

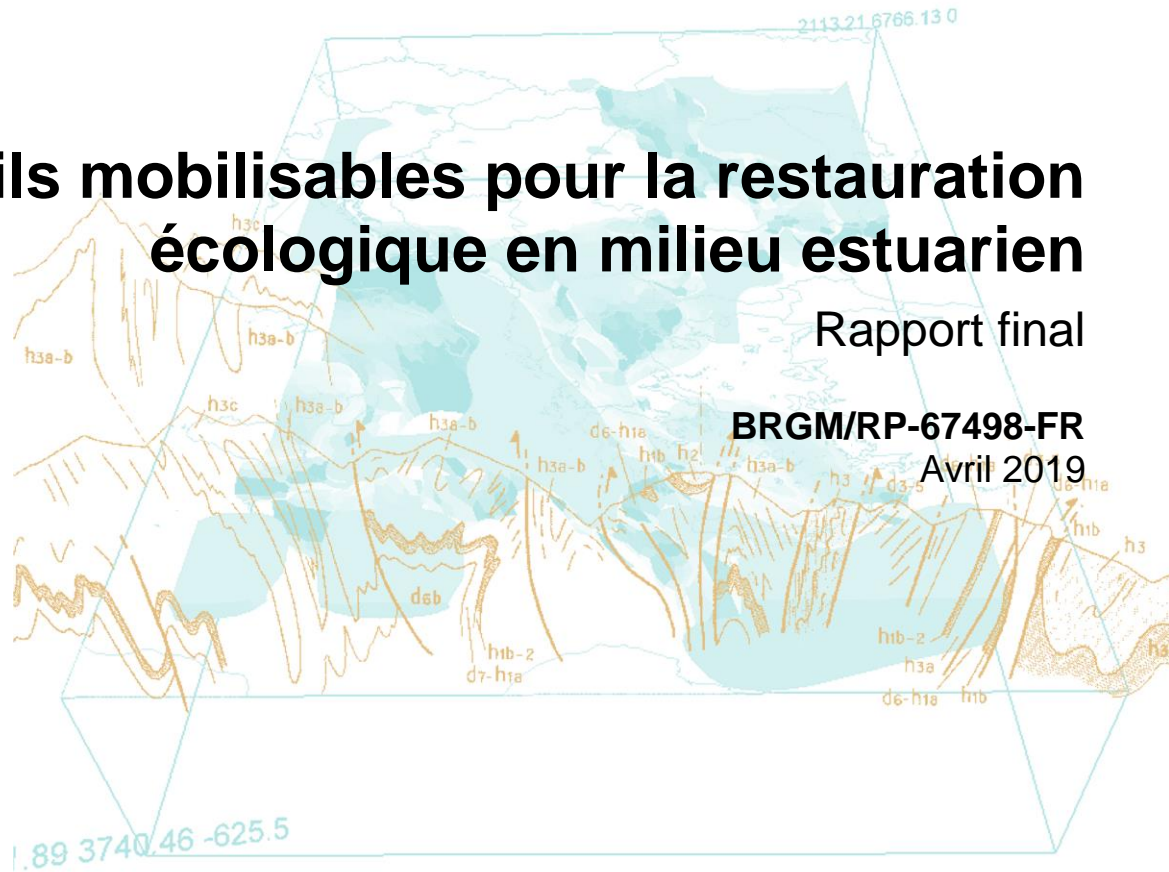


Outils mobilisables pour la restauration écologique en milieu estuarien

Rapport final

BRGM/RP-67498-FR

Avril 2019



Outils mobilisables pour la restauration écologique en milieu estuarien

Rapport final

BRGM/RP-67498-FR

Février 2019

Étude réalisée dans le cadre des opérations
de Service public du BRGM 2016-2018

C. Capderrey

Avec la collaboration de
O. Brivois, M. Akopian

Vérificateur :

Nom : Audrey Baills

Fonction : Ingénieur littoral

Date : 8 avril 2019

Signature :

Approbateur :

Nom : Oliveros Carlos

Fonction : Responsable d'unité

Date : 8 avril 2019

Signature :

Le système de management de la qualité et de l'environnement
est certifié par AFNOR selon les normes ISO 9001 et ISO 14001.

Contact : qualite@brgm.fr

Mots-clés : Restauration écologique, Estuaires, Outils, Modélisation, Fonctionnement écologique, Espèces, Connectivité, Modèles biogéochimiques, Modèles d'habitats, Modèles hydro-morpho-sédimentaires, Modèles de fonctionnement des réseaux trophiques

En bibliographie, ce rapport sera cité de la façon suivante :

Capderrey C. (2019) - Outils mobilisables pour la restauration écologique en milieu estuarien. BRGM/RP-67498-FR, 203 p., 48 fig., 8 tabl.

Synthèse

La restauration écologique est complexe à mettre en œuvre dans les estuaires notamment en raison des spécificités de ces milieux (gradients environnementaux, particularités hydrodynamiques, forte anthropisation). Ces particularités impliquent notamment des difficultés pour définir des objectifs de restauration et par conséquent des difficultés pour prédire les effets à long terme des actions de restauration. Pour venir en appui aux gestionnaires, des retours d'expérience ont été compilés depuis 2015 dans le cadre de la mission inter-estuaires (coordonnée par l'ONEMA devenu AFB) et analysés dans le but de bâtir un cadre de réflexion pour mieux définir les futurs projets de restauration. Un premier travail, paru en 2016 insistait notamment sur l'importance de considérer les liens entre les modifications appliquées à des habitats dégradés, les processus associés à ces habitats et les fonctionnalités écologiques retrouvées ou créés, et ce, dès l'étape de définition des objectifs de restauration.

Le présent rapport poursuit ce retour d'expérience et propose une réflexion structurée autour des outils de prédiction existants permettant de mieux définir des objectifs de restauration et ainsi d'anticiper le mieux possible les effets des actions à déployer. Une nouvelle analyse bibliographique de la littérature scientifique a été menée pour sélectionner les outils de modélisation en adéquation avec les problématiques de restauration les plus rencontrées (dysfonctionnements estuariens). Les outils de modélisation identifiés se distribuent entre des modèles de type biogéochimiques, des modèles hydro-morpho-sédimentaires, des modèles caractérisant les relations habitats-espèces ou encore la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques. Ces outils, structurés en réponse aux problématiques ont pour vocation :

- d'aider à établir des objectifs de restauration ;
- de permettre de poser un diagnostic de dysfonctionnement ;
- d'être utilisés dans le suivi et l'évaluation de la restauration.

En s'appuyant sur le niveau actuel de connaissances sur le fonctionnement écologique des estuaires et sur les requis de ces outils (données, compétences, coût financier, etc.), leurs limites et possibilités ont été discutées.

Ce travail permet d'établir un schéma de réflexion vers la mobilisation d'outils adaptés et de mieux comprendre en quoi certains peuvent d'ores et déjà être employés et pourquoi certains pourraient l'être à condition d'adopter une démarche orientée vers l'acquisition de connaissances et la mutualisation des compétences.

