincés, puis laissés à l'air libre, l'analyse pouvant être faite ultérieurement. L'identification des organismes fixés et le comptage est réalisé par analyse d'images sous un microscope numérique 3D Keyence VHX 6000 (Figure 33).



Figure 33 : Reconnaissance taxonomique et comptage des jeunes post larves d'huîtres plates fixées sur le support testé (photos : © S. Pouvreau/Ifremer)

#### 2.4.2.2 Test matériaux 2022

En 2022 et sur la base des résultats obtenus dans FOREVER, l'objectif de cette première expérimentation REEFORST, menée en collaboration avec SEABOOST, a été de tester des matériaux en bois souvent utilisés en restauration écologique et ayant l'avantage d'être une ressource biosourcée et sans impact environnemental. Cependant il est connu, qu'en surface le bois est naturellement acide compte tenu du relargage d'acide acétique et d'acides taniques. Cette acidité de surface est normalement défavorable à la fixation des larves (e.g. Colsoul et al. 2020). En complément des études précédentes, l'essence de bois qui a été choisie ici est une essence locale particulièrement abondante : le robinier faux-acacia (*Robinia pseudoacacia*). Différentes rugosités ont été testées et une fraction des échantillons a également été brûlé en surface (Figure 34). En brûlant, la composition du bois change et se trouve enrichie en matière minérale (Calcium, Silicium, Potassium, Magnésium et Phosphore) potentiellement plus attractive que le bois brut vis-à-vis du recrutement des larves. De plus, le bois brûlé résiste mieux à la putréfaction et possède un craquelage en surface qui peut favoriser le recrutement. L'exposition en mer a eu lieu du 20 juillet au 9 août 2022. Au relevage, l'analyse au microscope a montré l'absence totale de recrutement sur tous les échantillons à l'exception des échantillons de bois brûlés sur lesquels quelques rares jeunes post larves ont pu être observées de façon exceptionnelle. Nous retenons de cette expérience que le bois ne constitue pas un matériau favorable à l'attraction des larves. En revanche, il peut être utile en restauration dans la conception des éléments neutres de structures (ceux dont on veut éviter une colonisation).



Figure 34 : Évaluation d'une essence de bois (Robinier faux acacia) pour la restauration écologique de l'huître plate (Test 2022) : Échantillons testés et mise en œuvre sur le laboratoire sous-marin du Roz en Rade de Brest (photos : © S. Pouvreau/Ifremer)

#### 2.4.2.3 Test matériaux 2023

En 2023, deux expériences ont été réalisées en parallèle sur différentes roches et matériaux cimentaires : l'une menée en collaboration avec l'Université de Wageningen (WUR) dans le cadre de l'Alliance NORA et l'autre menée avec le laboratoire de Chimie de la Matière Condensée de Paris (LCMCP - UMR 7574 Sorbonne Université, CNRS, Collège de France). L'objectif de ces deux expériences était le même : poursuivre à l'échelle française d'un côté et à l'échelle européenne de l'autre la recherche d'un matériau idéal pour la restauration de l'huître plate en milieu marin. Le protocole est similaire aux années antérieures, le test *in situ* a été réalisé du 03 au 26 juillet 2023 (Figure 35). Pour chacune des deux expériences, les caractéristiques des différents types de matériaux testés et les résultats obtenus sont présentés respectivement sur la Figure 36 et la Figure 37.

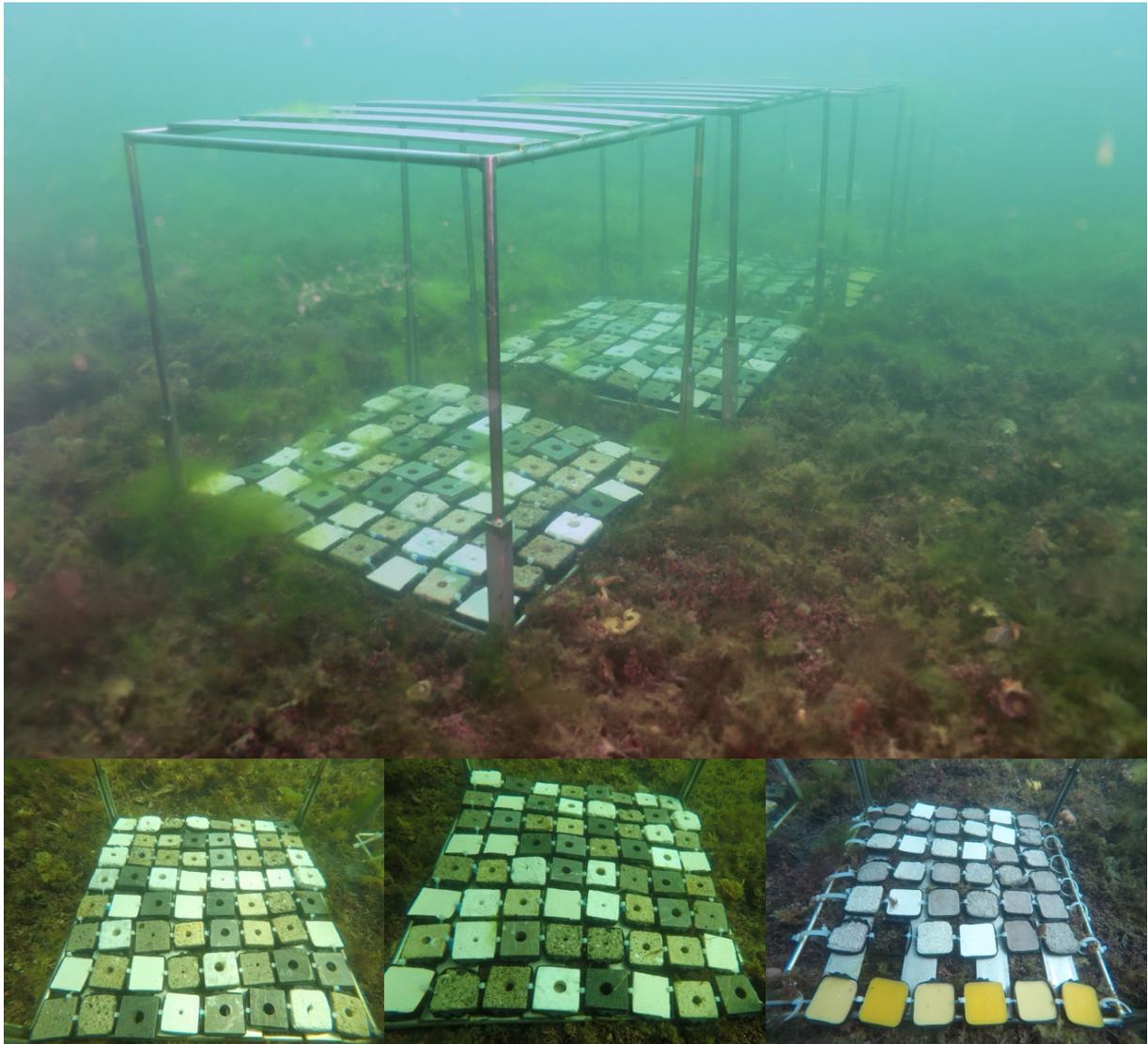


Figure 35 : Test de matériaux 2023 vis-à-vis du recrutement de l'huître plate mené en collaboration avec l'université de Wagenigen (expérience 1, WUR, Pays Bas) et le laboratoire de Chimie de la Matière Condensée de Paris (expérience 2, LCMCP - UMR 7574 Sorbonne Université, CNRS, Collège de France). Les éprouvettes de matériaux distribuées de façon aléatoire au sein de trois grilles (deux grilles pour l'expérience 1, une seule grille pour l'expérience 2) ont été exposées au recrutement larvaire du 03 au 06 juillet 2024 (photos : © S. Pouvreau/Ifremer).

Pour la première expérience, on observe un facteur 10 dans l'attractivité des matériaux vis-à-vis des larves d'*O. edulis*, avec presque 6 naissains par  $\text{cm}^2$  pour le matériau SeaCrete (SC) contre 0,6 naissains par  $\text{cm}^2$  pour le matériau Geowall rugueux (WR). Entre ces deux extrêmes, on distingue trois groupes de matériaux : des matériaux peu performants (WR, WS, GN, LI, EC) avec moins de 2 naissains par  $\text{cm}^2$ , des matériaux intermédiaires (MA, 3D, CS, RP) avec moins de 3 naissains par  $\text{cm}^2$ , puis des matériaux plutôt attractifs (CR, SC et le matériau de référence Ifremer REF) avec plus de 3 naissains par  $\text{cm}^2$ . Bien que la composition des matériaux prime sur la rugosité de surface, il faut noter que le groupe des matériaux les moins performants contient tous les matériaux lisses (Rugosité < 50  $\mu\text{m}$ ). Le matériau Reef Paste qui présente de bonnes performances en termes d'attractivité larvaire présente l'avantage d'être produit à l'échelle industrielle par BESE products. Il sera utilisé dans les tests pilote de restauration. Le meilleur matériau (SeaCrete SC) ne fait pour l'instant l'objet que d'une petite production de laboratoire. Ses hautes performances sont liées à la ReefGlue, une colle biosourcée qui imite l'adhésif utilisé par des vers tubicoles, et à la forte fraction de fragments de coquilles d'huîtres.

SUBSTRATE	COMPOSITION	ACRONYM	SURFACE ROUGHNESS
Concrete Smooth	Aggregates and cement containing calcium compounds, smooth surface	CS	75 $\mu\text{m}$ (+/- 14 SD)
Concrete Rough	Aggregates and cement containing calcium compounds, rough surface	CR	187 $\mu\text{m}$ (+/- 26 SD)
ReefPaste	80% ground shell and 20% biobased binding additives - BESE products ©	RP	140 $\mu\text{m}$ (+/- 41 SD)
3D printed sandstone	Sedimentary rock made out of silicates, 3D printed	3D	164 $\mu\text{m}$ (+/- 32 SD)
Granite	Natural rock, primarily silica and alumina	GN	34 $\mu\text{m}$ (+/- 9 SD)
Eclogite	Metamorphic rock containing garnet in a matrix of pyroxene	EC	38 $\mu\text{m}$ (+/- 7 SD)
LimeStone	Carbonate sedimentary rock	LI	27 $\mu\text{m}$ (+/- 10 SD)
Marble	Metamorphosed limestone	MA	40 $\mu\text{m}$ (+/- 24 SD)
GeoWall Rough	Dredged sediments, clay, gravel and a binder, rough surface - GEOWALL ©	WR	214 $\mu\text{m}$ (+/- 67 SD)
GeoWall Smooth	Dredged sediments, clay, gravel and a binder, smooth surface - GEOWALL ©	WS	42 $\mu\text{m}$ (+/- 11 SD)
Seacrete	Reefglue adhesive and fragments of oyster shells	SC	102 $\mu\text{m}$ (+/- 31 SD)
Reference	Aragonite sand tile coated with lime (calcium oxides) - IFREMER ©	REF	63 $\mu\text{m}$ (+/- 9 SD)

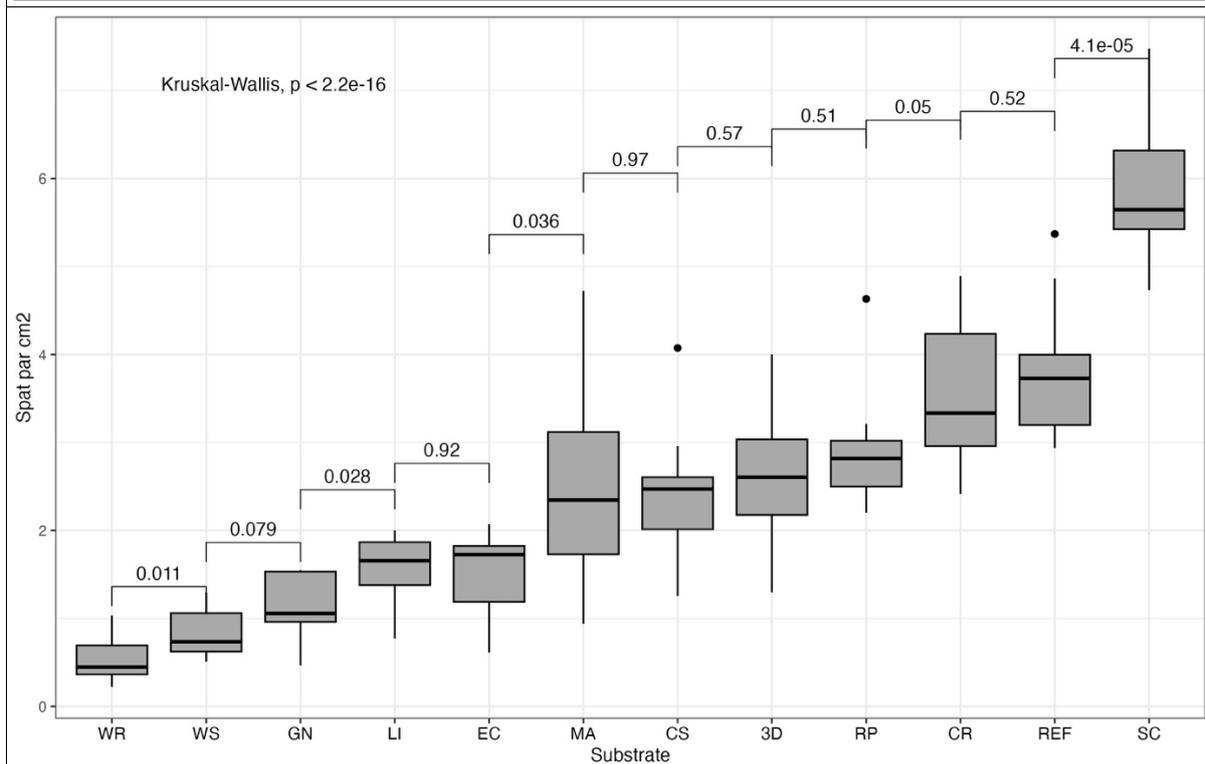


Figure 36 : Liste, composition et performance en termes d'attractivité des larves d'*Ostrea edulis* des différents matériaux utilisés dans le cadre de l'expérience N°1 menée en collaboration avec l'Université de Wageningen (WUR) dans le cadre de l'Alliance NORA.

Pour la seconde expérience, les performances sont moindres. Le matériau de référence (REF) reste le meilleur matériau de cette expérience, il permet de comparer ces nouveaux résultats par rapport à ceux de la première expérience. Les matériaux en ciment romain enrichis ou non en calcaire (C et CACC) présentent des valeurs intermédiaires autour de 2 naissains par  $\text{cm}^2$ . Une amélioration de leur performance pourrait être obtenue en augmentant la part de poudre de coquille d'huitre dans la composition. Ils pourraient alors devenir des matériaux de choix en restauration, compte tenu de la composition naturelle et de la faible empreinte carbone du ciment romain. En revanche, tous les autres matériaux obtenus par l'ajout d'additifs ou de fibres dans le ciment romain (Alginate, Byssus) ne présentent pas d'intérêt au même titre que des liants biosourcés (Colophane, Cire d'Abeille).

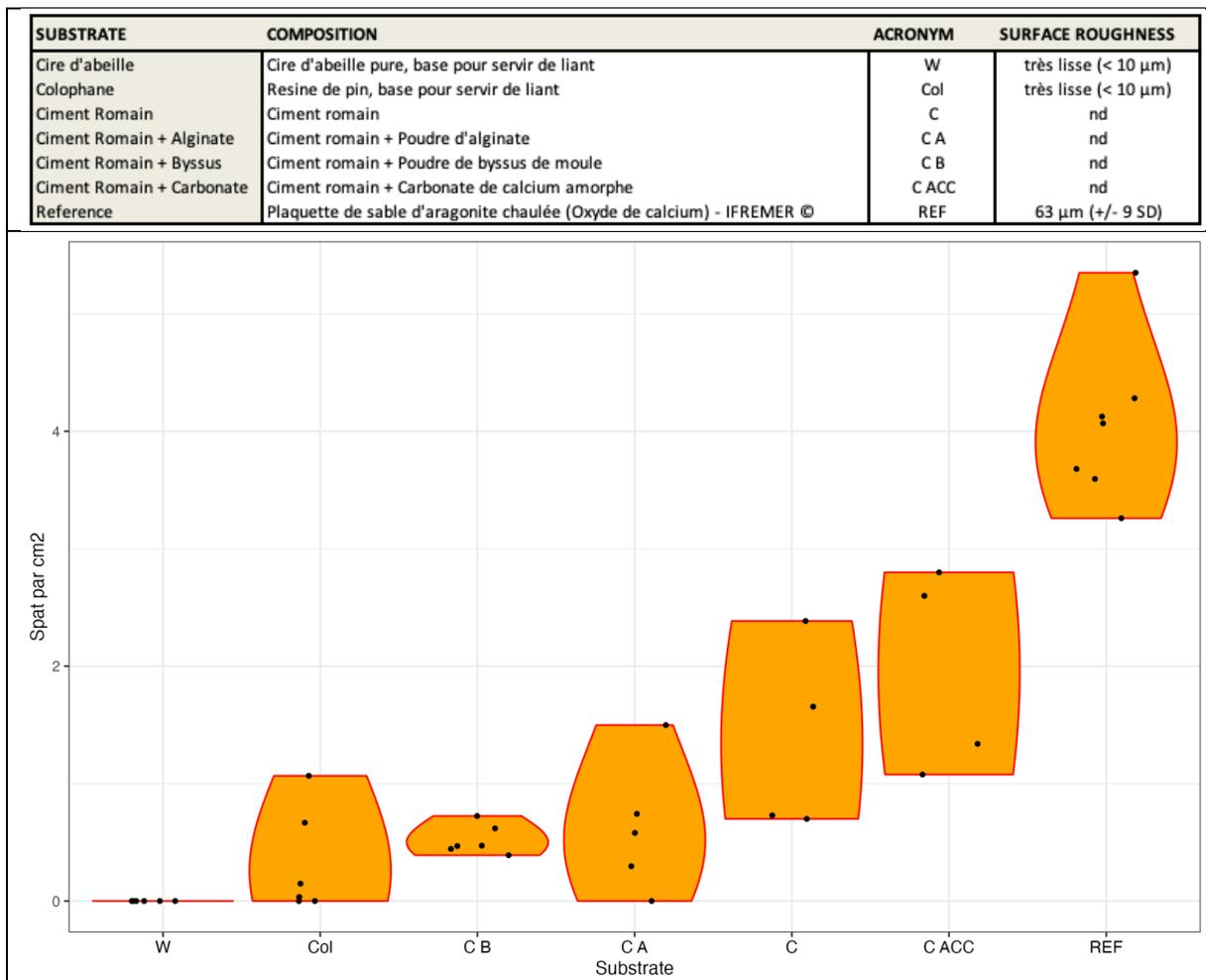


Figure 37 : Liste, composition et performance en termes d'attractivité des larves d'*Ostrea edulis* des différents matériaux utilisés dans le cadre de l'expérimentation n°2 menée en collaboration avec le laboratoire de Chimie de la Matière Condensée de Paris (LCMCP - UMR 7574 Sorbonne Université, CNRS, Collège de France).

#### 2.4.2.4 Bilan provisoire

Le Tableau 10 reprend et compare les matériaux testés ces dernières années dans le cadre des projets REEFORST et FOREVER en ne reprenant que les matériaux qui sont de bons candidats pour être rapidement intégrés dans des processus de fabrication de modules de restauration. Ce tableau rappelle aussi, à titre de comparaison, la gamme des valeurs de référence obtenues par le standard servant de suivis scientifiques à l'Ifremer (Plaquette de sable d'aragonite chaulée) et mis en œuvre depuis une dizaine d'années.

Il rappelle les très bonnes valeurs obtenues par le béton coquilliers. Ce béton sera utilisé dans la construction des éco-blocs présentés dans la suite de ce rapport. Il révèle l'intérêt de matériaux biosourcés tels que les matériaux Seacrete et Reefpaste. La Reef paste commence à être produite à échelle industrielle et vendue par BESE. Ce matériau sera utilisé dans la fabrication des éco-modules présentés dans la suite de ce rapport. Le ciment de pouzzolane, moyennant un travail d'optimisation des formulations, pourrait également être un très bon candidat pour la restauration : bien meilleur que le béton calcaire en termes d'impact environnemental et facile à produire, il pourrait être une très bonne alternative aux produits

biosourcés encore chers et/ou peu accessibles sur le marché. Ce tableau fait figurer aussi les valeurs obtenues sur des coquilles brutes de bivalves, car cela reste le meilleur matériau en termes de simplicité, qui présente un bon attrait pour les larves d'*O. edulis* et qui selon le site de restauration peut s'avérer être un matériau parfait pour de la restauration assistée.

Tableau 10 : Comparaison des densités de recrutement obtenues pour les différents types de matériaux testés sur le site expérimental du Roz dans le cadre des projet REEFOREST et FOREVER.

Matériaux	Densité de recrutement (sous conditions standardisées)	Référence
Référence scientifique Ifremer (Sable d'aragonite aggloméré et chaulé)	1-20 recrues/cm <sup>2</sup> (Plage de valeurs maximales sur 10 ans de suivis)	Ce rapport
Coquilles brutes de bivalves ( <i>O. edulis</i> , <i>C. gigas</i> , <i>M. edulis</i> )	2-3 recrues/cm <sup>2</sup>	Colsoul <i>et al.</i> (2020)
Béton calcaire coquilliers (Ciment, poudre et débris coquilliers)	6-7 recrues/cm <sup>2</sup>	Potet <i>et al.</i> (2021)
Ciment de pouzzolane (Pouzzolane, chaux)	1-3 recrues/cm <sup>2</sup>	Ce rapport
Seacrete <sup>®</sup> (Reefglue, poudre de coquille)	5-7 recrues/cm <sup>2</sup>	Ce rapport
Reefpaste <sup>®</sup> (Biopolymère, poudre de coquille)	2-3 recrues/cm <sup>2</sup>	Ce rapport

### 2.4.3 Optimisation du design

L'expérience en restauration écologique acquise au cours du projet FOREVER a pu être mise à profit directement dans le projet REEFORST. Cette expérience nous a montré les très forts atouts d'un processus méthodologique itératif de type essai-erreur : un matériau et son design 3D sont déployés *in situ*, puis s'en suit, sur une période minimale de deux ans, l'évaluation de la colonisation, de la survie, de la croissance des huîtres et du développement de la biodiversité associée. Pour mener à bien et le plus rapidement possible ce processus, et sans attendre la finalisation d'un matériau idéal (cf chapitre précédent), trois grands types de matériau, de formes et de complexités spatiales ont été mis en œuvre dès le démarrage du projet (et même avant son démarrage officiel pour gagner une année). Il s'agit respectivement des supports suivants :

- Supports cimentaires compacts (éco-bloc)
- Supports métalliques légers (éco-squelette)
- Supports bio-inspirés (éco-module)

#### 2.4.3.1 Supports cimentaires

Dans le cadre du projet FOREVER, un effort conséquent avait été consacré au développement d'un matériau cimentaire à base de poudre et de débris coquilliers permettant de construire à façon différentes structures en mortier ou béton calcaire. Réduisant l'empreinte carbone d'un ciment classique et permettant le recyclage des coquilles d'huîtres creuses issues de la consommation humaine, ce matériau cimentaire présente de réels avantages, notamment dans ses performances tridimensionnelles. Cependant dans le projet FOREVER, seuls des récifs artificiels à emprise de 1 m<sup>2</sup> au sol avaient été imaginés de façon similaire aux Reef Balls® développés Outre Atlantique et classiquement utilisés en restauration écologique aux États Unis pour *Crassostrea virginica*. Si ces récifs ont permis de démontrer la possibilité de faire revenir l'espèce *Ostrea edulis* en Europe, ils ont présenté différents inconvénients et notamment leur encombrement sur le fond associé à leur manque de sobriété dans le paysage sous-marin. Dans le cadre de REEFORST, l'idée a donc été de tester des petites structures compactes de la dizaine de centimètres de côté, appelées éco-blocs, toujours réalisés en ciment calcaire. Ce travail est le fruit d'une collaboration avec l'école d'ingénieurs en matériaux Builders à Caen (France).

Au printemps 2021, une vingtaine de structures cubiques (20x15 cm de côté) ajourés en leurs centres a été fabriquée par Builders Caen et déployée en Juillet 2021 sur un champ de 5 m<sup>2</sup> sur le site du Roz sur l'AOT expérimental de l'Ifremer dédiée à tester différentes méthodes de restauration écologique marine. Très rapidement, le ciment coquillier a été colonisé en surface par des jeunes post larves d'huîtres plates, à raison de plusieurs individus par cm<sup>2</sup>. Ces huîtres se sont développées progressivement pour atteindre une taille de 5 à 6 cm en juillet 2023, deux ans après le déploiement (Figure 38). Sur ces structures très compactes, aucune prédation par la daurade n'a été constatée, celle-ci ne s'attaquant qu'à des huîtres isolées non agrégées. Par contre, le contact direct des éco-blocs avec le fond a favorisé la prédation par le bigorneau perceur. Sans un nettoyage régulier mené par l'équipe de plongeurs scientifiques, la prédation aurait probablement décimé une bonne partie de la population (cf chapitre précédent). En outre, il convient également de noter que la niche ajourée aménagée au milieu de l'éco-bloc a quant à elle été colonisée par des pétoncles noirs, espèce en fort déclin en rade de Brest et faisant l'objet d'une attention particulière de restauration dans le cadre du projet MASCOET financé par France Filière Pêche.



Figure 38 : Mise en œuvre d'un champ d'éco-blocs (n=20) sur le site pilote du Roz en rade de Brest en juillet 2021 et suivi ultérieur de la colonisation en huitres et biodiversité associée (photos : © M. Huber & S. Pouvreau/Ifremer).

L'avantage principal des éco-blocs réside dans l'utilisation de la poudre de coquilles d'huitres. Cette utilisation fournit un débouché à la filière de recyclage des coquilles issues de la consommation et pourrait réduire à terme les quantités incinérées à tort en déchetterie. Les coquilles de bivalves incinérées en France dépassent les 150 000 tonnes par an ce qui constitue une source d'émission de carbone largement évitable. En outre, le ciment est un matériau qui permet facilement la réalisation de différentes formes et qui peut être mis œuvre dans des procédés d'impression 3D. C'est également un matériau qui se colonise très rapidement en huitres plates et différents autres organismes qui profitent des structures pour se nourrir ou se cacher, dont certains emblématiques comme l'ormeau et le pétoncle. A ce titre, moyennant une optimisation de leur taille et de leur poids, les éco-blocs permettent de rapidement produire des agrégations récifales visuellement très proches de l'écosystème de référence.

Les principaux défauts des éco-blocs sont liés à leur poids défavorable à la manutention en mer, à leur encombrement sur le fond en surface cumulée et à leur mise à portée de la prédation par le bigorneau perceur. Leur poids unitaire les rend aussi très sensible à l'enfouissement en milieu sablo-vaseux, cet enfouissement pouvant vite entraîner un ralentissement de la croissance des huitres et une augmentation de leur mortalité.

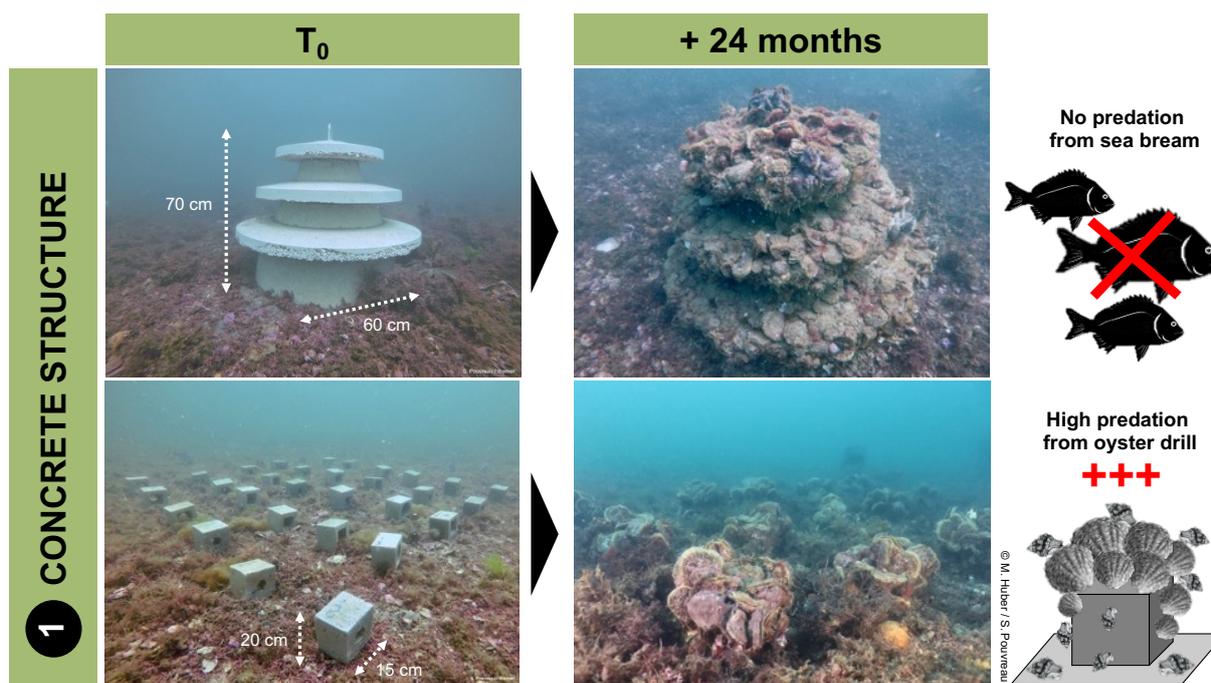


Figure 39 : Résumé illustrant les performances des matériaux cimentaires en matière de restauration de l'huître plate (photos : © M. Huber & S. Pouvreau/Ifremer).

**Préconisation à ce stade de l'étude :** Compte tenu de ces premiers éléments, l'utilisation d'éco-blocs aux dimensions adaptées semble très pertinente dans le cadre d'écosystème artificiel en zone portuaire ou en milieu éolien offshore (Figure 39). Leur utilisation en zone sensible à enjeux écologique est à proscrire tant que le matériau utilisé ne présente pas une neutralité environnementale totale et une dégradabilité rapide. En outre, si ces éco-blocs sont utilisés dans des milieux où le bigorneau perceur est présent, une vigilance régulière associée à un moyen de lutte s'impose. Une optimisation du poids par l'ajout de fibre végétale (e.g. rafle de maïs) et de vide dans la pâte cimentaire est essentielle surtout en milieu sablo-vaseux. L'impression 3D offre de vraies perspectives à ce type de matériaux.

#### 2.4.3.2 Supports métalliques

Le recours à des structures métalliques est souvent d'usage en ingénierie écologique notamment dans le cadre de la restauration des récifs coralliens, comme c'est le cas par exemple avec les Reef Stars© (Figure 40). Le matériau de base est alors le fer à béton, très bon marché et facile à usiner. Il permet la réalisation de supports de tout type répondant à différents cahiers des charges, et dont le déploiement sur le terrain est relativement aisé : barge ostréicole, plongeurs professionnels, associations de plongeurs fédéraux.

La démonstration du pouvoir attractif du fer à béton vis-à-vis du recrutement de l'huître plate ayant déjà été démontré dans le cadre du projet FOREVER en utilisant de petites structures cubiques de 50 cm de côté, il restait à tester dans le cadre du projet REEFORST la répliquabilité de la méthode et le test de différentes formes géométriques. Ce travail a été réalisé en collaboration avec SEABOOST, bureau d'étude habitué à travailler ce genre de matériaux en ingénierie écologique.



Figure 40 : Mise en œuvre des reef stars pour la restauration en milieu coralien sur des zones fortement impactées (source : <https://www.buildingcoral.com/our-solution>).

En complément des structures cubiques testés dans FOREVER, deux autres types de squelette métallique ont été déployés en juillet 2021 sur le site du Roz en rade de Brest : (1) des structures triangulaires modulaires et (2) des structures arborescentes. Ces deux types de structures sont présentées sur la Figure 40 et la dynamique de colonisation est illustrée sur la Figure 41.

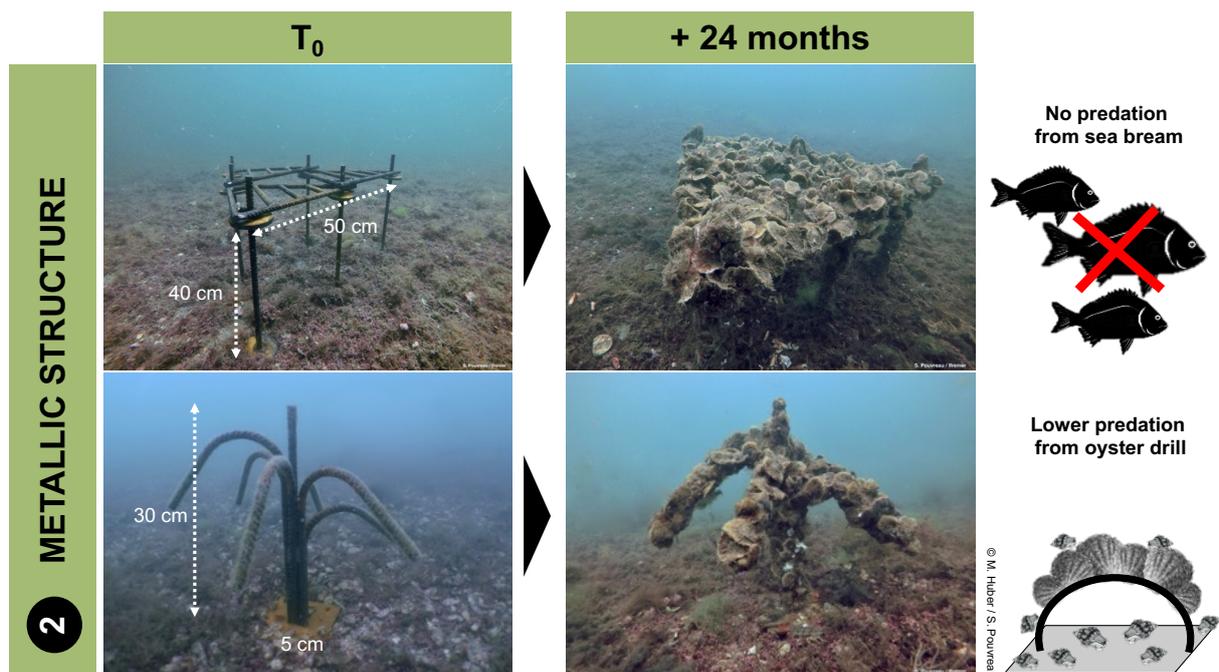


Figure 41 : Résumé illustrant les performances des matériaux métalliques en matière de restauration de l'huître plate (photos : © S. Pouvreau/Ifremer).

Les avantages principaux des matériaux métalliques résident dans leur caractère malléable, leur faible coût, leur facilité de mise et leur légèreté sur le fond. Ils peuvent vraiment permettre la réalisation de tout type de structures dans la dimension verticale comme horizontale avec une forte capacité de recouvrement spatial si besoin. Tout comme les matériaux cimentaires, c'est également un matériau qui se colonise très rapidement à la fois en huîtres plates mais également en différents autres organismes.

Pour l'instant, les éco-squelettes testés ici montrent leur très fort pouvoir de couverture horizontale avec des densités en huîtres adultes supérieures à 100 individus au mètre carré. Selon leur design, ils démontrent aussi les possibilités de colonisation sur la verticale, permettant de maintenir les individus à une certaine distance au sédiment. De plus, ils ne s'enfouissent quasiment pas. Cependant, les habitats paysagers obtenus avec ces techniques ne permettent pas totalement de reproduire des agrégations récifales caractéristiques de l'écosystème de référence (Figure 43).