Remerciements

Valérie Foussard (Université de Rouen, UMR M2C) ; Maria Alp, Céline Le Pichon (IRSTEA Antony) ; Nathalie Niquil, Francis Orvain (Université Caen Normandie, UMR BOREA) ; Nils Teichert, Mario Lepage (IRSTEA Bordeaux) ; Jean-Michel Olivier (Université Lyon I, UMR LEHNA), Pierre Le Hir (Ifremer Plouzané), Philippe Souchu (Ifremer Nantes), Régis Le Quilic, Philippe Fera (Agence de l'eau Loire Bretagne), Christophe Minier (Université Le Havre, UMR CNRS SEBIO), Clément Bernard, Diane-Laure Sorrel (SMIDDEST), Kristell Lebot (GIP Loire-Estuaire) ; Manuel Muntoni, Stéphanie Moussard, Nicolas Bacq, Karine Gonçalves, Cédric Fisson, Jean-Philippe Lemoine (GIP Seine-Aval), Olivier Le Pape (AgroCampus Ouest), Jean Duchemin (Agence de l'eau Seine-Normandie), Daniel Guiral (IRD).

Sommaire

| | |
|--|-----------|
| 1. Pourquoi cette étude ? | 11 |
| 1.1. EN QUELQUES MOTS..... | 11 |
| 1.2. LES DIFFICULTÉS DE LA RESTAURATION | 13 |
| 1.3. A QUI S'ADRESSE CE DOCUMENT ?..... | 14 |
| 2. Terminologie utilisée | 17 |
| 2.1. RESTAURATION, REHABILITATION, (RE)CREATION D'HABITAT | 17 |
| 2.2. L'HABITAT, LES PROCESSUS ET LES FONCTIONS ECOLOGIQUES | 18 |
| 2.3. FRAGMENTATION DES HABITATS ET PERTE DE CONNECTIVITÉ | 20 |
| 2.4. LES SERVICES ECOSYSTEMIQUES..... | 20 |
| 2.5. OBJECTIF(S) DE RESTAURATION | 21 |
| 2.6. LES APPROCHES DU FONCTIONNEMENT D'UN ESTUAIRE | 22 |
| 2.6.1. Le fonctionnement biogéochimique..... | 23 |
| 2.6.2. Le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire | 24 |
| 2.6.3. Le fonctionnement support au cycle de vie des organismes estuariens | 25 |
| 2.6.4. Le fonctionnement trophique de l'estuaire..... | 26 |
| 2.7. TYPOLOGIE DES MODELES..... | 27 |
| 2.7.1. Phénomènes physiques..... | 27 |
| 2.7.2. Relations habitats-espèces | 30 |
| 2.7.3. Transferts d'énergie | 30 |
| 3. S'orienter dans le document | 31 |
| 4. Fonctionnement biogéochimique | 43 |
| 4.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES..... | 43 |
| 4.1.1. Production primaire..... | 44 |
| 4.1.2. Production secondaire | 45 |
| 4.1.3. Recyclage des nutriments (stockage et déstockage) | 46 |
| 4.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION | 48 |
| 4.2.1. Eutrophisation..... | 48 |
| 4.2.2. Hypoxie..... | 49 |
| 4.2.3. La chute de production biologique | 49 |
| 4.2.4. Les contaminants / polluants..... | 50 |
| 4.3. OUTILS BIOGÉOCHIMIQUES..... | 50 |
| 4.3.1. La base de fonctionnement des modèles biogéochimiques | 50 |

| | |
|--|------------|
| 4.3.2. Vue d'ensemble des modèles biogéochimiques « emblématiques » | 53 |
| 4.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES | 63 |
| 5. Fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire | 67 |
| 5.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES..... | 67 |
| 5.1.1. Echelle locale (dizaine-centaine de mètres)..... | 67 |
| 5.1.2. Echelle de l'estuaire..... | 73 |
| 5.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION | 73 |
| 5.3. OUTILS HYDRO-MORPHO-SÉDIMENTAIRES | 74 |
| 5.3.1. Echelle locale (dizaine-centaine de mètres)..... | 75 |
| 5.3.2. Echelle de l'estuaire..... | 89 |
| 5.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES | 96 |
| 6. Fonctionnement support au cycle de vie des espèces estuariennes | 103 |
| 6.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES..... | 103 |
| 6.1.1. La niche et les habitats | 103 |
| 6.1.2. Le rôle de l'estuaire pour différentes espèces de poissons et différents stades du cycle de vie..... | 104 |
| 6.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION | 105 |
| 6.3. OUTILS HABITATS-ESPÈCES..... | 107 |
| 6.3.1. Approche « statique » : modèles et indices d'habitat favorable | 107 |
| 6.3.2. Approche dynamique : prédire la probabilité d'atteindre les habitats favorables | 115 |
| 6.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES DES OUTILS | 121 |
| 7. Fonctionnement des réseaux trophiques | 131 |
| 7.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES..... | 131 |
| 7.1.1. La conception d'un réseau trophique | 131 |
| 7.1.2. Indicateurs du fonctionnement trophique | 132 |
| 7.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION | 137 |
| 7.3. OUTILS DES RESEAUX TROPHIQUES | 138 |
| 7.3.1. Le principe de fonctionnement du modèle / logiciel ECOPATH | 139 |
| 7.3.2. Application à des problématiques d'eutrophisation..... | 143 |
| 7.3.3. Application à des problématiques de salinité..... | 144 |
| 7.3.4. Application à des scénarios de modification de surface d'habitats | 145 |
| 7.3.5. Améliorations statistiques | 147 |
| 7.3.6. Les approches isotopiques : évaluation et suivi de la qualité trophique des habitats | 149 |
| 7.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES DES OUTILS | 150 |

| | |
|--|------------|
| 8. Conclusion..... | 153 |
| 9. Fiches descriptives des principaux outils et exemples d'applications | 157 |
| 10. Bibliographie | 175 |
| 11. Glossaire..... | 199 |

Liste des figures

| | |
|--|----|
| Figure 1 : Illustration de la démarche générale de la restauration. | 15 |
| Figure 2 : Le vocabulaire autour de la restauration et les différents états de l'écosystème (modifié d'après Elliott <i>et al.</i> , 2016)..... | 18 |
| Figure 3 : Schéma montrant les liens entre les structures des habitats, les processus s'y déroulant et les fonctions écologiques ainsi que l'articulation avec les étapes d'un projet de restauration (voir Capderrey <i>et al.</i> , 2016). | 19 |
| Figure 4 : Représentation schématique du fonctionnement biogéochimique. | 23 |
| Figure 5 : Représentation schématique du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire. | 24 |
| Figure 6 : Représentation schématique du fonctionnement soutenant le cycle de vie des espèces (par exemple, des poissons)..... | 25 |
| Figure 7 : Représentation schématique du fonctionnement trophique. | 26 |
| Figure 8 : Démarche d'orientation vers les outils. | 36 |
| Figure 9 : Principales fonctions écologiques et processus biogéochimiques sous-jacents..... | 44 |
| Figure 10 : Fonction de production primaire et processus sous-jacents. PP : producteur primaire, DSi : silice dissoute. Les flèches pleines représentent les processus liés directement à la production primaire, les flèches en pointillés représentent les processus indirectement liés à la production primaire. | 45 |
| Figure 11 : Diagramme synthétique des processus biogéochimiques modélisés dans l'estuaire par le modèle ECOMARS 3D (schéma issu du rapport final Seine Aval 5, RESET ; Garnier <i>et al.</i> , 2017). | 54 |
| Figure 12 : Illustration d'un résultat de simulation obtenu dans le cadre du projet RESET : cartographie des efflorescences maximales de dinoflagellés en Baie de Seine pour les 5 scénarios. (Schéma issu du rapport final Seine-Aval 5, RESET ; Garnier <i>et al.</i> , 2017).. | 55 |
| Figure 13 : Schéma du réseau trophique implémenté dans chaque cellule du modèle de l'estuaire de la Guadiana (Adapté de Wolanski <i>et al.</i> 2006, cité dans Elliott et Wolanski, 2016). | 56 |
| Figure 14 : Prédiction de la biomasse du phytoplancton (Chl a) le long de l'estuaire de la Guadiana pour une situation standard ("as is"), pour un doublement des concentrations en nutriments dans la rivière (N x 2), et pour l'impact additionnel avec la dégradation des marais salés (No marsh, N x 2), pour un débit fluvial de 2m ³ .s ⁻¹ . (Adapté de Wolanski <i>al et.</i> , 2006, cité dans Ben Hammadou <i>et al.</i> , 2012)..... | 57 |
| Figure 15 : Séries temporelles du débit entrant dans l'estuaire de la Guadiana pendant la saison sèche de 2003 en présence du barrage d'Alqueva, et débit prédit si le barrage n'avait pas été construit. Centre du panneau: séries temporelles des distributions prédites de la biomasse du phytoplancton dans l'estuaire de la Guadiana en 2003 (b) sans et (c) avec le barrage d'Alqueva. Bas du panneau : séries temporelles des distributions prédites de biomasse des poissons carnivores/omnivores dans l'estuaire de la Guadiana en 2003 (d) sans et (e) avec le barrage d'Alqueva. | 58 |
| Figure 16 : Schéma du réseau de réactions biogéochimiques inclus dans le modèle couplant hydrodynamique et transport (modifié d'après Vanderborght <i>et al.</i> , 2007). | 60 |