Outre cet aspect, c'est clairement un matériau très favorable à l'agrégation, la croissance et la survie de l'huître plate. Pour peu que les pieds des structures en contact avec le sédiment soient régulièrement nettoyés, la présence du bigorneau perceur sur les structures y est réduite et facilement maîtrisable. Aucune prédation de daurade n'a été constatée sur la durée des observations. Enfin, le positionnement des huîtres dans la colonne d'eau favorise une croissance rapide et une survie améliorée des individus par rapport à des populations sur le fond, au moins sur le site de test.

**Préconisation à ce stade de l'étude :** *Compte tenu de ces premiers éléments, de leur facilité de mise en œuvre et leur fort pouvoir de couverture, leur utilisation semble très pertinente dans le cadre d'une réhabilitation d'écosystème huitrier. Ce type de structure peut effectivement permettre de large couverture horizontale à bas coût et faible technicité. Le matériau est disponible aisément et son usinage peut être fait localement sans forte technicité. En revanche, un effort doit être consenti afin de permettre une parfaite intégration dans le paysage sous-marin, l'utilisation de structures imposantes rendant délicat une mise en œuvre en zone sensible à enjeux écologique surtout à proximité d'un habitat particulier. En outre, une inspection régulière des structures est nécessaire pour réduire la prédation du bigorneau perceur, même si ce dernier y est statistiquement moins abondants que sur les éco-blocs. Une marge de progression existe réellement sur les éco-squelettes métalliques au moins à trois niveaux (exemple des spider-reefs, Figure 42) : (1) poursuivre le développement d'une structure manportable par un plongeur et parfaitement adaptée au recouvrement 3D et à la croissance de l'huître plate ; (2) réduire le diamètre du fer à béton (pour une dégradation plus rapide) en y associant un enduit de surface à base de calcaire pour maximiser le recrutement, qui permettrait également d'atteindre l'objectif de recyclage des coquilles d'huîtres et (3) y associer des éléments en bois progressivement putrescible (notamment les pieds ou les jointures) permettant de réduire la colonisation par le bigorneau perceur et favoriser sur le moyen terme la dégradabilité de la structure à 3-4 ans.*

Figure 42 : Exemple des spider-reefs : Structure légère manportable par un plongeur, réalisée en fer à béton et reposant sur 4 pieux en bois. Le fer à béton de la structure peut être recouverte d'un revêtement (chaux enrichie avec de la poudre de coquilles d'huîtres). Le format de la trame intérieure peut être variable surtout dans le cas de la forme carrée. En revanche, une fois les pieds en bois dégradés, cette grille métallique plane colonisée peut parfaitement recouvrir le substrat et se corroder progressivement.  
© Stéphane Pouvreau / Ifremer.

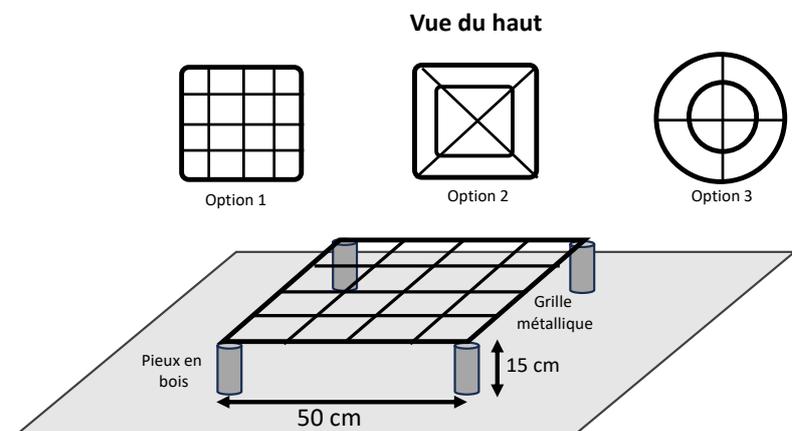




Figure 43 : Illustration de la colonisation sur des structures métalliques (photos : © M. Huber & S. Pouvreau/Ifremer).

### 2.4.3.3 Supports bio-inspirés

La mise en œuvre des supports précédents (éco-blocs en béton calcaire et éco-squelettes métalliques) démontre parfaitement la répliquabilité de la méthode de restauration initiée dans le cadre du projet FOREVER : lorsque qu'un support favorable à la fixation de la larve est déposé sur le fond au bon endroit et au bon moment, la colonisation par les larves se met en œuvre et le développement des juvéniles puis la croissance des adultes ont vite fait de recouvrir l'intégralité des structures. En outre, les premiers retours d'expérience issus de ces suivis apportent également de précieux éléments d'optimisation de la méthodologie de restauration. L'avantage de la structure métallique par rapport aux éco-blocs réside dans sa légèreté, son faible impact sur le fond et dans l'évitement de la prédation par le bigorneau perceur (espèce rampante sur le fond). A l'inverse, l'avantage des éco-blocs réside dans la possibilité de rapidement reconstituer des agrégats huitriers très proches de l'écosystème de référence ciblé sous réserve de la mise en œuvre de moyens de lutte contre le bigorneau perceur et d'une optimisation du matériau cimentaire maximisant l'utilisation d'intrants neutres sur le plan environnemental, biosourcés voire dégradables au bout de quelques années.

Tirant profit de ces retours d'expérience, une méthodologie originale est en cours de validation depuis quelques mois dans le cadre de REEFORREST. Le principe retenu est le suivant : positionner un petit collecteur compact réalisé dans un matériau très attractif pour les larves d'huîtres plates (inspiré des éco-blocs) au bout d'un piquet réalisé, à l'inverse, dans un matériau peu favorable à la fixation larvaire, biodégradable en quelques années et permettant d'éloigner provisoirement le collecteur de la prédation et des autres pressions liées au fond (inspiré des éco-squelettes). Une essence locale de bois s'avère être parfaite dans cet objectif. Une illustration schématique de cet éco-module est représentée sur la Figure 44.

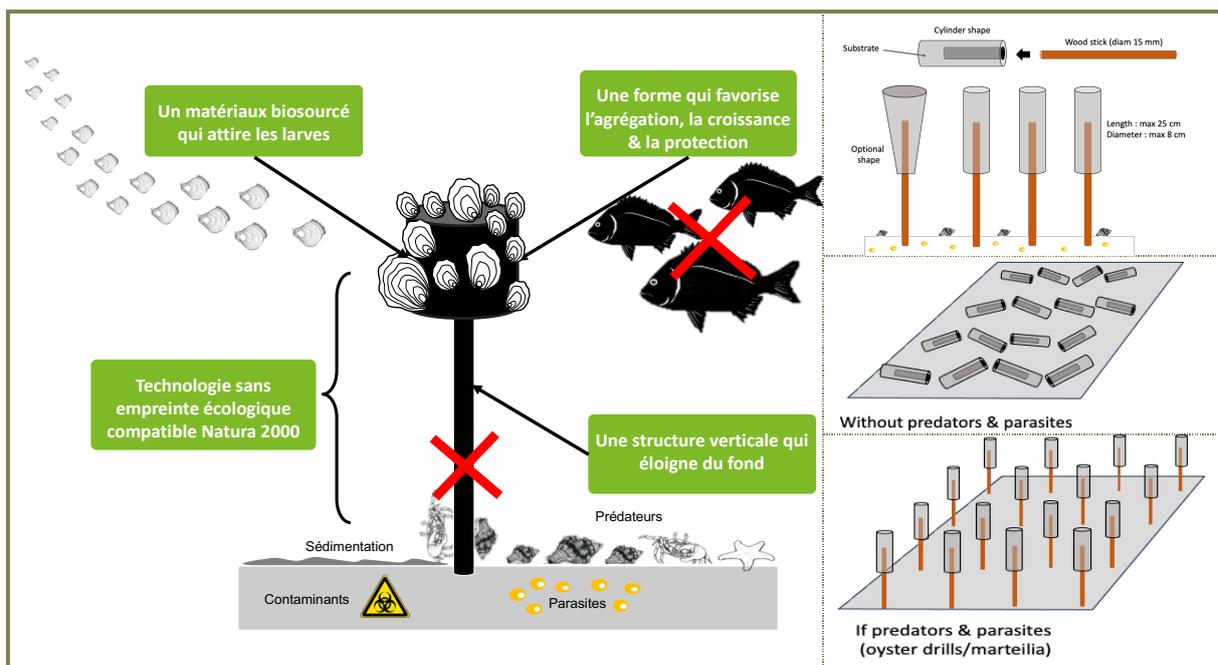


Figure 44 : Illustration de la nouvelle méthodologie proposée pour la restauration de l'huître plate et de son habitat en zone NATURA 2000.

L'éloignement du collecteur vis-à-vis du fond permet une réduction de l'exposition aux prédateurs benthiques (bigorneau perceur, crabe, étoile de mer...) mais également à d'autres pressions potentielles (contaminants du sédiment, parasites enkystés enfouis, sédimentation accrue). Il favorise donc la survie des juvéniles, mais également leur croissance en les éloignant de la couche limite réduisant les courants à proximité immédiate du fond. Comme cela a été rappelé dans la partie matériaux, le bois étant peu favorable à la fixation, il est le candidat idéal pour la réalisation du piquet. Afin de favoriser une économie locale, les essences actuellement utilisées sont le robinier faux acacia ainsi que le châtaignier. Ces deux essences se dégradent en quelques années, nous les testons sur le site de restauration du Roz depuis 1 an. Le collecteur, quant à lui, présente une forme compacte (disque, cylindre ou cube) de petite dimension (autour de 15 cm de hauteur sur 8 cm de largeur), percé en son centre pour recevoir le piquet. Trois types de matériaux (n = 20 pour chaque type de matériaux) à forte attractivité pour les larves sont en cours de test depuis quelques mois :

- Pâte cimentaire biosourcée (en collaboration avec BESE products),
- Béton écologique et biopolymères (avec collaboration avec Corail Artefact),
- Béton calcaire (en collaboration avec Builders Caen).

D'autres types de matériaux seront testés en 2024 et 2025. Les tous premiers résultats sont présentés sur les figures suivantes. Des comptages réalisés en plongée seront réalisés à l'été 2024.

Sur la durée, l'idée est que le piquet en bois se casse en se dégradant sous 3-4 ans permettant de faire tomber sur le fond le collecteur recouvert d'huîtres de 3-4 ans beaucoup moins sensibles aux bigorneaux perceurs. En outre, ce collecteur peut aussi se dégrader sur une durée similaire, la cohésion établie par les huîtres suffisant à maintenir une structure agrégée. Sous ces conditions, et planté à raison d'un éco-module par m<sup>2</sup>, l'habitat de référence peut être atteint sous 4-5 ans.

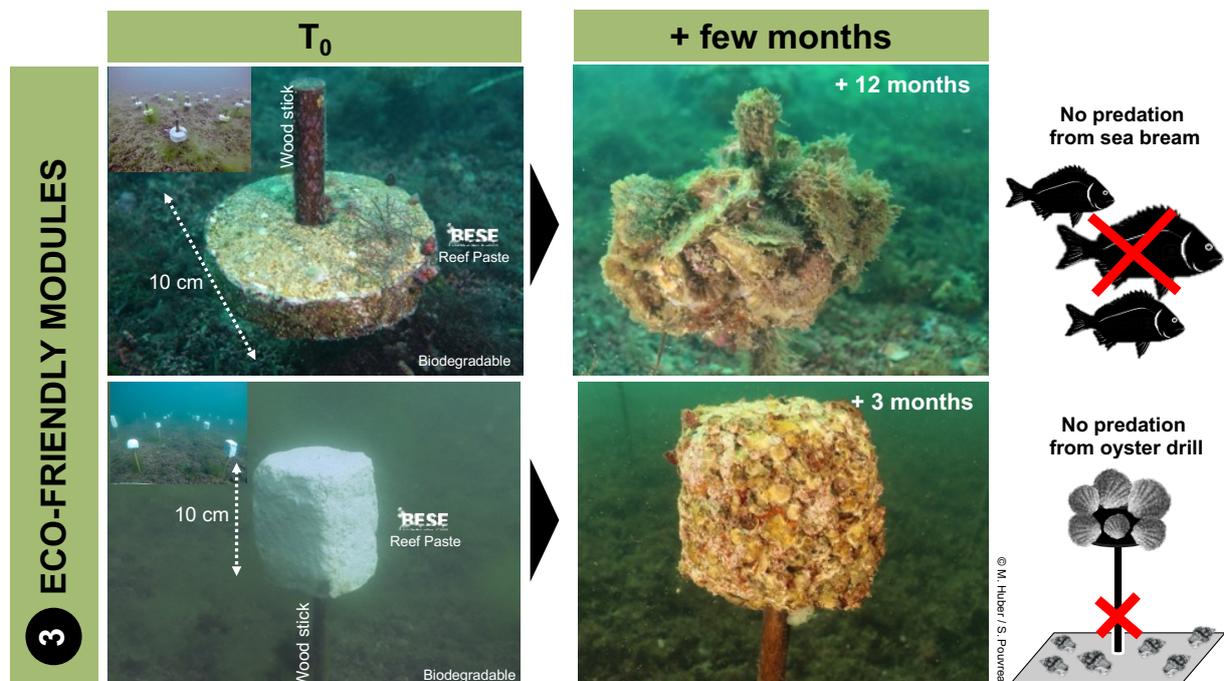


Figure 45 : Résumé illustrant les premiers essais d'éco-modules formés par l'association un collecteur attractif perché à 50 cm du fond à l'extrémité d'un piquet lisse en bois (photos : © S. Pouvreau/Ifremer). En savoir plus : <https://www.bese-products.com/projects/from-oyster-to-oyster-in-france/>



Figure 46 : Déploiement du champ d'éco-modules en juillet 2022 (Support perché en matériaux Reefpaste BESE et support au sol en béton calcaire impression 3D Builders) et illustration de la colonisation en septembre 2023. Les collecteurs ont une envergure de 10-15 cm (de la taille d'une grosse huitre plate). La densité et la croissance des huitres plates est significativement plus élevées sur les éco-modules perchés que sur les éco-modules sur le fond en raison de la prédation et de la réduction du courant au sol (© Stéphane Pouvreau / Ifremer & Alain Gastrin / Moniteur de Plongée Association ACDC).



Figure 47 : Déploiement du nouveau champ d'éco-modules en juillet 2023 (Béton calcaire avec Builders, Béton écologique et Bio polymères PHA-PLA avec Corail Artefact). Les collecteurs, de forme cylindrique, font 15 cm de haut pour 8 cm de diamètre. Photos : © Matthias Huber/Ifremer.

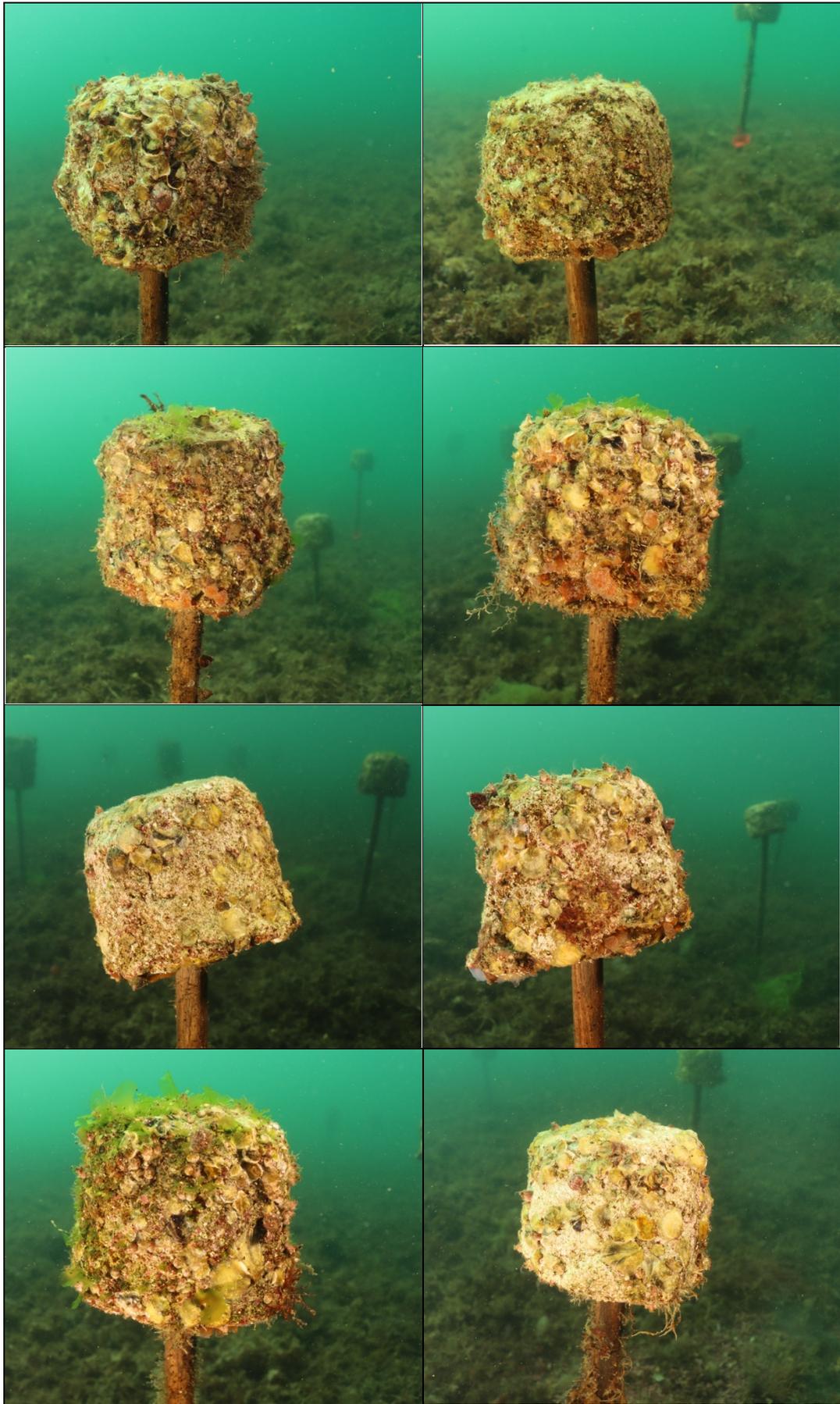


Figure 48 : Illustration de la variabilité de la colonisation sur un même type de support (éco-module BESE ReefPaste®). Les éco-modules (n°1 à 8) ont été déployés le 03 juillet 2023, les photos prises le 15 septembre 2023 (© Matthias Huber/Ifremer).

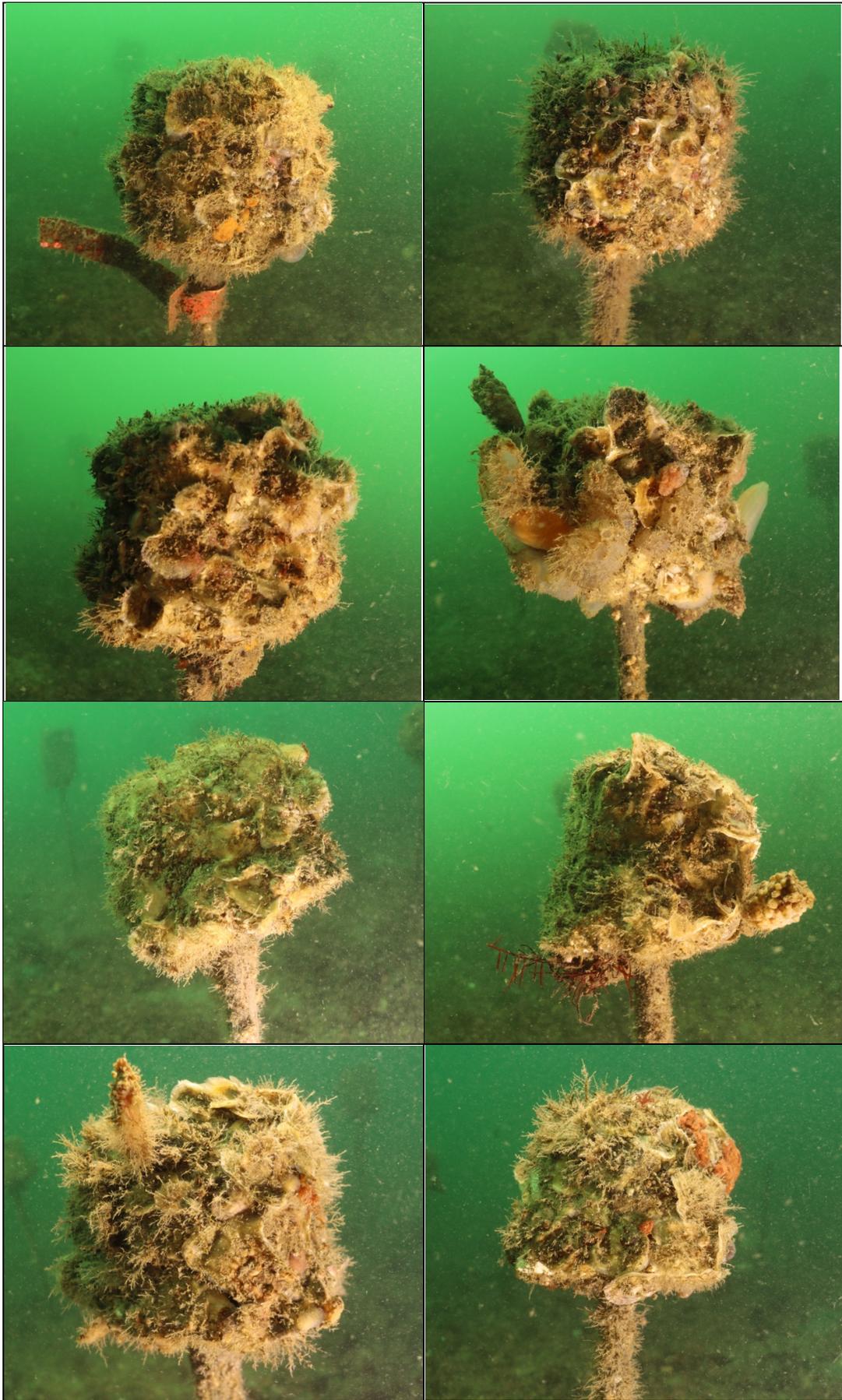


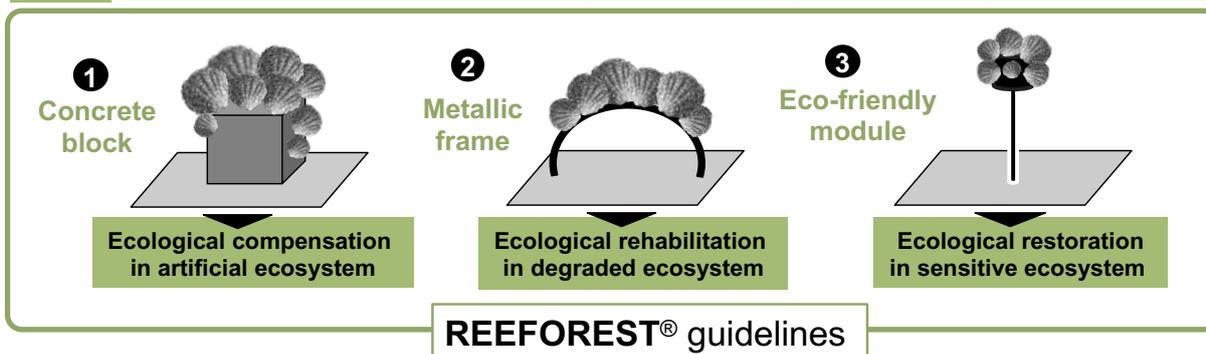
Figure 49 : Illustration de la variabilité de la colonisation sur un même type de support (éco-module BESE ReefPaste®). Les éco-modules (n°1 à 8) ont été déployés le 03 juillet 2023, les photos prises le 18 avril 2024 (© Matthias Huber/Ifremer).

## 2.4.4 Analyse comparative des différentes méthodes

Le tableau et le schéma associé ci-dessous permettent à ce stade du projet une comparaison des différentes méthodes de restauration et leur champ d'application potentielle depuis la compensation écologique en zone artificialisée à la restauration écologique *sensu stricto*. La liste des critères utilisés fait appel à des considérations biologiques (performance de fixation, de croissance, de survie, de protection...) ainsi qu'à des considérations de production (type d'intrant, coût de fabrication...) et d'opérabilité (manipulation en plongée, comportement au fond...). L'évaluation pour chacun des critères restent qualitative (6 catégories de très faible à très fort). L'analyse du tableau révèle les bonnes performances des éco-modules pour l'ensemble des critères considérés. Une structure mixte intégrant les avantages de chaque méthode reste aussi à imaginer comme l'illustre l'exemple des spider-reefs enduis d'un revêtement coquillier et/ou chaulés.

Tableau 11 : Analyse comparative des différentes méthodes de restauration de l'huître plate et leur champ d'application potentielle depuis la compensation écologique en zone artificialisée à la restauration écologique *sensu stricto*.

	Evaluation criteria	Concrete block	Metallic frame	Eco-friendly module
Biological criteria	Oyster settlement	++	++	++
	Oyster growth	+	++	++
	Biodiversity colonisation	++	+	++
	Low environmental footprint	-	+	+++
	Vertical relief	++	++	++
	Seascape harmony (↔ other habitats)	-	-	++
	Reference ecosystem (clump, density...)	+	--	++
	Predators protection (sea bream)	++	++	++
	Predators protection (oyster drill)	---	+	+++
Production criteria	Bio-inspiration	+	-	++
	Bio-degradable	--	-	++
	Bio-sourced	+	-	++
	Shell recycling	+++	-	+++
	Low cost, Local production	-	++	+
Operating criteria	Covering capacity	-	+++	+
	Low risk of burying	-	++	++
	Stability , Resilience	+++	++	-
	Easy handling, Light enough	-	+	++
	Transferability	-	++	++



Dans l'état d'avancement de l'action REEFOREST, la méthode utilisant des supports bio-inspirés est celle qui semble plus prometteuse. Le principe général de la méthode est rappelé sur le schéma ci-dessous. Actuellement différents types de matériaux pour la constitution du collecteur sont en cours d'évaluation, une stabilisation de la méthode est prévue pour 2026.

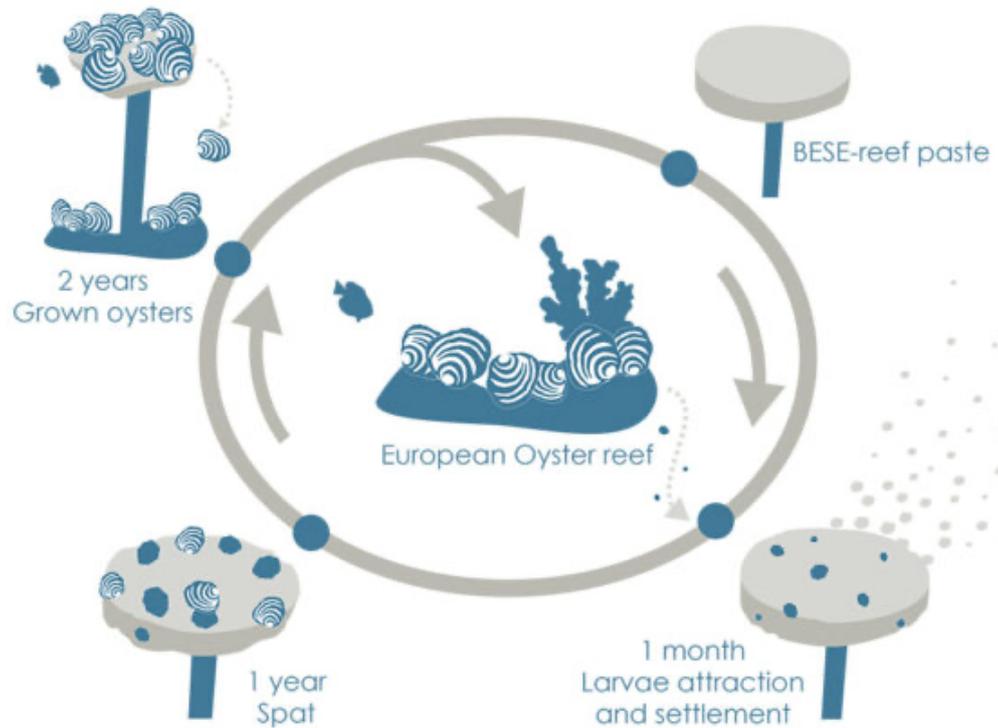


Figure 50 : Illustration schématique du fonctionnement de la restauration par éco-module bio-inspirée, travail issu du projet REEFOREST et mené en collaboration avec BESE. Plus d'infos : <https://www.bese-products.com/projects/from-oyster-to-oyster-in-france/>

### 3 Évaluation des services écosystémiques potentiels

Quand ses populations sont en bonne santé, sous forte protection ou sous protocole de restauration, l'huître plate, *Ostrea edulis*, est capable de créer un habitat biogénique récifal remarquable, qui peut fournir des fonctions écologiques et des services écosystémiques directement proportionnels aux densités des colonies récifales. Parmi tous les services écosystémiques rendus par cette espèce et son habitat biogénique (refuge de biodiversité, filtration et épuration de la colonne d'eau, stabilisation du sédiment et lutte contre l'érosion, intervention dans les cycles biogéochimiques et couplage benthopélagique, production de biomasse halieutique, aquacole ou industrielle, etc.), nous proposons d'étudier dans REEFORST les deux plus importants en terme d'impact : l'offre de biodiversité et la filtration associées aux récifs d'huîtres plates.

#### 3.1 Évaluation de la biodiversité liée aux structures récifales d'huîtres plates (ES 1)

Ce travail a fait l'objet d'une publication soumise à *Restoration Ecology* en février 2024.

La biodiversité associée aux récifs d'huîtres plates peut être classée en quatre catégories en suivant les indications proposées par la NORA (e.g. zu Ermgassen et al. 2021) : (1) la faune du sédiment et substrats environnant les huîtres ; (2) l'épifaune fixée sur et à l'intérieur des coquilles d'huîtres ; (3) les organismes vagiles qui trouvent refuge dans les formations récifales et (4) les poissons et crustacés de grande taille de passage autour des récifs. Dans un premier temps, nous avons étudié l'épifaune fixée sur et à l'intérieur des coquilles d'huîtres (communément appelé épibiontes) en relation avec l'état du développement du récif. La population d'huîtres étudiée est la population résiduelle du banc du Roz (Rade de Brest) qui fait l'objet d'une restauration dans le cadre de REEFORST. La collecte des échantillons en plongée a eu lieu en avril 2023 selon les différents stades d'agrégation récifale que l'on peut observer sur site :

- Des huitres individuelles vivantes/mortes (Living/Dead ; n=19) dispersées sur le fond ;
- Des huitres en agrégats (bouquets ou Clump) présent sur le fond (Aggregate ; n=10) ;
- Des fractions plus denses issues d'un récif biogénique restauré élevé (Reef ; n=3).

Pour chaque échantillon, tous les épibiontes ont été identifiés jusqu'à l'espèce si possible. Un total remarquable de 137 espèces associées aux huîtres a ainsi été recensée (Figure 51). Cela démontre que, malgré le mauvais état général de la population encore présente, les huîtres plates hébergent toujours une biodiversité épibiotique importante. Ceci est illustré par la valeur élevée des indices de diversité de Shannon ( $H'$ ) qui varient entre 2,25 et 2,52 selon le niveau d'agrégation. Ces valeurs sont comparables à celles de la faune associée à d'autres habitats remarquables de la façade atlantique française. Ils sont supérieurs à ceux enregistrés pour les récifs de polychètes tubicoles *Lanice conchilega* ( $H'$  entre 1,55 et 1,83 (De Smet et al., 2015)) et les moulières à *Mytillus edulis* ( $H'$  entre 0,24 et 0,99, Markert et al., 2010), mais inférieur à celui des récifs de polychètes *Sabellaria alveolata* ( $H'$  entre 2,50 et 5,80, Dubois, 2014) et les champs de zostères à *Zostera marina* ( $H'$  entre 3,74 et 4,27, Pezy et al. 2019). De façon relativement similaire aux habitats cités précédemment, la faune associée à *O. edulis* est dominée par les polychètes (50 %), suivis des malacostracées (27 %) et des bivalves (7 %). Il existe une très forte dominance de certaines espèces, comme les polychètes *Polydora ciliata* ou *Syllidia armata*, peu importe le niveau d'agrégation récifale. Il est intéressant de noter que

*P. ciliata* n'a pas été trouvé parmi la faune associée à l'habitat voisin du maërl décrit par Tauran et al. (2020a).

En ce qui concerne la répartition des espèces sur les huîtres, seulement 31 espèces (22 %) sont communes à tous les types de substrats, indépendamment du niveau d'agrégation. Ces 31 espèces sont aussi les plus abondantes représentant plus de 60 % en termes d'abondance par cm<sup>2</sup>. A l'inverse, 37 espèces (27 %) se trouvent exclusivement sur des agrégats, 23 espèces (17%) sur les huitres isolées et 11 espèces (8%) sur les récifs. Ces espèces sont par contre peu abondantes et n'ont été retrouvées que sur un petit nombre d'échantillons.

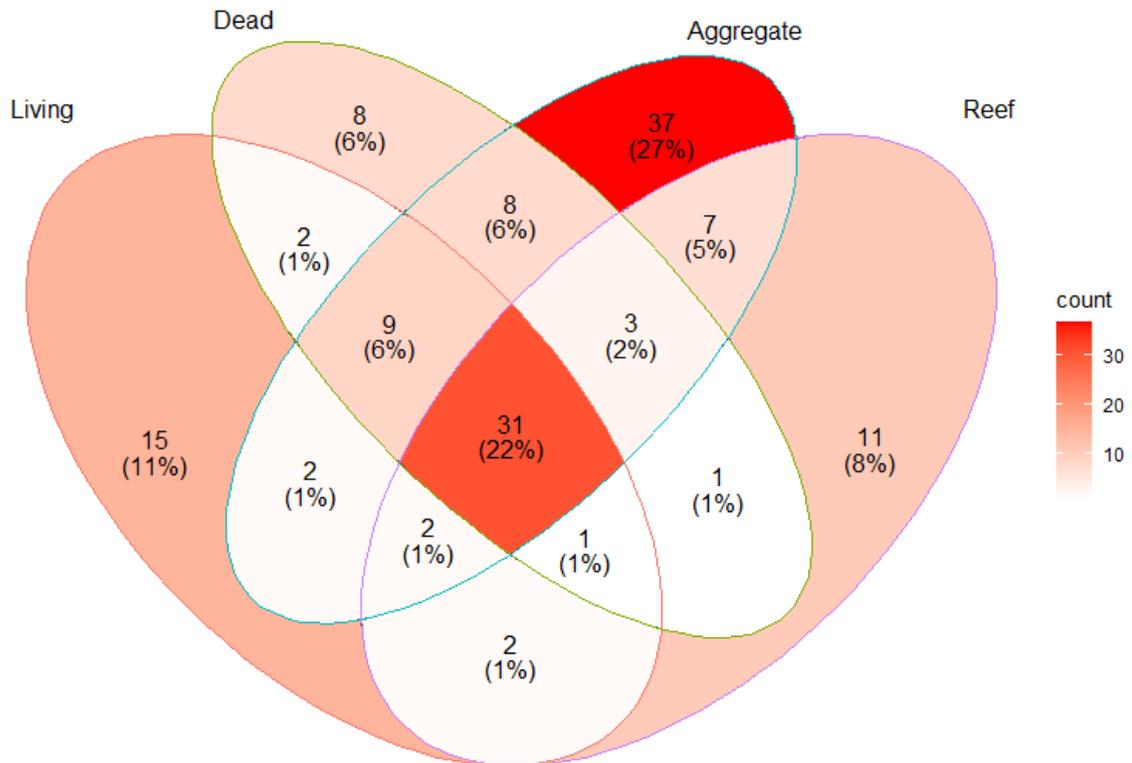


Figure 51 : Répartition des 137 espèces d'épibiontes selon le type de substrat classé selon son niveau d'agrégation : individus isolés (Living+Dead), Agrégation de quelques huîtres (Aggregate) et fraction récifale (Reef).