| | |
|---|-----|
| Figure 17 : Exemple des cycles biogéochimiques modélisés par le CE-QUAL-ICM (source: U.S. Army Corps of Engineers)..... | 63 |
| Figure 18 : Typographie simplifiée des zones intertidale et subtidale..... | 67 |
| Figure 19 : Modulation du piégeage sédimentaire selon la quantité de biomasse végétale (d'après Fagherazzi <i>et al.</i> , 2012). | 70 |
| Figure 20 : Schéma du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire simplifié des zones intertidales mettant en évidence les liens entre l'écologie et la géomorphologie. | 71 |
| Figure 21 : Diversité des processus de bioturbation induisant une modification de l'érodabilité des sédiments (Schéma de G. Bernard, 2013; repris par Orvain <i>et al.</i> , 2017). | 72 |
| Figure 22 : Exemple de patrons de sédimentation observés (barres) et simulés (ombres de la carte) sur la plateforme intertidale sur marais intertidal de Paulina, Estuaire de l'Escaut (Temmerman <i>et al.</i> , 2003, 2005a). | 77 |
| Figure 23 : Représentation schématique montrant les relations entre le niveau moyen de la marée haute, la biomasse et le ratio racines:tiges. (Résultats issus des études menées par Morris <i>et al.</i> , 2002 et Mudd <i>et al.</i> , 2009 sur des marais intertidaux de Caroline du Sud, « South Inlet »)..... | 81 |
| Figure 24 : Évolution temporelle du réseau de chenaux et de leurs surfaces de drainage associées (surfaces grisées), dans un domaine rectangulaire limité par un chenal principal (main channel) et des frontières imperméables (lignes en pointillés). Les instantanés représentent l'évolution au cours du temps du réseau de chenaux obtenues après (a) 20, (b) 200, (c) 600 et (d) 1000 itérations du modèle (adapté de D'Alpaos <i>et al.</i> , 2005 ; 2009 ; cité dans Fagherazzi <i>et al.</i> 2012 ; Copyright Elsevier 2009). | 82 |
| Figure 25 : Relations conceptuelles entre les dimensions des chenaux et l'aire du marais ou l'amplitude de la marée (D'après Williams <i>et al.</i> , 2002)..... | 84 |
| Figure 26 : Illustration du principe d'allométrie. Comparaison de marais naturels (ronds blancs) avec un marais restauré (carrés noir et blanc). Les bandes grisées correspondent aux intervalles à 95 %..... | 85 |
| Figure 27 : Accrétions modélisées pour les quatre situations (modifié d'après Lumborg <i>et al.</i> , 2006 ; cité dans Andersen et Pejrup, 2012)..... | 87 |
| Figure 28 : Simulations issues de SLAMM des effets d'une augmentation du niveau de la mer accélérée sur les marais intertidaux dans l'estuaire de la rivière Altamaha (Georgie, USA). La simulation a été effectuée sous le scénario SRES A1B, scénario qui suppose une augmentation du niveau de la mer jusqu'à 48 cm à l'horizon 2100. (De Craft <i>et al.</i> , 2009). | 91 |
| Figure 29 : Durabilité (au sens pas de perte d'élévation du marais, ni d'enneigement) des bas-marais (vert clair) et moyens-hauts-marais (vert foncé) sous différents scénarios d'augmentation du niveau de la mer (SLR, en m/siècle), de concentrations de sédiments en suspension (SSC, en mg/L) et de contribution de matériel organique (OM, en mm/an). Schéma de Stralberg <i>et al.</i> , 2011..... | 92 |
| Figure 30 : Représentations de la distribution des types d'habitat (pour un marais de la baie de San Francisco) à l'horizon 2110 pour des augmentations du niveau de la mer de 52 cm, 100 cm et 180 cm au cours du siècle prochain et des concentrations de sédiments en suspension faibles (A, C, E) et fortes (B, D, F). Mudflat : vasière, low-mid-high-upland : élévations croissantes des marais intertidaux). (Schéma de Schile <i>et al.</i> , 2014). | 93 |
| Figure 31 : Maillage employé pour l'application du FVCOM. Localisation des projets de restauration et chenaux concernés (Yang <i>et al.</i> , 2010). | 95 |
| Figure 32 : Représentation 3D d'une carotte de sol de marais naturel, non impacté (A) et d'un marais restauré par suppression de digue (B). Schéma de Spencer <i>et al.</i> , 2017..... | 98 |
| Figure 33 : Représentation conceptuelle fréquente de l'habitat spatialisé favorables aux organismes (potentiel, efficace, réalisé). | 104 |