En ce qui concerne le lien entre les épibiontes et le niveau d'agrégation des huîtres, l'hypothèse initiale était que les colonies récifales devaient abriter une richesse et abondance d'espèces proportionnelles à leur état de développement, même rapportées à une unité standardisée de structure. Nos résultats montrent l'inverse : une fois standardisées par la surface de coquille (cm<sup>2</sup>), les valeurs montrent une diminution des indices de biodiversité avec le niveau d'agrégation, tant pour l'abondance que pour la richesse spécifique (Figure 52).

Une corrélation négative entre la richesse spécifique et la densité de l'espèce ingénier a également été observée pour l'épibiose d'autres organismes constructeurs de récifs, telles que *Sabellaria alveolata* (Dubois, 2016). L'explication pourrait être la suivante : plus la densité de l'espèce ingénier est élevée, moins les épibiontes ont la place pour s'installer. En complément, Lown et al. (2021) montre que la présence d'*O. edulis* augmente la richesse spécifique dans les sédiments jusqu'à environ 1 huître par m<sup>2</sup> mais qu'il n'y a pas d'augmentation supplémentaire pour des densités plus élevées.

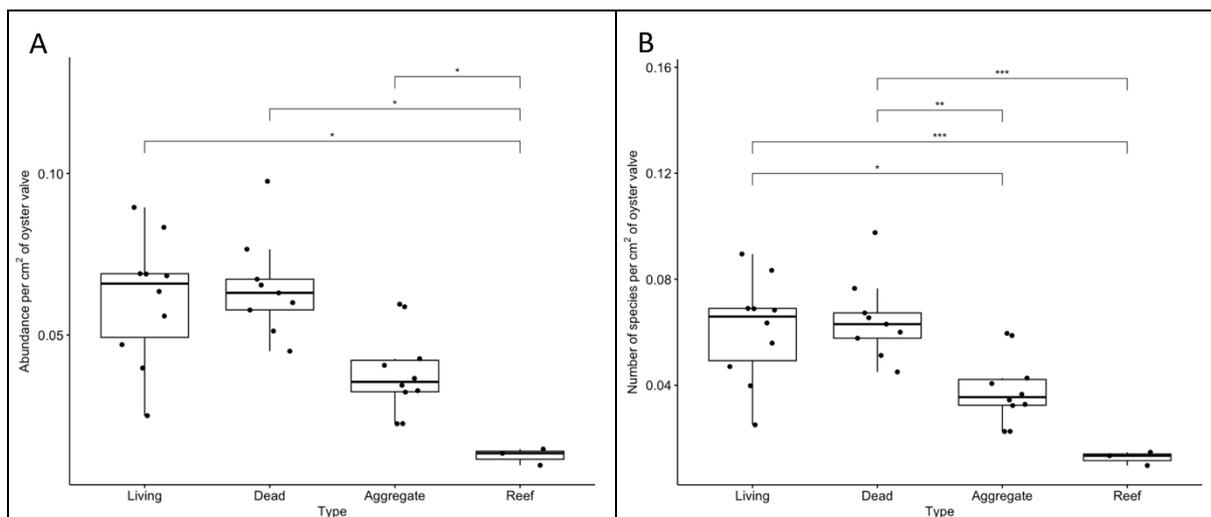


Figure 52 : Abondance (graphe A) et diversité spécifique (graphe B) selon le niveau d'agrégation d'une colonie récifale d'huîtres plates ( $p$ -value < 0.05).

Il existe bien sûr d'autres sources de variations de la biodiversité de l'épibiose autre que le simple niveau d'agrégation. L'altitude par rapport au sédiment est une cause significative de cette variation : certaines espèces inféodées aux sédiments disparaîtraient sur les crêtes récifales et inversement certaines nouvelles espèces pourraient y apparaître. Dans notre étude, les huîtres isolées reposent directement sur le fond, les agrégats permettent une remontée verticale de quelques centimètres au-dessus du fond et la structure du récif permet aux huîtres de s'élever de 30 à 40 cm.

Un autre paramètre susceptible d'avoir un effet significatif sur la colonisation des récifs est l'âge des populations d'huîtres. Bien qu'il soit difficile de dater précisément une huître, et plus encore un agrégat, une mesure précise de la taille de chaque huître permet d'estimer l'âge moyen des formations récifales à 1 ou 2 ans près. Compte tenu de la taille des huîtres isolées et des agrégats, l'âge de ces échantillons se situe probablement entre 5 et 7 ans, ce qui est au moins le double des échantillons du récif restauré âgé de 3 ans. La jeunesse des récifs peut expliquer en partie la moindre richesse et abondance des espèces observées bien que certaines études tendent à montrer une asymptote dans la colonisation d'un récif à partir de 2 ans (Dillon et al., 2015; Hemraj et al., 2022).

La saisonnalité est également source de variations de la biodiversité présente. Boudreaux et al. (2006) et Deane et al. (2015) ont observé un effet significatif de la saison d'échantillonnage sur la richesse spécifique de l'épifaune des récifs de *Crassostrea virginica*. Dans notre étude, la richesse spécifique mesurée reflète la communauté présente en début de printemps et elle pourrait être sous-estimée, les observations *in situ* réalisées en plongée montrent une augmentation des ascidies et des éponges avec le réchauffement des eaux. A l'inverse, Grall (2018) a montré que la macrofaune associée à l'habitat maërl voisin présentait très peu ou pas de variations selon les saisons et ce, sur une période d'étude de deux ans.

Indépendamment de ces sources de variations, cette première description approfondie de l'épibiose décrit une faune riche et diversifiée constituée de plus d'une centaine d'espèces différentes. Cette grande biodiversité potentiellement offerte par les récifs d'huîtres indigènes constitue une raison essentielle pour soutenir et intensifier les projets de restauration de cette espèce en Europe, notamment dans le cadre de NORA. Il est aussi nécessaire de compléter notre analyse par l'identification et la quantification de tous les autres groupes d'espèces présentés par zu Ermgassen et al. (2021) afin d'obtenir un aperçu complet de la biodiversité

associée à ces formations récifales d'*Ostrea edulis*. Disposer d'une base de données la plus complète possible en termes de biodiversité liée au récif d'huîtres plates servira de référence pour les projets de restauration. Ce suivi de la biodiversité permettra également de suivre la trajectoire du système dans le temps (Sturbois et al., 2021).

### 3.2 Évaluation de la filtration liée aux structures récifales d'huîtres plates (ES 2)

Le deuxième service écosystémique majeur apporté par un récif d'huîtres en pleine vitalité est celui lié à l'activité de filtration. Une huître plate adulte de taille moyenne filtre une centaine de litre d'eau par jour, une petite colonie récifale et son épibiose suspensivore peut donc rapidement filtrer 1 m<sup>3</sup>/jour. Le filtre branchial de l'huître permet de capturer toutes les particules supérieures à 5 µm, ce qui lui permet de rapidement épurer l'eau environnante d'une grande partie de la matière en suspension, d'éclaircir la colonne d'eau et de favoriser un réel couplage benthopélagique *via* la biodéposition. Compte tenu du lessivage accru des sols dans les bassins versants en lien avec l'activité humaine, ce service de filtration rendu par les filtreurs-suspensivores est réellement crucial au bon fonctionnement hydrobiologique en zone côtière. Actuellement, dans bons nombres d'estuaires des côtes françaises, le déclin des différentes populations de bivalves suspensivores pose la question du risque d'un réel déficit de ce service de filtration. Certes en zone supralittorale, ce service peut être largement rendu par les récifs d'huîtres creuses, dont les biomasses dépassent probablement les 500 000 tonnes juste en Bretagne. Par contre en zone infralittorale, les anciens habitats occupés par les populations d'huîtres plates dans la zone des 0-10 mètres ont été laissés pour partie vacants. Pour certaines baies, les populations invasives de crépidule ont pu prendre le relais, mais l'espèce est déclin depuis quelques temps. La perte du service de filtration apportée par ces anciennes populations d'huîtres plates reste mal estimée (Capuzzo et al., 2015) et selon l'efficacité de la restauration de cette espèce dans les années à venir, l'estimation de ce service émergent constitue un véritable enjeu prospectif. Nous nous proposons dans le projet REEFORREST de chercher à l'estimer au mieux au travers de deux approches complémentaires : par modélisation hydrodynamique (*in silico*) et par mesure expérimentale (*in vivo*).

#### 3.2.1 Évaluation du service de filtration : Approche *in silico* par modélisation

Afin d'évaluer l'activité de filtration d'une population théorique, nous avons développé une approche couplant les données de taux de filtration à la modélisation hydrodynamique (modèle Mars 3D e.g. Petton et al. (2020)) en utilisant quatre scénarios différents de restauration en termes de densité d'agrégats d'huîtres par m<sup>2</sup>. Le taux de filtration a été estimé pour un agrégat théorique avec sa biodiversité associée de filtreurs. L'agrégat théorique estimé en première approche est constitué de 10 huîtres adultes de 60-70 mm de longueur de coquille et d'une vingtaine de naissains d'huîtres fixés en épibiose (Figure 53). Ce choix est issu des premières données de restauration obtenues avec les éco-blocs (cf chapitre précédent) comme le montre la photo ci-dessous. Nous avons également pris en compte les principaux organismes suspensivores pouvant se fixer sur l'agrégat, à savoir le bivalve *Mimachlamys varia*, les polychètes *Spirobranchus triqueter*, *Vermiliopsis infundibulum*, *Serpula vermicularis* et le crustacé *Pisidia longicornis*. La proportion de ces épibiontes a été déterminée à partir de l'évaluation de la biodiversité qui a été menée sur la population d'huître plate du Roz. Leurs taux de filtration respectifs ont été estimés grâce à la littérature (Tableau 12).

Tableau 12 : Taux de filtration par type de suspensivores rencontrés sur les agrégats récifaux d'huîtres plates

Espèce	Densité par agrégat	Taux de filtration (l.ind <sup>-1</sup> .h <sup>-1</sup> )	Source
<i>Ostrea edulis</i> (adult)	10	$CR(T) = [0.162 + (0.072 * 1.131^T)] * 1.75^{0.622}$	Haure et al. (1998)
<i>Ostrea edulis</i> (spat)	20	$CR(T) = [0.162 + (0.072 * 1.131^T)] * 0.75^{0.622}$	Haure et al. (1998)
<i>Mimachlamys varia</i>	5.54	2.73	Hily (1991)
<i>Serpulidae</i> :		0.023	
<i>Serpula vermicularis</i>	4.5		
<i>Spirobranchus triqueter</i>	2.8		Dales (1957) & Klockner (1978)
<i>Vermiliopsis infundibulum</i>	12		
<i>Pisidia longicornis</i>	5.0	0.2045	Achituv and Pedrotti (1999)

Ces agrégats théoriques ont été ajoutés au modèle MARS 3D comme des puits de filtration à une densité de **1 agrégat par m<sup>2</sup>** et selon 4 conditions de restauration :

- État actuel de la population d'huîtres (Référence)
- Restauration d'un champ de 300 m<sup>2</sup> (condition 1, champ pilote de démonstration)
- Restauration d'un champ de 18 000 m<sup>2</sup> (condition 2, chantier réaliste de restauration)
- Restauration de la moitié de la baie de Daoulas (condition 3, avant la surexploitation)
- Restauration de l'ensemble de la baie (condition 4, état pristine)

Chaque simulation du modèle hydrodynamique a été réalisée avec les forçages météorologiques de l'année 2014. En utilisant la turbidité comme variable de sortie du modèle, un taux de déplétion dans chaque maille du modèle a été calculé comme le rapport entre la turbidité dans la condition de restauration (condition 1 à 4) et la condition de référence (REF) conduisant à un **effet de déplétion de 0 à 100 %** selon les conditions et les mailles du modèle (Figure 54).



Figure 53 : Exemple d'un agrégat "moyen" observé en baie de Daoulas sur le site expérimental du Roz et obtenu en restauration en utilisant la méthode des écoblocs. On y observe plus d'une dizaine d'huîtres agrégées de différentes tailles (Photo : © Matthias Huber / Ifremer)

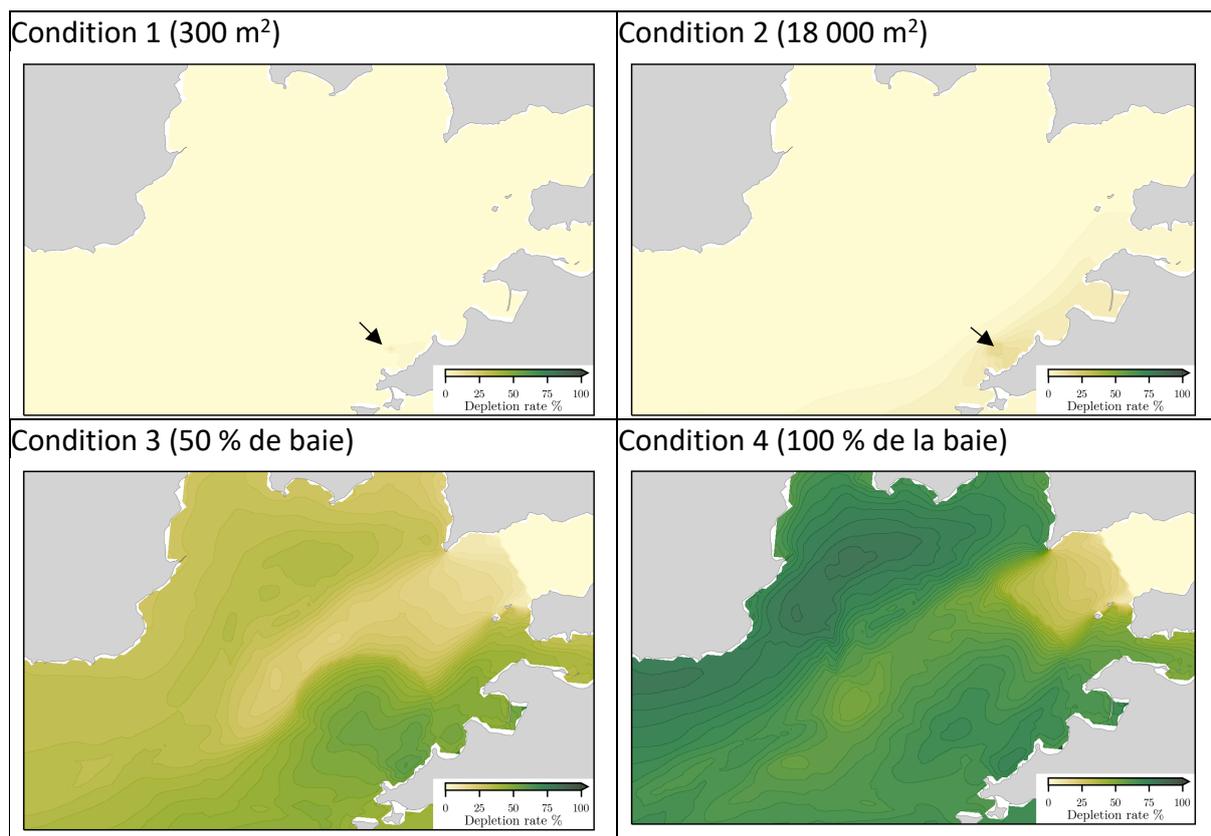


Figure 54 : Panache de déplétion moyenne dans la baie de Daoulas sur la période de 21/03/2014 à 31/03/2014 selon les différents scénarios de restauration écologique de la population d’huitres plates. Le niveau de déplétion est calculé par rapport à la référence actuelle (très faible densité d’huitres plates). Pour les conditions 1 et 2, le champ de restauration est indiqué par la flèche noire.

Nos résultats démontrent l’effet important de déplétion que pourrait avoir les populations d’huîtres sur la charge de matière en suspension selon le niveau de restauration envisagée. En effet, le simple fait de ne restaurer que 300 m<sup>2</sup> (condition 1) à une densité de 1 agrégat/m<sup>2</sup> augmente déjà localement la déplétion dans les couches inférieures et moyennes de la colonne d’eau et dans un périmètre de plusieurs milliers de m<sup>2</sup> autour du site de restauration. Ce premier scénario de restauration est prévu d’ici 2 à 3 ans dans le cadre du projet REHPAR porté par le Comité Régional Conchylicole de Nord-Bretagne (CRCBN) en partenariat avec l’Ifremer pour la partie scientifique et le PNRA pour la gestion environnementale du site. Le scénario de restaurer plus d’un hectare montre des effets de déplétion sur tout le flanc est de la Baie de Daoulas, notamment sur le banc de Maerl exceptionnel à *lythophyllum fasciculatum*, mais également sur différents herbiers de zostères présents sur le secteur. Ce panache de déplétion de la matière en suspension pourrait avoir des effets positifs sur la vitalité de ces deux espèces. Les scénarios 3 et 4, utopistes, sont là pour illustrer les effets probables des populations d’huitres plates présentes avant le 17<sup>ème</sup> siècle (scénario 3) et avant tout impact humain (scénario 4) et se base sur des recensements historiques (Bosseboeuf 2019). Dans ces conditions, on démontre l’effet majeur du contrôle de la colonne d’eau par les filtres.