| | |
|---|-----|
| Figure 34 : Cycle de vie de plusieurs espèces de poissons utilisant le milieu estuarien. (a) marins de passage occasionnel ; (b) marins estuariens-opportunistes ou marins estuariens dépendants ; (c) estuariens stricts ; (d) estuariens et marins ; (e) estuariens et fluviaux ; (f) migrants estuariens ; (g) anadromes ; (h) semi-anadromes ; (i) catadromes ; (j) semi-catadromes ; (k) amphidromes ; (l) fluviaux de passage occasionnel ; (m) fluviaux estuariens opportunistes (Adapté de Elliott et Wolanski, 2016 ; Issu de Potter <i>et al.</i> , 2015)..... | 105 |
| Figure 35 : Effets des variables environnementales sur la probabilité de présence des juvéniles de soles, mesurés comme la contribution sur les termes linéaires du modèle. Les bandes grisées indiquent les intervalles de confiance à 95 %. Les marques sur l'axe des x montrent les observations le long de l'étendue de la gamme des variables. (Schéma de Zucchetta <i>et al.</i> , 2010)..... | 108 |
| Figure 36 : Cartes de probabilité d'occurrence des juvéniles de truite de mer (<i>Cynoscion nebulosus</i>) prédite par le modèle BRT (Boosted Regression Trees) pour chaque mois, de mai à décembre. La zone représentée correspond aux 10 estuaires étudiés sur le Golfe du Mexique. (Schéma de Froeschke et Froeschke, 2011)..... | 109 |
| Figure 37 : À gauche : carte de l'estuaire de l'Oka (Pays Basque). Les triangles noirs indiquent les sites donneurs et de transplantation. À droite, carte des habitats favorables établie sur la base de GAM. Zoom fait sur les sites de transplantation (OK 1, 2, 3) et site donneur (OK D). Valle <i>et al.</i> , 2015. | 110 |
| Figure 38 : Contribution des différentes catégories de stressors dans la prédiction de la réponse biologique (statut écologique des poissons, EQR) (Schéma de Teichert <i>et al.</i> , 2016) ... | 111 |
| Figure 39 : Boxplots représentant les bénéfices de la restauration prédits (bénéfices attendus sur la variable biologique de qualité écologique ou EQR : Ecological Quality Ratio) pour chaque action individuelle et combinée de diminution des stressors. L'effet individuel de la restauration est présenté pour chaque catégorie de stressors (« + » effet positif ; « ns » effet non significatif »). Le type d'effet combiné des stressors est indiqué par « AD » : effet additif, « A » : effet antagoniste, « S » : effet synergique) (Schéma issu de Teichert <i>et al.</i> , 2016)..... | 112 |
| Figure 40 : Effet des différents scénarios de restauration d'habitat de l'estuaire de la Seine sur les prises (y) et sur la biomasse des reproducteurs (x) pour la sous-population ouest de la Manche. (Modifié d'après Archambault <i>et al.</i> , 2015)..... | 113 |
| Figure 4 : Illustration de la démarche de modélisation effectuée par Anaqualand dans le projet ANACONDHA (Projet Seine-Aval 5). Avec l'autorisation de M. Alp..... | 117 |
| Figure 42 : Schéma de principe de la modélisation chronologique de la connectivité des habitats au cours d'une marée. En plein, les habitats de nourricerie, en hachuré les habitats de repos. (Source : Le Pichon & Alp 2018, Rapport GIP SA ANACONDHA)..... | 118 |
| Figure 43 : Disponibilité et résistance associée à l'accessibilité des habitats pour les juvéniles de bar selon le découpage de la marée en différents pas de temps (Source : M. Alp)..... | 119 |
| Figure 44 : Représentation schématique d'un réseau trophique (Schéma issu de Ulanowicz, 2004). En bas à gauche : un graphe présentant les flux directs entre compartiments. En bas à droite : représentation des échanges trophiques d'énergie (kcal.m ⁻² .an ⁻¹). Les flèches qui ne sont pas issues d'une boîte représentent les apports exogènes. Les flèches qui ne se terminent pas dans une boîte représentent les exports exogènes. Les symboles « flèche sol » représentent les dissipations d'énergie..... | 132 |
| Figure 45 : Représentation du réseau trophique de l'estuaire de la Canche sous deux formes différentes. A) diagramme des flux de l'estuaire où seulement les transferts les plus importants sont représentés ($\geq 0,001$ gC. m ⁻² . an ⁻¹ et > 2 % de la valeur totale des flux). B) Flux trophiques pour l'estuaire organisé selon les niveaux trophiques (TL) sous forme de spine de Lindeman. Le niveau trophique I est partagé entre producteurs primaires (P) et détritus (D). TE : efficacité de transfert (%), TST : « total system throughput » (somme totale des flux). Valeurs en gC. m ⁻² . an ⁻¹ . (Schémas issus de Selleslagh <i>et al.</i> , 2012)..... | 136 |

| | |
|--|-----|
| Figure 46 : Représentation des 6 réseaux trophiques de l'estuaire. (A-C) site de zostères pour les 3 périodes étudiées. (D-F) site à sédiments nus. La colonne de droite indique le nombre de groupes trophiques du réseau ainsi que leur niveau trophique (couleurs : rouge : producteurs primaires ; orange : consommateurs primaires et jaune : consommateurs secondaires) (Schéma de Baeta <i>et al.</i> , 2011)..... | 143 |
| Figure 47 : Distribution de la biomasse des espèces issues du modèle de base Ecopath (Start) et sous 3 scénarios obtenus avec Ecosim. Les lettres au dessus des barres indiquent que les scénarios sont significativement différents entre-eux. La lettre A associée aux désignations « Before » et « After » indique qu'il n'y a pas de différence entre avant (le modèle Ecopath) et après (les 3 scénarios finaux obtenus avec Ecosim) la création de la diversion d'eau douce. Les espèces contribuant sont listées à la droite de la figure. (Schéma de Mutsert <i>et al.</i> , 2012.)..... | 145 |
| Figure 48 : Visualisation des biomasses relatives des groupes trophiques composant le réseau trophique du Puget Sound, en réponse aux à différentes biomasses restaurées de zostères (-50 %, +20 % ou +100 %). Les lignes représentent l'évolution de la biomasse (relative à l'an 0) des 66 groupes fonctionnels du réseau trophique. Les groupes ayant changé d'au moins 10 % dans leur biomasse à t+50 ans sont indiqués par les lignes noires. Schéma de Plummer <i>et al.</i> , 2013..... | 146 |

Liste des tableaux

| | |
|--|-----|
| Tableau 1 : Habitats estuariens principaux et fréquence de citations dans la bibliographie sur la restauration ou importance écologique dans les publications dédiées (Capderrey <i>et al.</i> , 2016; Ar Gall et Le Duff, 2016 ; Inge <i>et al.</i> , 2013 ; Julve <i>et al.</i> , 2011 ; Julve et Manneville, 2006)..... | 12 |
| Tableau 2 : Outils à déployer face à des grands types de problématiques écologiques..... | 40 |
| Tableau 3 : Principaux processus associés pour chaque variable d'état dans la colonne d'eau (d'après Lajaunie-Salla, 2016). | 52 |
| Tableau 4. Exemples de mobilisation des modèles biogéochimiques..... | 66 |
| Tableau 5 : Exemples d'applications des différentes approches de modélisation du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire des habitats à l'échelle locale et à l'échelle de l'estuaire. .. | 101 |
| Tableau 6 : Tableau récapitulatif des principaux types de modèles employés face aux problématiques de restauration d'habitat en tant que support au cycle de vie des espèces..... | 129 |
| Tableau 7 : Récapitulatif des indices couramment employés pour caractériser la structure des réseaux trophiques (indices de l'Ecological Network Analysis). | 137 |
| Tableau 8 : Exemples d'applications du modèle trophique Ecopath face à différentes problématiques et différents contextes. | 149 |

1. Pourquoi cette étude ?

1.1. EN QUELQUES MOTS

Les estuaires sont des écosystèmes complexes, positionnés à l'aval des bassins versants. Comptant parmi les écosystèmes les plus productifs au monde d'un point de vue biologique, ils ont toujours représenté des lieux attractifs pour les implantations humaines (lieux de vie et d'échanges). Les fortes modifications anthropiques qu'ils ont subies au cours des siècles ont altéré leur fonctionnement et leur capacité à soutenir de nombreux services écosystémiques. Ils font désormais l'objet d'une réflexion internationale en matière de restauration écologique.

Au-delà du manque de connaissances généralisé sur leur fonctionnement, un des plus grands constats actuels est que les actions de restauration souffrent d'un **important manque de précision dans la définition des objectifs écologiques ce qui peut constituer d'entrée une source d'échec importante.**

Dans le cadre des activités de l'Agence Française pour la Biodiversité (AFB) sur les estuaires, une première réflexion sur ce sujet est parue en septembre 2016 ([Capderrey et al., 2016](#)). Cet état de l'art a permis de capitaliser les informations de la littérature scientifique autour des étapes d'un projet de restauration écologique, à savoir (1) définition des objectifs de restauration, (2) mobilisation de techniques de restauration, (3) suivi et évaluation. Il a permis de dégager notamment l'importance de disposer de métriques et variables permettant à la fois de caractériser et suivre les dynamiques en jeu aussi bien dans le cadre d'un bilan des impacts que celui d'évaluer ensuite la pertinence des actions de restauration, réhabilitation, (re)création des habitats et des fonctions. Ce premier travail a également permis d'esquisser les contours d'une boîte à outils en mettant en avant des modèles numériques utiles à la prédiction d'états du système en réponse aux modifications d'une ou plusieurs variables. En prédisant ainsi les effets des actions à déployer et permettant de mesurer des effets dans le cadre des suivis, les modèles sont un appui certain pour la restauration écologique. Le présent travail (deuxième étape de la réflexion), propose de structurer cette boîte à outils en donnant leurs détails et leurs modalités d'application selon les problématiques de restauration rencontrées et les principaux habitats concernés (Tableau 1).

| Habitats estuariens | Eaux douces tidales | Portion oligohaline (< 5 psu) | Portion mésohaline (5 psu - 18 psu) | Portion polyhaline (> 18 psu) |
|---|------------------------|-------------------------------------|--|-------------------------------------|
| Habitats benthiques intertidaux | | | | |
| Vasières non-végétalisées (slikke) | + | ++ | +++ | +++ |
| Vasières végétalisées basses (ex. à <i>Zostera noltei</i>) | + | ++ | +++ | +++ |
| Vasières végétalisées hautes (ex. à <i>Spartina</i> et <i>Salicornia</i>) | + | ++ | +++ | +++ |
| Schorre / marais intertidale (3 types à distinguer selon étage / fréquence d'immersion) | ++ | ++ | +++ | +++ |
| Bancs de sable | | | | |
| Substrats durs intertidaux stables (roches, etc.) | | | | ++ |
| Substrats durs intertidaux mobiles (galets, gravier) | +++ | +++ | +++ | +++ |
| Habitats benthiques subtidaux | | | | |
| Fonds vaseux, sablo-vaseux, sableux non-végétalisées | | | | |
| Fonds vaseux, sablo-vaseux, sableux végétalisées (ex. <i>Zostera marina</i>) | | | ++ | +++ |
| Substrats durs subtidaux stables (roches, etc.) | + | + | + | + |
| Substrats durs subtidaux mobiles (galets, gravier) | +++ | +++ | +++ | +++ |
| Habitats pélagiques | | | | |
| Bouchon vaseux | | | | |
| Colonne d'eau (hors bouchon vaseux) | +++ | +++ | +++ | +++ |

Tableau 1 : Habitats estuariens principaux et fréquence de citations dans la bibliographie sur la restauration ou importance écologique dans les publications dédiées (Capderrey et al., 2016; Ar Gall et Le Duff, 2016 ; Inge et al., 2013 ; Julve et al., 2011 ; Julve et Manneville, 2006).

1.2. LES DIFFICULTÉS DE LA RESTAURATION

La restauration demeure une action davantage motivée par la législation que par la volonté spontanée (Figure 1). Elle est le plus souvent mise en place lors du dernier acte de la séquence ERC (Éviter-Réduire-Compenser, Loi sur la biodiversité) qui demande des mesures pour éviter, réduire et si nécessaire, compenser les impacts négatifs significatifs des aménagements sur l'environnement. La restauration fait également partie intégrante des obligations inscrites dans la Directive Cadre sur l'Eau (DCE, 2000/60/CE) qui impose des objectifs de préservation et de restauration des eaux littorales avec pour objectif le bon état écologique et chimique. Elle est aussi inscrite dans la Directive Cadre Stratégie pour le Milieu Marin (DCSMM, 2008/56/CE) qui reprend les mêmes objectifs que la DCE mais sur les régions marines avec pour horizon 2020.

D'un point de vue opérationnel, la restauration se décline à plusieurs niveaux allant de l'échelle de l'État à celle des bassins, définis par le SDAGE (Schéma Directeur d'Aménagement et de Gestion des Eaux), les SAGE à un niveau plus local (Schéma d'Aménagement et Gestion de l'Eau) et les contrats territoriaux. Sa mise en œuvre en milieu estuarien doit faire face à plusieurs verrous. En effet, la zone de transition estuarienne est une zone peu ou pas prise en compte dans l'application du SAGE. Les actions actuellement mises en place concernent un niveau très local et manquent de concertation pour évaluer les bénéfices potentiels qui pourraient être apportés par une réflexion à plus large échelle. Par ailleurs, il est couramment déploré que peu d'acteurs cherchent à faire de véritables retours d'expérience. La motivation liée au retour d'expérience et à l'acquisition de connaissances relatives à son projet ou pour la collectivité reste faible, et ce, d'autant plus que la variabilité au sein et entre estuaires est forte, ce qui peut décourager le retour d'expérience.

D'un point de vue scientifique, la restauration pose également de nombreux défis atteignant parfois les limites du savoir écologique actuel. Outre le manque de connaissances écologiques encore important sur le fonctionnement des estuaires et la difficulté d'acquérir des données dans un environnement souvent fortement impacté, les spécificités de ces milieux rendent les actions compliquées. Les écosystèmes estuariens sont en effet naturellement complexes en termes de composantes, de dynamiques et d'interactions. Les fortes variations spatio-temporelles inhérentes à ces écosystèmes sont en grande majorité conditionnées par l'hydrologie et l'hydrodynamisme (débit du fleuve, amplitude des marées, événements climatiques), les flux solides (apports sédimentaires) et les gradients de température, d'oxygène et de salinité. Ces fortes variations naturelles rendent les relations entre les habitats et les processus difficiles à analyser et à prédire. À cette difficulté viennent s'ajouter celles liées à la compréhension des effets des pressions d'origine anthropique (aménagements, pollutions, etc.). En effet, la distinction entre les effets des facteurs d'origine naturelle et ceux d'origine anthropique est souvent difficile dans les milieux naturellement « stressés » (Dauvin, 2007 ; Elliott et Quintino, 2007). Dans un tel contexte, la restauration de fonctions écologiques peut d'ores et déjà paraître très complexe à appréhender sans connaissance écologique pointue des réponses des écosystèmes (état initial, temps de réponse des écosystèmes : hystérésis, rôle des habitats estuariens, etc.).

Sans aborder plus avant la question de la gouvernance (obligation, organisation et motivation à agir), les contextes opérationnel et scientifique rendent déjà difficile l'élaboration d'objectifs de restauration. **Malgré tout, le besoin d'action est urgent et le contexte actuel de changement global impose d'agir avec les connaissances disponibles et celles qui sont en cours d'acquisition. La restauration des milieux appréhendée sous l'angle des solutions fondées sur les écosystèmes a montré son efficacité pour se prémunir au mieux des risques liés au changement climatique (notamment d'érosion ou de submersion) (Temmerman et al., 2013). Ainsi, s'appuyer sur les retours d'expérience et employer des outils solides est d'autant plus important pour définir les objectifs de restauration, mesurer leur atteinte et**

gagner en efficacité. Adopter une telle démarche permet de mieux assumer le caractère expérimental de la restauration. Un des buts de ce travail est de montrer qu'il est possible d'aborder la restauration en étant le plus clair et le plus pragmatique possible sur les objectifs à atteindre, **en continuant l'acquisition de connaissances et en mobilisant les outils adéquats.**

1.3. À QUI S'ADRESSE CE DOCUMENT ?