D’un point de vue pratique, le projet REHPAR financé par l’Agence de l’Eau Loire Bretagne et qui démarre en 2024 vise à démontrer la faisabilité de la restauration à une échelle pilote de quelques centaines de mètre carré. Si cette première opération de mise à l’échelle donne des

résultats satisfaisants, la restauration à l'échelle de l'hectare pourrait être envisagée notamment dans le cadre de la mise en œuvre de la Loi Européenne sur la Restauration. Ce deuxième cas de figure est illustré par la condition 2. Un tel projet pourrait constituer l'une des actions clé du contrat de baie TerraRade, qui souhaite faire de la baie de Daoulas un site pilote de restauration. Cela impliquerait l'intervention de différentes parties prenantes. De telles initiatives pluri-acteurs ont déjà été mises en œuvre dans le monde en restauration écologique : Solent Oyster en baie de Solent au Royaume-Uni ou le projet Billion Oyster dans la baie de Manhattan aux États-Unis.

Lors de l'interprétation de ces résultats, il convient de rappeler les faiblesses et les limites de ce type d'approche. L'une des simplifications majeures de cette étude concerne le traceur utilisé pour les simulations. Nous avons choisi d'utiliser un traceur « inerte » qui donc ne prend donc pas en compte la production primaire. Dans des modèles plus complexes, comme celui utilisé par Guyondet et al. (2015), la concentration en phytoplancton est la variable de sortie et donc un modèle de production primaire est ajouté. On peut également envisager d'intégrer des processus biologiques pour les populations de coquillages en utilisant un modèle de « Dynamic Energy Budget » (DEB) combiné à d'autres effets tels que la prédation (Yurek et al., 2021). Cependant, ces améliorations augmentent considérablement les efforts de recherche et les temps de calcul et devraient donc être mises en œuvre uniquement si le modèle le plus simple est validé mais insuffisant. La validation d'un tel modèle peut être effectuée par un suivi *in situ* de la turbidité et de la fluorescence en amont et aval du champ de restauration et ce à plusieurs échelles géographiques. Des outils de mesures *in situ* restent à développer et à tester dans le cadre de REEFOREST, et c'est l'objet de la partie suivante.

### 3.2.2 Évaluation du service de filtration : Approche *in vivo* expérimentale

Afin d'affiner l'étude de ce service essentiel de filtration apporté par les formations récifales d'huitres plates, une approche expérimentale *in vivo* est prévue à compter de l'été 2024. Son principe est de mesurer *in situ* la filtration d'une population d'huitres restaurées de densité connue grâce à la mise en place d'un jeu de sondes multi-paramètres de type ECO FLNTU (© Sea-Bird Scientific). Ces sondes permettent de suivre à haute fréquence la concentration en phytoplancton (mesure de fluorescence dans le spectre d'émission de la chlorophylle *a*) ainsi que la turbidité liée à la matière en suspension dans la colonne d'eau. Associées à un courantomètre et positionnées en amont, en aval et sur les côtés de la population d'huitres, ces sondes permettront de mesurer les phénomènes de déplétion dans la couche de fond en fonction du courant. Ce plan d'expérience est illustré sur la figure ci-dessous.

Afin de pouvoir mesurer un signal entre l'amont et l'aval, la population d'huitres aura une densité assez forte (> 100 individus/m<sup>2</sup>). Cette densité et la macro-faune associée seront évaluées régulièrement par photogrammétrie.

De premiers tests vont être réalisés courant juin 2024, puis une série de mesure sera effectuée tout au long de l'été 2024. Selon l'intérêt de ces premiers résultats, il est envisagé de mettre en place ce type de mesure sur un cycle annuel à partir de 2025.

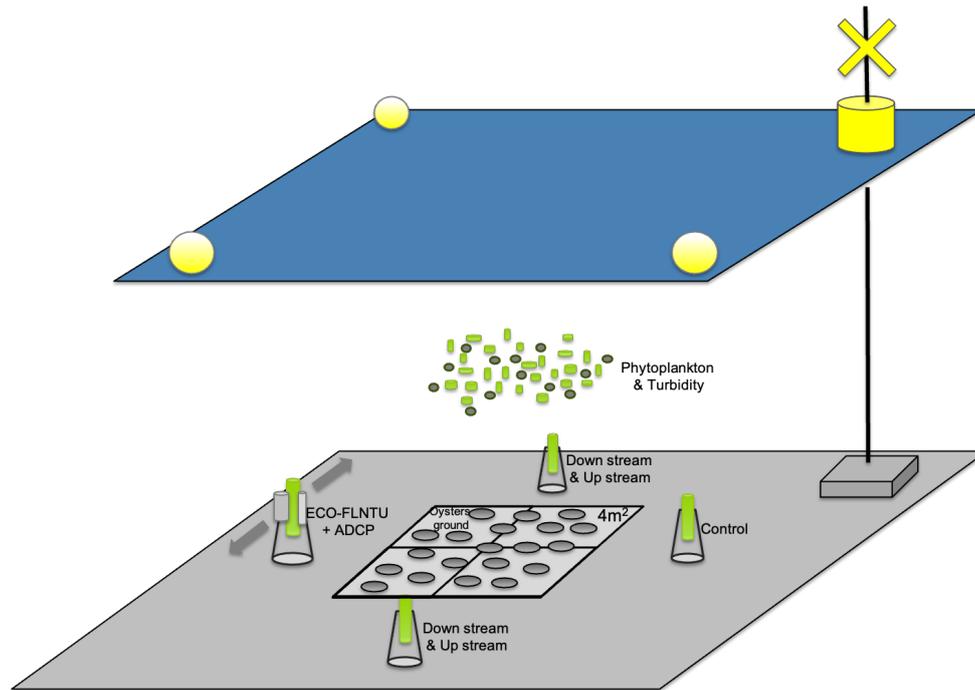


Figure 55 : Illustration schématique du plan d'expérience in situ permettant de mesurer la déplétion en phytoplancton et matière en suspension d'une population d'huître.

### 3.3 Interaction avec l'habitat environnant

Le retour de l'huître plate en densité plus élevée sur ce secteur où elle a été particulièrement pêchée du 17 au 19<sup>ème</sup> siècle pose la question de son interaction avec les habitats actuels. Le site de restauration du Roz en baie de Daoulas se situe au sein d'un champ de maërl à *Lithothamnion corallioides* en partie dégradé et à l'extrémité Sud d'un champ de maërl à *Lithophyllum fasciculatum* (maërl boule), espèce remarquable par sa rareté en Europe. Cette seconde espèce a besoin de plus de lumière pour se développer et profite donc des eaux peu profondes (0-3 m) et légèrement dessalées de la Baie de Daoulas et de l'Anse de Poulmic pour se développer. A ce titre, les excès de turbidité hivernale peuvent lui être néfaste (Moreau, 2021). L'interaction entre le maërl à *Lithothamnion corallioides* et l'huître plate pose donc question, même s'il ressort des analyses historiques que ces deux habitats co-existent depuis toujours.

#### 3.3.1 Comparaison de la biodiversité hébergée par les deux habitats

L'huître plate et le maërl sont toutes deux des espèces ingénieurs qui construisent des habitats biogéniques abritant une certaine biodiversité. Il nous est paru intéressant de comparer la biodiversité hébergée au sein des deux habitats. En ce qui concerne le maërl, deux études récentes menées à proximité du site de restauration se sont concentrées sur la macrofaune associée à cet habitat remarquable :

- Le projet IMPECAPE (2015-2017) (Evaluation des impacts écologiques engendrés par pressions physiques sur les habitats benthiques : cas de la pêche et de l'extraction) visait à mettre directement en relation des données quantitatives de pressions physiques sur les habitats benthiques avec des données biologiques échantillonnées en fonction de l'intensité de la pression. Le but était de définir précisément les étapes de dégradation des habitats benthiques face aux pressions exercées. Pour cela, un suivi

des communautés benthiques (dont celle associée au maërl) a été réalisé le long d'un gradient de pression (Grall, 2018).

- Le projet DECIDER (2016-2017) qui avait pour but de tester les hypothèses suivantes : (1) le dragage entraînerait une perte de biodiversité qui varie en fonction du niveau de pression et/ou du type d'engin ; (2) la pression de pêche et le type d'engin affecteraient la structure de l'habitat en réduisant la complexité et la vitalité du maërl ; (3) l'intensité du dragage affecterait de manière variable l'évolution temporelle sur un an de cet habitat, en fonction des niveaux de pression (Tauran et al., 2020a).

Grâce à ces projets, une liste exhaustive de macrofaune benthique associée au maërl a été établie (Grall, 2018; Tauran et al., 2020a). Au sein de cette base de données, nous avons sélectionné les zones sans pressions de pêche et sans huîtres plates afin de pouvoir comparer spécifiquement la macro-faune du maërl à celle de l'huître plate. Seuls les échantillonnages réalisés au cours du mois d'avril ont été retenus dans notre analyse de façon similaire à notre protocole réalisé pour les huîtres.

Il ressort de cette analyse que les habitats de maërl, bien qu'abritant une très grande diversité de la macrofaune, **ne partagent que 42 espèces avec les récifs d'huîtres plates**. Ainsi, uniquement 16 % des espèces identifiées se trouvent dans les deux habitats (Figure 56 et Tableau 13).

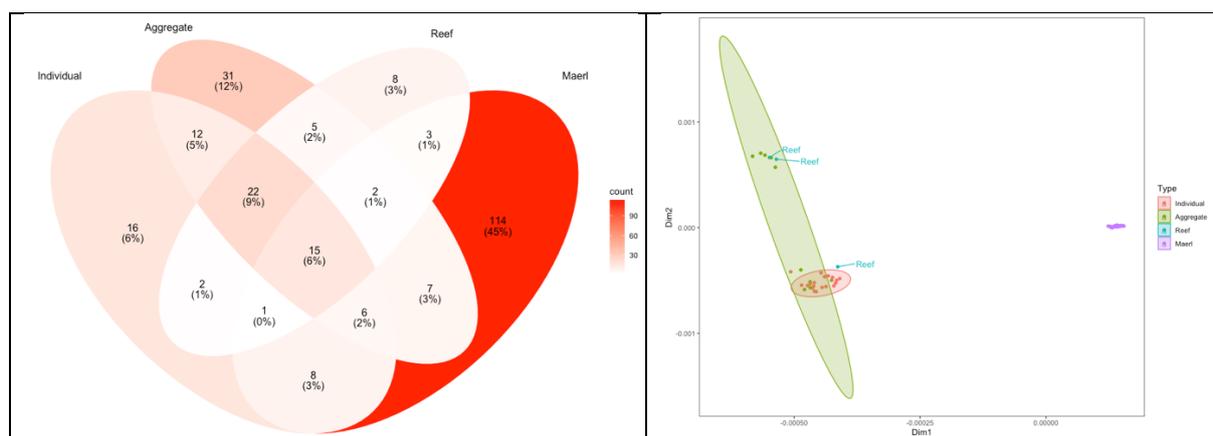


Figure 56 : La répartition des espèces d'épibiontes selon l'habitat. Comparaison entre le maërl et les différents niveaux d'agrégation des huîtres plates + Représentation de l'analyse factorielle de correspondance réalisée sur les épibiontes des différents substrats

Cette différence de biodiversité entre les deux habitats est confirmée par une analyse factorielle de correspondance (AFC) permettant une représentation visuelle des deux habitats dans le même plan, malgré les différentes unités d'échantillonnage. En effet nous distinguons clairement les habitats d'huîtres plates (avec les différents niveaux d'agrégation qui se superposent) de l'habitat de maërl.

Il convient de rappeler que les échantillonnages sur le maërl et sur les huîtres n'ont pas eu lieu la même année. Il est cependant montré dans le projet IMPECAPE que l'épibiose associée au maërl varie très peu selon les saisons et selon les zones d'étude dans les zones non-impactées par les activités de pêche. Une évaluation de l'épibiose autour et en-dessous des huîtres du banc du Roz serait néanmoins nécessaire pour valider l'applicabilité des résultats de (Grall, 2018; Tauran et al., 2020b) sur notre zone d'étude.

Tableau 13 : Liste des espèces communes trouvées entre les deux habitats

Espèces communes entre les deux habitats (maërl et huitres plates)	
<i>Anthura gracilis</i>	<i>Marphysa sanguinea</i>
<i>Athanas nitescens</i>	<i>Microdeutopus anomalus</i>
<i>Calyptraea chinensis</i>	<i>Microdeutopus versiculatus</i>
<i>Caulleriella bioculata</i>	<i>Mimachlamys varia</i>
<i>Crepidula fornicata</i>	<i>Notomastus latericeus</i>
<i>Eualus cranchii</i>	<i>Odontosyllis gibba</i>
<i>Euphrosine foliosa</i>	<i>Ophiothrix fragilis</i>
<i>Eupolymnia nebulosa</i>	<i>Paucibranchia bellii</i>
<i>Exogone naidina</i>	<i>Perrierella audouiniana</i>
<i>Galathea squamifera</i>	<i>Pilumnus hirtellus</i>
<i>Gobius niger</i>	<i>Pisidia longicornis</i>
<i>Golfingia elongata</i>	<i>Protodorvillea kefersteini</i>
<i>Hanleya hanleyi</i>	<i>Pterocirrus macroceros</i>
<i>Haplosyllis spongicola</i>	<i>Schistomeringos rudolphi</i>
<i>Harmothoe sp.</i>	<i>Serpula vermicularis</i>
<i>Harmothoe spinifera</i>	<i>Spirobranchus triqueter</i>
<i>Hexapleomera wombat</i>	<i>Styela clava</i>
<i>Liocarcinus navigator</i>	<i>Syllidia armata</i>
<i>Lysianassa ceratina</i>	<i>Syllis gracilis</i>
<i>Lysidice ninetta</i>	<i>Tanaopsis graciloides</i>
<i>Lysidice unicornis</i>	<i>Marphysa sanguinea</i>

Nous remarquons que les espèces particulièrement abondantes sur les huîtres plates, telles que *Polydora ciliata*, *Spirorbis spirorbis* ou *Platynereis dumerilii* (représentants parfois plus de 50% des épibiontes trouvées sur un échantillon d'huître plate), ne sont pas présentes sur le maërl. Cela montre davantage la différence des deux habitats de cette même zone géographique et accentue l'importance des huîtres plates dans l'augmentation de la biodiversité générale.

### 3.3.2 Évaluation de l'impact de la restauration sur l'habitat environnant : optimisation de la méthodologie

#### 3.3.2.1 Notion de suffisance taxonomique

Dans le cadre de protocole de type BACI, la biodiversité constitue l'un des principaux paramètres à suivre pour évaluer l'impact d'une action de restauration (e.g. zu Ermgassen et al., 2021). Dans la pratique et notamment dans le cas présent, compte tenu de la richesse spécifique liée aux récifs d'huitres plates et aux bancs de maerl, le suivi de l'endo-faune et de l'épi-faune est extrêmement chronophage, même en réduisant l'analyse à la seule macro-faune (> 1mm). Certaines simplifications peuvent néanmoins être introduites pour diminuer considérablement le temps d'analyse. Dans une revue sur la suffisance taxonomique, Terlizzi et al. (2003) proposent que l'identification des organismes au niveau de la famille puisse être suffisante dans certaines conditions et à des fins de surveillance répétée dans le temps. Cependant, les auteurs soulignent qu'une diminution de la résolution taxonomique n'est compatible que dans le cas d'écosystèmes bien décrits au préalable. Le principe de suffisance taxonomique a été appliqué à notre cas d'étude. Le passage du niveau de l'espèce à celui de la famille semble possible, car le nombre de familles identifiées différentes reste plutôt élevé. Il y a bien sûr une perte d'information quant à la diversité au sein des différentes communautés, avec par exemple, à l'échelle de la famille, une perte de significativité pour la différence de l'indice de diversité de Shannon entre les huitres et le maerl.

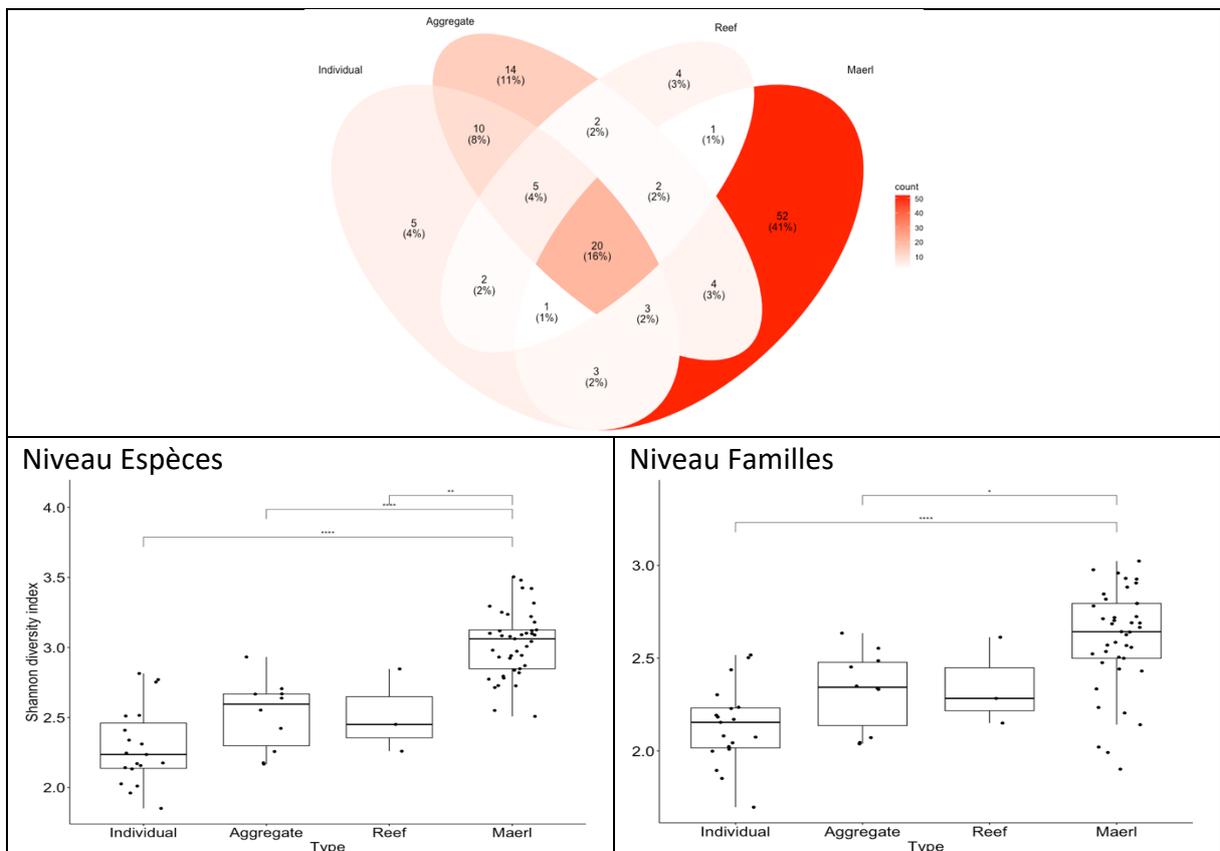


Figure 57 : Comparaison des indices de diversité de Shannon à l'échelle de l'espèce (gauche) et à l'échelle des familles (droite). Les différences sont significatives pour une p-value < 0.05. La répartition des familles d'épibiontes selon l'habitat. Comparaison entre le maerl et les différents niveaux d'agrégation des huitres plates

Nous observons que même si l'on perd de l'information en réduisant la résolution taxonomique à l'échelle de la famille, les tendances restent visibles (Figure 57). Il semble donc pertinent de réaliser une analyse taxonomique complète (jusqu'à l'espèce) au début d'un projet de restauration et ensuite réaliser le suivi à l'échelle de la famille. Cela s'accorde bien avec les analyses de taxonomie fonctionnelle, comme au sein de la famille les espèces sont très souvent classés dans les mêmes groupes. Une analyse taxonomique complète pourrait s'imposer à certains moments du projet (au moins au début et à la fin) afin de suivre précisément la trajectoire écologique de la communauté étudiée.