Ce document s'adresse aux maîtres d'ouvrages et institutionnels qui construisent leur démarche de restauration et qui possèdent une **formation scientifique ou un niveau de connaissances scientifiques suffisant pour comprendre les concepts physiques et écologiques qui régissent le fonctionnement des estuaires.**

La vocation de ce travail n'est pas de fournir un guide technique qui apporte une solution à un questionnement particulier. Les problématiques de restauration sont en effet souvent complexes et se déclinent en autant de variantes qu'il existe de contextes estuariens (écologiques, de modes de gouvernance, etc.).

ENCART N° 1 : l'intérêt pour le lecteur

La restauration au sens large vise la **réhabilitation des fonctionnalités perdues ou altérées dans un environnement très modifié où la suppression de pressions est quasiment impossible.** Le retour à un état « antérieur », sans connaissance de ce qu'il a pu être et de surcroît sans possibilité d'éliminer toutes les pressions, ne pourra jamais être atteint. C'est pourquoi la restauration reste un défi, d'autant plus dans un contexte où il est très souvent compliqué d'identifier les facteurs contrôlant le développement des structures et le déroulement des processus au sein des habitats. Le but idéal des restaurations entreprises sur les estuaires est de rechercher la nature et l'ampleur des facteurs à modifier pour permettre le déroulement des fonctions écologiques estuariennes. Ceci sous-entend donc de modifier les processus localement pour que la somme d'actions menées localement ait un impact sur le fonctionnement global de l'estuaire. Cependant, dans la pratique, et dans la plupart des estuaires, on est encore loin de la compréhension/vision de l'intégration systémique des différents processus écologiques au niveau global d'un estuaire et les préconisations demeurent encore théoriques.

Pour permettre le déroulement efficace des processus à différentes échelles compte tenu des contraintes incompressibles (flux de nutriments qui ne peuvent pas être diminués, modifications morphologiques dues à l'urbanisation) il est fondamental :

→ d'informer sur les **connaissances disponibles** pour identifier les modifications à apporter en vue de contribuer au bon déroulement des processus dans les habitats ;

→ d'informer sur l'importance du **caractère expérimental** de la restauration mais aussi de **l'amélioration progressive de la compréhension des dynamiques écologiques.** Ces acquis conceptuels seront d'autant plus rapides que chaque projet pourra y contribuer grâce à son retour d'expérience ;

→ d'informer sur la **nature et la quantité des modifications à apporter** pour réhabiliter un fonctionnement écologique satisfaisant.

Ce point particulier peut bénéficier de l'appui fourni par les outils mathématiques (modèles) et ce, selon 1) leur degré d'adaptation à la situation rencontrée et 2) la capacité des utilisateurs à les adapter et les utiliser.

Les outils présentés dans ce document ont pour vocation :

→ d'aider à établir des objectifs de restauration ;

→ de permettre de poser un diagnostic de dysfonctionnement ;

→ d'être utilisés dans le suivi et l'évaluation des effets de la restauration.

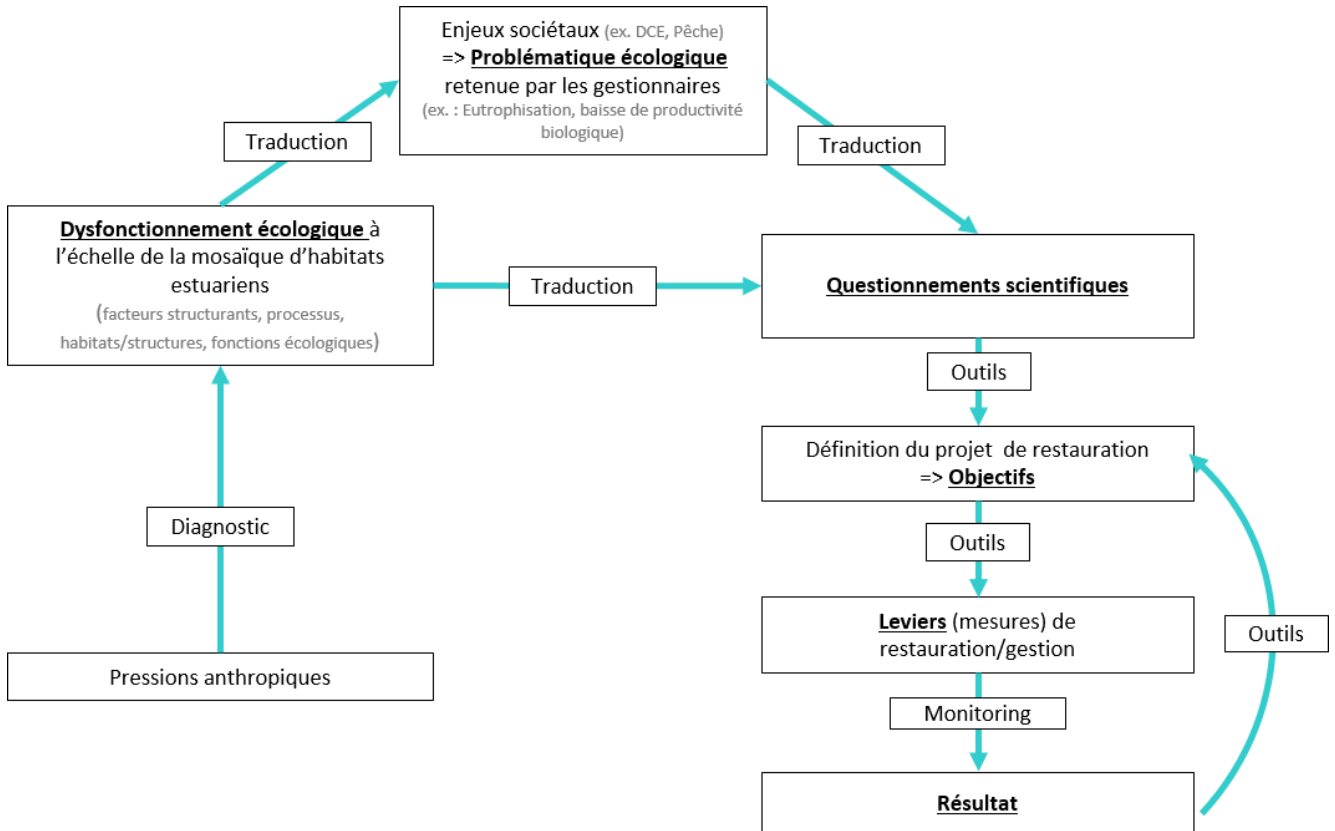


Figure 1 : Illustration de la démarche générale de la restauration.

2. Terminologie utilisée

2.1. RESTAURATION, RÉHABILITATION, (RE)CRÉATION D'HABITAT

Le vocabulaire rattaché à la restauration est **souvent la cause de confusions**, de mésententes, voire d'échecs car on précise rarement ce qui est attendu ou ce qui est concrètement abordé. Au sein même de la communauté scientifique internationale, il n'y a d'ailleurs pas de consensus autour d'une définition unique de la restauration (Morandi *et al.*, 2014). C'est pourquoi nous proposons de raisonner selon l'approche pragmatique de la SER (Society for Ecological Restoration), largement employée pour les écosystèmes aquatiques et terrestres qui se structure autour des fonctionnalités écologiques.

La récupération des fonctionnalités perdues ou endommagées d'un écosystème, correspond à l'objectif de tout projet de « restauration ». Cette récupération peut s'effectuer *via* deux types de mécanismes ; passifs et actifs.

Les mécanismes **passifs** sous-entendent une récupération progressive consécutive à l'élimination des perturbations qui s'appliquent à l'écosystème (Figure 2). Dans ce cas, des mécanismes intrinsèques suffisamment robustes permettent au système de retrouver une partie ou la totalité de ses propriétés perdues. Mais le plus souvent, le retour à des états antérieurs à la dégradation ou proches de conditions dites « de référence » passe par des mécanismes **actifs** qui regroupent les activités de restauration au sens large (aussi souvent désignées par « l'ingénierie écologique »).