### 3.3.2.2 Protocole à mettre en œuvre et premiers résultats

Toujours dans la même optique de simplification méthodologique des suivis de biodiversité, un protocole a été élaboré récemment (Bizien et al., 2024) et est actuellement testé à l'OFB pour évaluer l'état de vitalité d'un banc de maerl à partir de moyens vidéos en plongée. Cette méthode présente l'avantage d'être non-destructive et surtout moins chronophage. Le protocole en plongée consiste à acquérir sur une zone donnée une dizaine de quadrats de 0,1 m<sup>2</sup> (31,6 x 31,6 cm) acquis à la résolution numérique la plus élevée possible afin de pouvoir analyser la macro-faune supérieure à 1 cm (Figure 58). Généralement l'échantillonnage se fait de façon systématique le long d'un transect ou de façon aléatoire par tirage au sein de la zone cible. L'analyse des photos se fait sous image J en utilisant une bibliothèque prévue à cet effet. Elle implique la reconnaissance de la faune et de la flore selon une bibliothèque pré-enregistrée (Bizien et al., 2004). Idéalement l'acquisition des campagnes vidéo est à faire avant, pendant et après le projet de restauration sur la zone du chantier mais également sur une zone témoin vierge de toute opération (protocole de type BACI).



Figure 58 : Exemple de deux prises de vue à haute résolution d'un quadrat de 0,1 m<sup>2</sup> permettant l'évaluation de l'état de conservation du maerl selon la méthode proposée par Bizien et al., 2004.

Cette méthodologie a été mise en œuvre par l'OFB sur le chantier REEFORREST avant le chantier de restauration en juin 2023. Elle sera poursuivie au cours du projet REEFORREST sur une fréquence annuelle. Le plan d'échantillonnage (de type BACI) est présenté sur la figure ci-dessous.

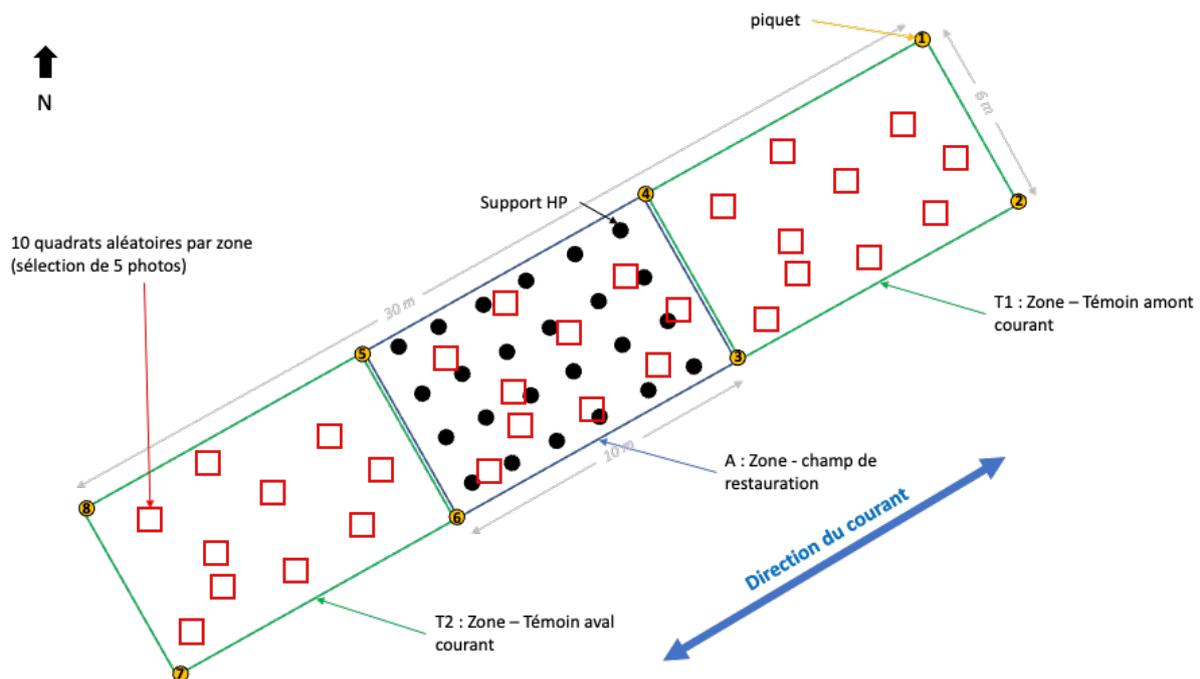


Figure 59 : Mise en œuvre du protocole BACI mené en collaboration avec l'OFB sur le site REEFORREST.

## 4 Application de la méthodologie à d'autres secteurs d'intérêts en France

L'action REEFORREST inclut un objectif d'appui scientifique aux parties prenantes ainsi que de dissémination et de médiation auprès de la société civile afin de favoriser le transfert d'échelle nécessaire à la restauration écologique. Une fois la méthodologie mise au point par le scientifique et validée par les gestionnaires de l'environnement, le transfert d'échelle est nécessaire pour accomplir l'œuvre de restauration. Ce transfert d'échelle se fait à différents niveaux et par différents moyens et inclut le passage de relais auprès des parties prenantes.

Pour initier ce transfert d'échelle, le projet REEFORREST a établi en 2 ans plusieurs types de collaborations sur le littoral français (Figure 60). Certaines de ces collaborations sont déjà concrétisées par des projets en cours ou émergents portés par d'autres laboratoires, des centres techniques, des bureaux d'études ou des associations. Respectivement ces projets sont listés ci-dessous et nous vous invitons à consulter leurs pages internet pour plus d'informations.

- **Bretagne Nord** : [REHPAR](#) (Zone Natura 2000 RDB)
- **Bretagne Sud** :
  - [CLIMAREST](#) (Zone Natura 2000 Gâvres-Quiberon)
  - [ARPROE](#) (Zone Natura 2000 Hoedic Houat)
- **Nouvelle Aquitaine** : [REFONA](#) 1 et 2 (Parcs Marins Nouvelle Aquitaine)
- **Méditerranée** : [Association 8 vies pour la planète](#) (Golfe de Fos & Etang de Berre)

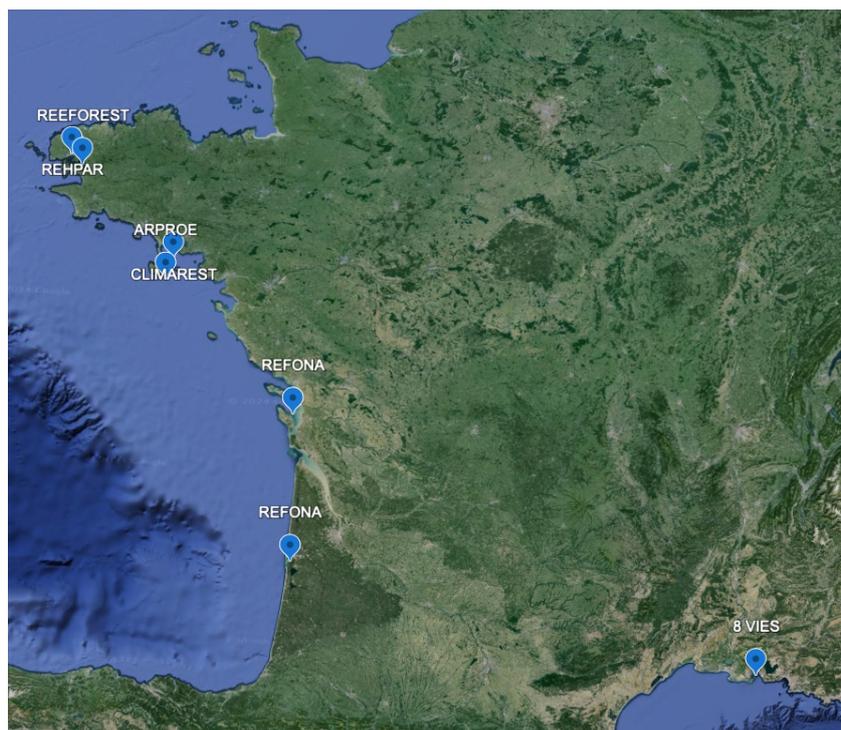


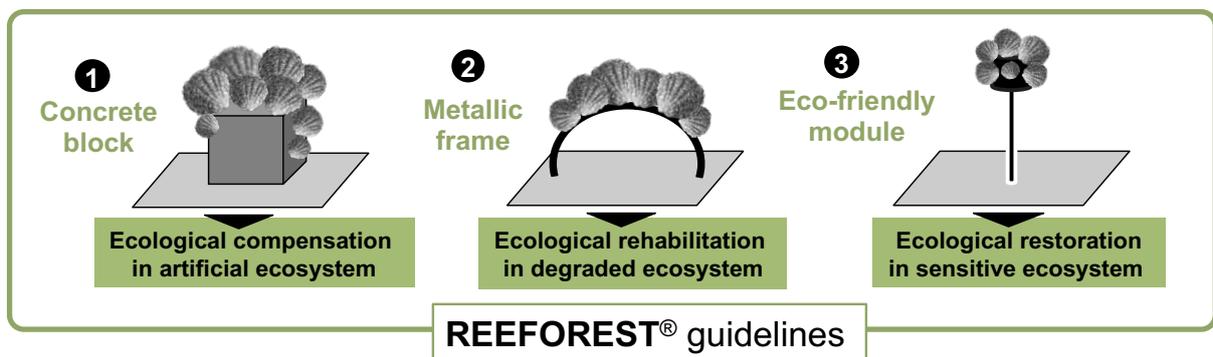
Figure 60 : Répartition géographique des projets de restauration de l’huître plate en France en interaction avec l’action REEFOREST.

## 5 Conclusion générale

En France, l’huître plate, *Ostrea edulis*, la seule huître native des côtes européennes, autrefois dominante dans la plupart des écosystèmes côtiers, ne subsiste plus que dans quelques milieux très restreints notamment en Bretagne. Ce déclin de l’espèce et la disparition de son habitat originel (l’huître) est général en Europe. Une Alliance Européenne s’est créée pour sa restauration en 2018 et depuis, plusieurs projets de restauration écologique voient le jour. En France, le projet FEAMP FOREVER (2018-2020) a dressé des bases solides en écologie de la restauration de l’espèce en démontrant notamment que la levée de certaines contraintes permet d’aider significativement au redéveloppement de l’espèce et de son habitat. La mesure prioritaire permettant de contribuer à son retour réside en un repos biologique de la population résiduelle cible (restauration passive dite naturelle) associé à la mise en œuvre sur le fond de supports biomimétiques favorables à l’espèce (restauration active dit assistée). Dans le sillage du projet FOREVER, l’Ifremer en partenariat avec l’Office Français de la Biodiversité est en charge, depuis 2022, d’une action visant d’améliorer cette méthodologie de restauration afin de guider au mieux de futurs projets de restauration : le projet REEFOREST. En travaillant sur un site pilote de restauration en France, situé en rade de Brest sur l’ancienne huître du Roz, le projet REEFOREST intègre trois actions complémentaires : (1) améliorer la méthodologie de restauration de l’huître plate et de son habitat en France ; (2) évaluer les premiers services écosystémiques produits par les populations d’huîtres plates en restauration et (3) contribuer à appliquer ces techniques de restauration à différents secteurs en France. Une vigilance particulière dans l’optimisation de cette méthodologie de restauration assistée est de veiller à ce que ces chantiers de restauration ne se fassent pas au détriment d’autres habitats naturels périphériques (e.g. bancs de maerl, herbiers de zostères). Une évaluation des interactions entre les habitats est d’ailleurs prévue, moyennant

l'établissement d'une méthodologie d'évaluation robuste. Ce rapport présente l'état d'avancement fin 2023 de chacune de ces actions.

Sur la première partie, les avancées de REEFORREST consolident de plus en plus la méthodologie de restauration de l'huître plate et de son habitat, notamment en zone sensible (Natura 2000). Basé sur le tryptique « Où, Quand et Comment restaurer », une méthodologie de plus en plus détaillée se dessine et fera l'objet d'un manuel de restauration en fin de projet. Cette méthodologie fait l'objet d'un effort important et se veut le plus opérationnel possible. A titre d'exemple, REEFORREST propose un panel de méthodes allant de la compensation écologique (e.g. en zone artificialisée) à la restauration *sensu stricto* depuis l'utilisation de blocs cimentaires pour des écosystèmes artificiels à des méthodes bio-inspirées pour les sites sensibles (Natura 2000), comme l'illustre la figure ci-dessous.



Pour la deuxième partie, les avancées de REEFORREST contribuent à une meilleure évaluation des fonctions écologiques et des principaux services écosystémiques des populations en cours de restauration, en concentrant les efforts autour de deux services importants : les services de filtration et de support de biodiversité.

Enfin pour la troisième partie, REEFORREST veille à l'application et au transfert de la méthodologie à d'autres secteurs d'intérêts en France ainsi qu'à l'articulation avec d'autres projets de restauration en France et en Europe. Actuellement les acquis de REEFORREST bénéficient à 3 projets (REHPAR, CLIMAREST, REFONA) et à deux associations (ARPROE et 8 vies pour la planète). Un effort particulier de médiation a aussi été entrepris au travers de différents supports (conférence, podcast, démonstrateur) et sera poursuivi tout au long de la vie du projet.

Pour terminer, le but de l'action REEFORREST est également de pouvoir alimenter les réflexions qui vont s'imposer dans le cadre de la mise en œuvre du Règlement Européen sur la Restauration de la Nature (**Nature Restoration Law, NRL**) proposé par la Commission Européenne le 22 juin 2022, voté en juillet 2023 et en cours de délibération par les états membres en 2024.