Ainsi, réhabilitation, réaffectation et création d'habitats sont des termes fréquemment employés mais qui se doivent d'être utilisés différemment selon les objectifs visés. Un retour du système à l'état initial et une réhabilitation partielle d'un certain nombre de fonctions ou de certains habitats pour permettre le retour d'organismes ciblés sont en effet des objectifs différant en effet dans leur degré d'ambition (Aronson et Le Floc'h, 1996 ; Elliott *et al.*, 2007 ; Elliot *et al.*, 2016).

La **restauration** (au sens strict du terme) vise la récupération de toutes les fonctionnalités en insistant sur la réactivation (ou possibilité de réactivation) des processus naturels au sein de l'écosystème (notamment hydro-morpho-sédimentaires) et par la recolonisation par tout ou partie du pool d'espèces indigènes du milieu. La **réhabilitation** vise la récupération de certaines fonctionnalités, ou de certains groupes d'espèces en déployant des actions qui permettent d'atteindre un attribut spécifique de l'écosystème, ou certains biens et services. La **réaffectation** d'un écosystème endommagé ou détruit en un autre écosystème et la **création** d'habitats visent quant à elles, à créer de nouvelles trajectoires écologiques et potentiellement de nouvelles fonctionnalités écologiques sur le long terme. Au cours du processus de dégradation de l'écosystème, des actions d'**atténuation** peuvent également être mises en place pour freiner, voire stopper cette dégradation tout en laissant l'écosystème sur sa trajectoire.

Compte tenu de l'état actuel de dégradation des écosystèmes estuariens, des pressions qui continuent de s'y exercer et du réalisme imposé par les marges de manœuvre, **le retour à un état « pristine » des écosystèmes estuariens (comme pour de nombreux autres) est utopique** (Baird *et al.*, 2005 ; Duarte *et al.*, 2009). Par conséquent l'emploi du terme « restauration » au sens strict pose en lui-même un problème de sémantique. En effet, contrairement à la restauration, les objectifs des actions de **réhabilitation** (*i.e.* d'amélioration ou de récupération de certaines fonctions écologiques) des écosystèmes aussi anthropisés que les grands estuaires **semblent plus réalistes et sont souvent les seules actions possibles** compte-tenu de la persistance de certaines contraintes liées aux activités

humaines. Dans ce cas, les écosystèmes requièrent une gestion lourde sur le long terme souvent coûteuse et complexe à organiser (Simenstad *et al.*, 2005, Simenstad *et al.*, 2006 ; Weinstein *et al.*, 2007). **Néanmoins, dans la suite du document et pour des raisons pratiques, l'emploi du terme « restauration » sera conservé pour désigner au sens large les activités visant à réhabiliter tout ou partie du système et qui ont été précisées précédemment.**

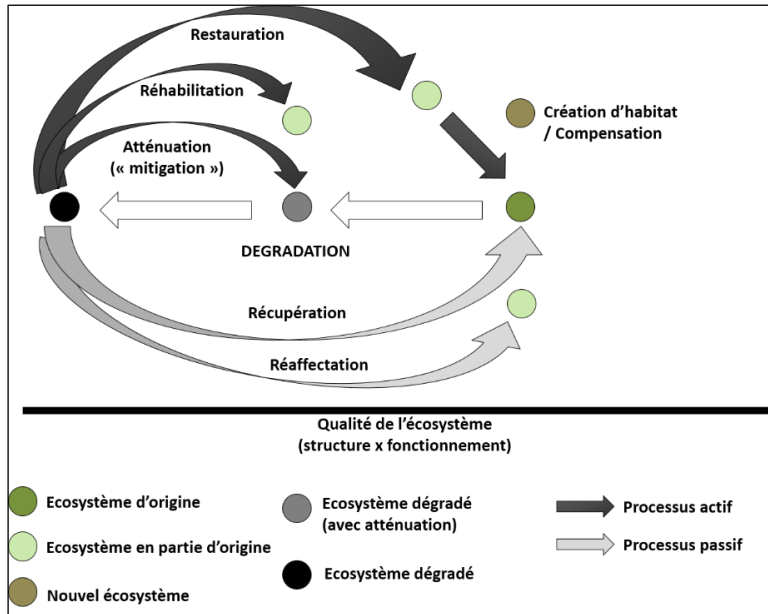


Figure 2 : Le vocabulaire autour de la restauration et les différents états de l'écosystème (modifié d'après Elliott *et al.*, 2016).

2.2. L'HABITAT, LES PROCESSUS ET LES FONCTIONS ÉCOLOGIQUES

Dès la première étape du travail mené depuis 2015 (voir Capderrey *et al.*, 2016), nous avons adopté un cadre de travail basé sur le **lien entre la structure de l'habitat (qui est l'unité de base de réflexion et d'action), les processus qui se déroulent dans ces habitats et qui soutiennent des fonctions écologiques.**

Les activités de restauration visent idéalement à rétablir un lien entre la structure de l'habitat, ou « physiotope » (c'est-à-dire la structure physique et/ou chimique) et la réalisation des fonctions écologiques.

L'habitat est caractérisé par un ensemble de variables bio-physico-chimiques (**les structures**) qui jouent un rôle clé dans la réalisation des diverses fonctions écologiques.

Les **processus** correspondent aux modifications biologiques, physiques et chimiques mises en jeu dans les transferts de matière et d'énergie dans les écosystèmes et auxquelles sont généralement associés des habitats particuliers (Erreur ! Source du renvoi introuvable.).

Les **fonctions écologiques** reposent quant à elles sur l'efficacité de certains processus dans lesquels sont impliqués les organismes (micro-organismes bactériens, viraux, fongiques, végétaux, animaux invertébrés et vertébrés). Dans une dimension plus grande, le fonctionnement de l'écosystème dépend donc du taux et de l'intensité du déroulement des processus (tels que la nitrification, les interactions entre les organismes, etc.).