## 6 Références bibliographiques

- Airoidi, L., & Beck, M. W. (2007). Loss, Status and Trends for Coastal Marine Habitats of Europe. *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review*, 45, 345–405. [https://doi.org/Book\\_Do10.1201/9781420050943](https://doi.org/Book_Do10.1201/9781420050943)
- Arakawa, K. Y. (1990). Natural Spat Collecting in the Pacific Oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Mar. Behav. Physiol.*, 17, 95–128.
- Barrios-O'Neill, D., Dick, J. T. A., Emmerson, M. C., Ricciardi, A., & Macisaac, H. J. (2015). Predator-free space, functional responses and biological invasions. *Functional Ecology*, 29(3), 377–384. <https://doi.org/10.1111/1365-2435.12347>
- Beck, M. W., Brumbaugh, R. D., Airoidi, L., Carranza, A., Coen, L. D., Crawford, C., Defeo, O., Edgar, G. J., Hancock, B., Kay, M. C., Lenihan, H. S., Luckenbach, M. W., Toropova, C. L., Zhang, G., & Guo, X. (2011). Oyster Reefs at Risk and Recommendations for Conservation, Restoration, and Management. *BioScience*, 61(2), 107–116. <https://doi.org/10.1525/bio.2011.61.2.5>
- Bernard, I., Hily, C., Duchene, J., Pouvreau, S., Boudry, P., & Lazure, P. (2014). *Etude de la connectivité potentielle en rade de Brest : application au cas de l'huître plate, Ostrea edulis. Rapport FEAMP - Projet PERLE.*
- Bizien, A., Helias, M., Tauran, A., & Grall, J. (2024). *Élaboration d'un protocole visant à qualifier l'état de conservation des bancs de maerl en rade de Brest par relevés photographiques.* <https://www.calameo.com/read/007431401f9191aa1dcdd?authid=2wp6oDVMvLoa>
- Bosseboeuf, L. (2019). *Etude de la variation des ressrouces marines en rade de Brest: 1866-1963.* 77.
- Boudreaux, M. L., Jennifer L, Walters, & Linda J. (2006). Biodiversity of sessile and motile macrofauna on intertidal oyster reefs in Mosquito Lagoon, Florida. *Source: Journal of Shellfish Research*, 25(3), 1079–1089. <https://doi.org/10.2983/0730>
- Brossin, A. (2018). *Étude de la dispersion, du comportement larvaire et du recrutement de l'huître plate en rade de Brest.*
- Capuzzo, E., Stephens, D., Silva, T., Barry, J., & Forster, R. M. (2015). Decrease in water clarity of the southern and central North Sea during the 20th century. *Global Change Biology*, 21(6), 2206–2214. <https://doi.org/10.1111/gcb.12854>
- Castanos, C., Pascual, M., & Camacho, A. P. (2009). Reproductive biology of the non native oyster, *Crassostrea gigas*, as a key factor for its successul spread along the rocky shores of Northern Patagonia, Argentina. *Journal of Shellfish Research*, 28(4), 837–847.
- Chiffolleau, J.-F. (2017). *La contamination chimique sur le littoral Loire-Bretagne Résultats de 35 années de suivi du Réseau d'Observation de la Contamination Chimique. Rapport Ifremer.*
- Cochet, H. (2023). *Suivi de la reproduction de l'huître plate en baie de Quiberon : saison 2023.*
- Cognie, B., Haure, J., & Barillé, L. (2006). Spatial distribution in a temperate coastal ecosystem of the wild stock of the farmed oyster *Crassostrea gigas* (Thunberg). *Aquaculture*, 259(1–4), 249–259. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2006.05.037>
- Colsoul, B., Pouvreau, S., Di Poi, C., Pouil, S., Merk, V., Peter, C., Boersma, M., & Pogoda, B. (2020). Addressing critical limitations of oyster (*Ostrea edulis*) restoration: Identification of nature-based substrates for hatchery production and recruitment in the field. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(11), 2101–2115. <https://doi.org/10.1002/aqc.3454>

- De Smet, B., D'Hondt, A.-S., Verhelst, P., Fournier, J., Godet, L., Desroy, N., Rabaut, M., Vincx, M., & Vanaverbeke, J. (2015). Biogenic reefs affect multiple components of intertidal soft-bottom benthic assemblages: the *Lanice conchilega* case study. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, *152*, 44–55. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.11.002>
- Deane, S., Sawusdee, A., Collins, K. J., & Jensen, A. C. (2015). Epifaunal colonisation on shells of native european oysters, *Ostrea edulis*, and non-native pacific oysters, *Crassostrea gigas*. *RECIF Conference on Artificial Reefs At: University of Caen, Normandy*. <https://www.researchgate.net/publication/272818191>
- Dillon, K., Peterson, M., & May, C. (2015). Functional equivalence of constructed and natural intertidal eastern oyster reef habitats in a northern Gulf of Mexico estuary. *Marine Ecology Progress Series*, *528*, 187–203. <https://doi.org/10.3354/meps11269>
- Dubois, S. (2016). *Rôles des espèces ingénieurs dans la structure et le fonctionnement des habitats benthiques côtiers* (Issue Univ. Bretagne Occidentale).
- Gillies, C. L., McLeod, I. M., Alleway, H. K., Cook, P., Crawford, C., Creighton, C., Diggles, B., Ford, J., Hamer, P., Heller-Wagner, G., Lebrault, E., Le Port, A., Russell, K., Sheaves, M., & Warnock, B. (2018). Australian shellfish ecosystems: Past distribution, current status and future direction. *PLoS ONE*, *13*(e0190914). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190914>
- Goldberg, W. M. (2013). *The biology of Reefs and Reef Organisms*. The university of Chicago press.
- Gourault, M. (2018). *Etude des déterminants climatiques et environnementaux impliqués dans la variabilité de la reproduction et du recrutement de trois bivalves exploités en Bretagne*. Univ Bretagne Occidentale.
- Grabowski, J. H. (2004). Habitat complexity disrupts predator-prey interactions but not the trophic cascade on oyster reefs. *Ecology*, *85*(4), 995–1004. <https://doi.org/10.1890/03-0067>
- Grall, J. (2018). *Evaluation des impacts écologiques engendrés par pressions physiques sur les habitats benthiques : Cas de la pêche et de l'extraction*.
- Guérin-Ganivet, J. (1911). Gisements de Mollusques comestibles des côtes de France : la rade de Brest. *Bulletin de l'institut Océanographique*, *195*, 1–16.
- Guyondet, T., Comeau, L. A., Bacher, C., Grant, J., Rosland, R., Sonier, R., & Filgueira, R. (2015). Climate Change Influences Carrying Capacity in a Coastal Embayment Dedicated to Shellfish Aquaculture. *Estuaries and Coasts*, *38*(5), 1593–1618. <https://doi.org/10.1007/s12237-014-9899-x>
- Hemraj, D. A., Bishop, M. J., Hancock, B., Minuti, J. J., Thurstan, R. H., Zu Ermgassen, P. S. E., & Russell, B. D. (2022). Oyster reef restoration fails to recoup global historic ecosystem losses despite substantial biodiversity gain. *Science Advances*, *8*(47). <https://doi.org/10.1126/sciadv.abp8747>
- His, E. (1968). Survie du naissain de *Crassostrea angulata* Lmk et *Ostrea edulis* L. à différentes salinités. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, *32*(4), 409–412.
- Holt, T. J. ., Rees, E. I., Hawkins, S. J., & Seed, R. (1998). Biogenic reefs (Volume IX). an overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. In *Scottish Association for Marine Sciences (UK Marine SACsProject): Vol. IX* (Issue August).
- Howie, A. H., & Bishop, M. J. (2021). Contemporary Oyster Reef Restoration: Responding to a Changing World. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*(August), 1–15. <https://doi.org/10.3389/fevo.2021.689915>

- Hussenot, M., Pouvreau, S., Duchene, J., Freulon, H., Arzul, I., & Lapegue, S. (2014). Programme d'Expérimentation et de recherche sur l'huître plate *Ostrea edulis*: synthèse du projet PERLE. *Rapport de Contrat*, 25 p.
- Joubin, L. (1907). Gisements de Mollusques comestibles des côtes de France : la région d'Auray (Morbihan). *Bulletin de l'Institut Océanographique*, 89, 1–55.
- Kamermans, P., Blanco, A., van Dalen, P., Engelsma, M., Bakker, N., Jacobs, P., Dubbeldam, M., Sambade, I. M., Vera, M., & Martinez, P. (2023). *Bonamia* -free flat oyster (*Ostrea edulis* L.) seed for restoration projects: non-destructive screening of broodstock, hatchery production and test for *Bonamia* -tolerance. *Aquatic Living Resources*, 36, 11. <https://doi.org/10.1051/alr/2023005>
- Korringa, P. (1941). Experiments and observations on swarming, pelagic life and setting in the european flat oyster, *Ostrea edulis* L. *Archives Néerlandaises Des Sciences Exactes et Naturelles*, 5, 1–241.
- Laforge, D., Carré, A., Laigle, I., De Bettignies, T., Rivière, M. La, & La, M. (2024). *La restauration écologique en mer : analyse sémantique, concepts associés et stratégies d'intervention*. <https://mnhn.hal.science/mnhn-04486091v2>
- Lazure, P., & Dumas, F. (2008). An external-internal mode coupling for a 3D hydrodynamical model for applications at regional scale (MARS). *Advances in Water Resources*, 31(2), 233–250. <https://doi.org/10.1016/j.advwatres.2007.06.010>
- Lejart, M., & Hily, C. (2011). Differential response of benthic macrofauna to the formation of novel oyster reefs (*Crassostrea gigas*, Thunberg) on soft and rocky substrate in the intertidal of the Bay of Brest, France. *Journal of Sea Research*, 65(1), 84–93. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2010.07.004>
- Levasseur, O. (2006). *Histoire de l'Huitre en Bretagne* (Vol. 58). Skol Vreizh.
- Loosanoff, V. L. (1962). Gametogenesis and spawning of the European Oyster, *O. edulis*, in waters of Maine. *Biological Bulletin*, 122(1), 86–94. <https://doi.org/10.2307/1539324>
- Lown, A. E., Hepburn, L. J., Heywood, J. L., & Cameron, T. C. (2021). European native oysters and associated species richness in the presence of non-native species in a southern North Sea estuary complex. *Conservation Science and Practice*, 3(5), 1–11. <https://doi.org/10.1111/csp2.361>
- Lubet, P. (1976). Ecophysiologie de la reproduction chez les mollusques lamellibranches. *Haliotis*, 7(81), 49–55.
- Lubet, P. (1991). Reproduction des mollusques. In Barnabé (Ed.), *Bases biologiques de l'aquaculture* (Vol. 3, pp. 167–210). Lavoisier.
- Maathuis, M. A. M., Coolen, J. W. P., van der Have, T., & Kamermans, P. (2020). Factors determining the timing of swarming of European flat oyster (*Ostrea edulis* L.) larvae in the Dutch Delta area: Implications for flat oyster restoration. *Journal of Sea Research*, 156. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2019.101828>
- Mann, R. (1979). Some Biochemical and Physiological Aspects of Growth and Gametogenesis in *Crassostrea Gigas* and *Ostrea Edulis* Grown at Sustained Elevated Temperatures. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 59(1), 95–110. <https://doi.org/10.1017/S0025315400046208>
- Marteil, L. (1959). Les bancs naturels et la reproduction de l'huître plate en Morbihan. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 23(3), 287–295.
- Marteil, L. (1960). Ecologie des huitres du morbihan. *Rev. Trav. Inst. Pêches Marit.*, 24(3), 335–445.

- Martin, A., Littaye-Mariette, A., Langlade, A., & Allenou, J. (1997). Cycle de reproduction naturelle de l'huitre plate *Ostrea edulis*. In *Groupe de Travail sur la Reproduction des Mollusques Bivalves d'Aquaculture Marine: Vol. DRV/RA/RST/97-11* (IFREMER, pp. 21–33).
- Mérou, N. (2021). *Etude de l'écologie de *Marteilia refringens* et *Bonamia ostreae*, deux parasites protozoaires de l'huître plate, *Ostrea edulis**. Univ. la Rochelle.
- Moreau, E. (2021). *Etude descriptive de l'habitat de *Lithophyllum fasciculatum* en rade de Brest, une espèce de maërl rare et peu étudiée*.
- Nicolle, A., Dumas, F., Foveau, A., Foucher, E., & Thiébaud, E. (2013). Modelling larval dispersal of the king scallop (*Pecten maximus*) in the English Channel: Examples from the bay of Saint-Brieuc and the bay of Seine. *Ocean Dynamics*, 63(6), 661–678. <https://doi.org/10.1007/s10236-013-0617-1>
- North, E. W., Schlag, Z., Hood, R. R., Li, M., Zhong, L., Gross, T., & Kennedy, V. S. (2008). Vertical swimming behavior influences the dispersal of simulated oyster larvae in a coupled particle-tracking and hydrodynamic model of Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 359(Leis 2007), 99–115. <https://doi.org/10.3354/meps07317>
- Petton, S., Pouvreau, S., & Dumas, F. (2020). Intensive use of Lagrangian trajectories to quantify coastal area dispersion. *Ocean Dynamics*, 70(4). <https://doi.org/10.1007/s10236-019-01343-6>
- Pineda, J., Hare, J., & Sponaugle, S. (2007). Larval Transport and Dispersal in the Coastal Ocean and Consequences for Population Connectivity. *Oceanography*, 20(3), 22–39. <https://doi.org/10.5670/oceanog.2007.27>
- Pogoda, B. (2019). Current Status of European Oyster Decline and Restoration in Germany. *Humanities*, 8(1), 9. <https://doi.org/10.3390/h8010009>
- Ponti, M., Linares, C., Cerrano, C., Rodolfo-Metalpa, R., & Hoeksema, B. W. (2021). Editorial: Biogenic Reefs at Risk: Facing Globally Widespread Local Threats and Their Interaction With Climate Change. *Frontiers in Marine Science*, 8(November). <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.793038>
- Potet, M., Fabien, A., Chaudemanche, S., Sebaibi, N., Guillet, T., Gachelin, S., Cochet, H., Boutouil, M., & Pouvreau, S. (2021). Which concrete substrate suits you? *Ostrea edulis* larval preferences and implications for shellfish restoration in Europe. *Ecological Engineering*, 162. <https://doi.org/10.1016/j.ecoleng.2021.106159>
- Pouvreau, S. (2023). *Les huîtres, ces architectes essentiels de nos milieux côtiers : Écologie de deux espèces emblématiques, sentinelles du changement global (HDR)*.
- Pouvreau, S., Cochet, H., Bargat, F., Petton, S., Le Roy, V., Guillet, T., & Potet, M. (2021). *Current distribution of the residual flat oysters beds (*Ostrea edulis*) along the west coast of France*. <https://doi.org/https://doi.org/10.17882/79821>
- Pouvreau, S., Cochet, H., Gachelin, S., Chaudemanche, S., & Fabien, A. (2021). *Inventaire , diagnostic écologique et restauration des principaux bancs d'huîtres plates en Bretagne : le projet FOREVER*.
- Pouvreau, S., Lapègue, S., Arzul, I., & Boudry, P. (2023). Fifty years of research to counter the decline of the European flat oyster (*Ostrea edulis*): a review of French achievements and prospects towards the restoration of remaining beds and the revival of aquaculture production. *Aquatic Living Resources*, Accepted.
- Reddin, C. J., Decottignies, P., Bacouillard, L., Barillé, L., Dubois, S. F., Echappé, C., Gernez, P., Jesus, B., Méléder, V., Nätscher, P. S., Turpin, V., Zeppilli, D., Zwerschke, N., Brind'Amour, A., & Cognie, B. (2022). Extensive spatial impacts of oyster reefs on an intertidal mudflat

- community via predator facilitation. *Communications Biology*, 5(1). <https://doi.org/10.1038/s42003-022-03192-4>
- Ruiz, C., Martinez, D., Mosquera, G., Abad, M., & Sanchez, J. L. (1992). Seasonal variations in condition, reproductive activity and biochemical composition of the flat oyster, *Ostrea edulis*, from San Cibrán (Galicia, Spain). *Marine Biology*, 112, 67–74.
- Saunders, M. I., Doropoulos, C., Bayraktarov, E., Babcock, R. C., Gorman, D., Eger, A. M., Vozzo, M. L., Gillies, C. L., Vanderklift, M. A., Steven, A. D. L., Bustamante, R. H., & Silliman, B. R. (2020). Bright Spots in Coastal Marine Ecosystem Restoration. *Current Biology*, 30(24), R1500–R1510. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2020.10.056>
- Smyth, D., Kregting, L., Elsässer, B., Kennedy, R., & Roberts, D. (2016). Using particle dispersal models to assist in the conservation and recovery of the overexploited native oyster (*Ostrea edulis*) in an enclosed sea lough. *Journal of Sea Research*, 108, 50–59. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2015.12.009>
- Sturbois, A., Cormy, G., Schaal, G., Gauthier, O., Ponsero, A., Le Mao, P., Riera, P., & Desroy, N. (2021). Characterizing spatio-temporal changes in benthic communities: Taxonomic and functional trajectories of intertidal assemblages in the bay of Saint-Brieuc (English Channel). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 262(September), 107603. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2021.107603>
- Tauran, A., Dubreuil, J., Guyonnet, B., & Grall, J. (2020a). Impact of fishing gears and fishing intensities on maerl beds: An experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 533. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151472>
- Tauran, A., Dubreuil, J., Guyonnet, B., & Grall, J. (2020b). Impact of fishing gears and fishing intensities on maerl beds: An experimental approach. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 533, 151472. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151472>
- Terlizzi, A., Bevilacqua, S., Frascchetti, S., & Boero, F. (2003). Taxonomic sufficiency and the increasing insufficiency of taxonomic expertise. *Marine Pollution Bulletin*, 46(5), 556–561. [https://doi.org/10.1016/S0025-326X\(03\)00066-3](https://doi.org/10.1016/S0025-326X(03)00066-3)
- Theuerkauf, S. J., & Lipcius, R. N. (2016). Quantitative Validation of a Habitat Suitability Index for Oyster Restoration. *Frontiers in Marine Science*, 3(May), 1–9. <https://doi.org/10.3389/fmars.2016.00064>
- Thurstan, R. H., McCormick, A., Preston, J., & ... (2023). The world was our oyster: Records reveal the vast historical extent of European oyster reef ecosystems. *EcoEvoRxiv*.
- Utting, S. D., & Millican, P. F. (1997). Techniques for the hatchery conditioning of bivalve broodstocks and the subsequent effect on egg quality and larval viability. *Aquaculture*, 155(1–4), 45–54. [https://doi.org/10.1016/S0044-8486\(97\)00108-7](https://doi.org/10.1016/S0044-8486(97)00108-7)
- Utting, S. D., & Spencer, B. E. (1991). The hatchery culture of bivalve mollusc larvae and juveniles. In *Lab. Leaflet, MAFF Fish. Res* (Issue 68).
- Wilson, J. H., & Simons, J. (1985). Gametogenesis and breeding of *Ostrea edulis* on the west coast of Ireland. *Aquaculture*, 46(4), 307–321. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(85\)90109-7](https://doi.org/10.1016/0044-8486(85)90109-7)
- Yurek, S., Eaton, M. J., Lavaud, R., Laney, R. W., DeAngelis, D. L., Pine, W. E., La Peyre, M., Martin, J., Frederick, P., Wang, H., Lowe, M. R., Johnson, F., Camp, E. V., & Mordecai, R. (2021). Modeling structural mechanics of oyster reef self-organization including environmental constraints and community interactions. *Ecological Modelling*, 440, 109389. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2020.109389>
- zu Ermgassen, P. S. E., Bonačić, K., Boudry, P., Bromley, C. A., Cameron, T. C., Colsoul, B., Coolen, J. W. P., Frankić, A., Hancock, B., van der Have, T. M., Holbrook, Z., Kamermans,

P., Laugen, A. T., Nevejan, N., Pogoda, B., Pouvreau, S., Preston, J., Ranger, C. J., Sanderson, W. G., ... Sutherland, W. J. (2020). Forty questions of importance to the policy and practice of native oyster reef restoration in Europe. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 30(11), 2038–2049. <https://doi.org/10.1002/aqc.3462>