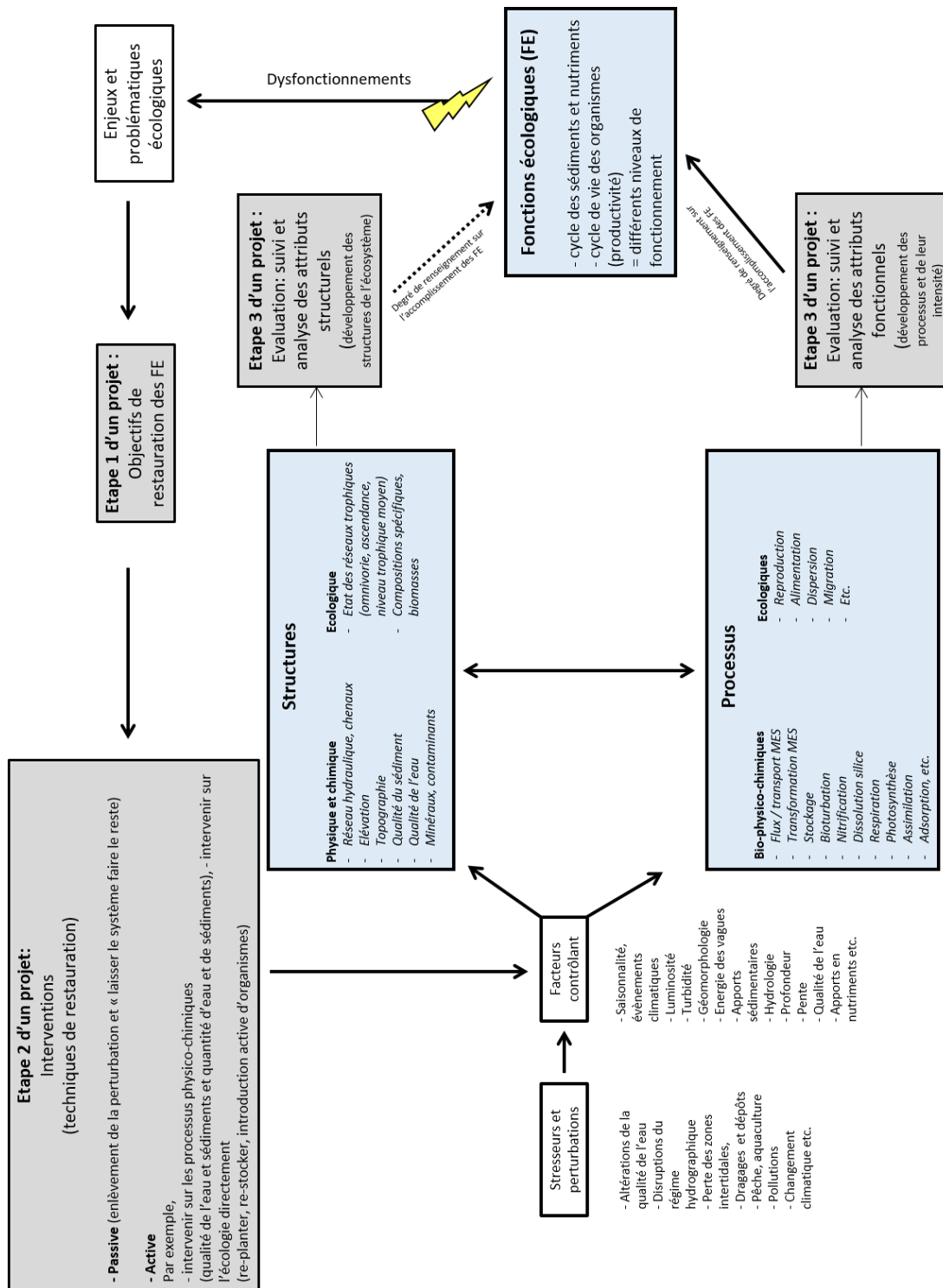


Figure 3 : Schéma montrant les liens entre les structures des habitats, les processus s'y déroulant et les fonctions écologiques ainsi que l'articulation avec les étapes d'un projet de restauration (voir Capderrey et al., 2016).

Le moyen généralement adopté dans les activités de restauration pour récupérer la ou les fonction(s) souhaitées, consiste à **identifier et à modifier les variables de l'habitat afin d'améliorer ou d'optimiser la réalisation des processus s'y déroulant et donc *in fine* l'efficacité des fonctions**. C'est la mesure de l'efficacité des fonctions réalisées qui permet de renseigner sur l'efficacité des procédures de restauration (c'est-à-dire sur le fait que les variables structurantes de l'habitat ont été correctement identifiées et modifiées par les actions de restauration).

2.3. FRAGMENTATION DES HABITATS ET PERTE DE CONNECTIVITÉ

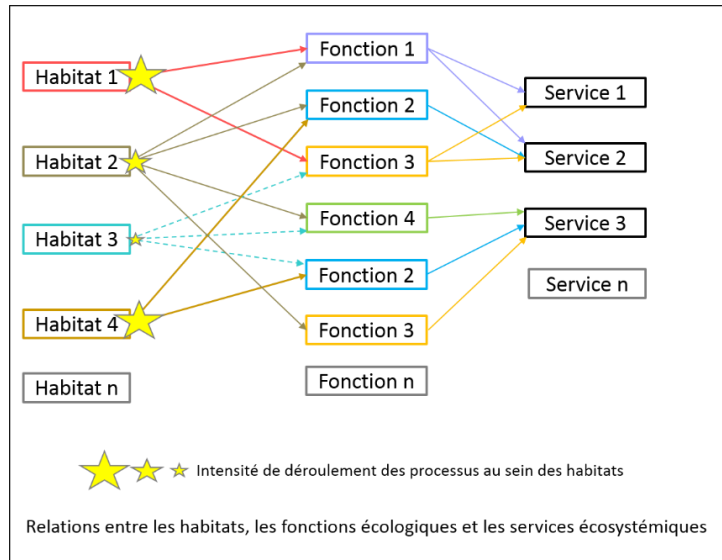
La fragmentation des habitats est définie comme la perte et la séparation en diverses entités d'un ou plusieurs habitats (Fahrig *et al.*, 2003). Les habitats estuariens sont en permanence soumis à des pressions d'origine anthropiques qui accentuent cette fragmentation. Ce phénomène a notamment pour effet de réduire la connectivité au sein et entre les habitats. En effet, les habitats ne sont pas des entités isolées dans l'espace, ils sont **connectés par des flux de matière, d'eau mais aussi d'organismes**. Pour les espèces, la fragmentation des habitats a des conséquences lourdes à deux niveaux ; elle limite les déplacements entre les individus de populations éloignées et les déplacements des individus entre les différents habitats essentiels au cours de leur cycle de vie. Le degré de connexion entre les différents habitats est donc déterminant pour la réalisation des fonctions écologiques. Les déplacements entre habitats essentiels au sein d'un écosystème fragmenté, ne se font qu'au travers de « corridors écologiques » désormais indispensables pour les échanges et qui font l'objet des mesures « Trames Verte et Bleue » (Grenelle de l'Environnement, 2007).

2.4. LES SERVICES ÉCOSYSTEMIQUES

Le terme « fonctionnement » pour un écosystème désigne le résultat de la réalisation de différentes fonctions écologiques (ou fonctionnalités écologiques). **Le fonctionnement d'un écosystème peut être considéré comme l'expression de la résultante des réalisations de l'ensemble des fonctions à l'œuvre dans l'écosystème** (compte tenu de leurs existences, de leurs intensités, de leurs localisations, de leurs interactions, etc.). Certaines des fonctions rendues par l'écosystème peuvent être utiles à l'homme (aussi appelés services écosystémiques). Par exemple, la minéralisation de la matière organique par les organismes actifs dans l'écosystème permet de jouer un rôle épurateur et d'améliorer la qualité physico-chimique de l'eau. Tous les usages humains tirent donc un service écosystémique directement issu de cette fonction écologique (**Encart n° 2**).

Encart n° 2: fonctionnement écologique, fonction écologique et services écosystémiques

Les différents emplois des termes « fonctionnement », « fonctions écologiques » et « services écosystémiques » peuvent souvent être une source de confusion et de mauvaise entente dans le contexte de la restauration. Loin d'être restreint à ce contexte, la définition et la qualification de ces termes posent aussi des soucis de compréhension au sein même de la communauté scientifique où des auteurs possèdent leurs propres visions et listes standardisées de fonctions et de fonctionnements (Jax *et al.*, 2005). Cette hétérogénéité est en outre loin d'être atténuée, de par la diversité des écosystèmes (terrestres et aquatiques) qui emploient souvent un vocabulaire différent. Pour les milieux estuariens par exemple, cette confusion existe et persiste souvent autour de la qualification des habitats à fonction de nurserie, qui sont pour certains importants pour assurer une fonction écologique (Barbier *et al.*, 2011) ou un service écosystémique pour d'autres (De Groot *et al.*, 2010 ; 2011). Dans ce rapport, nous avons pris le parti de raisonner autour des liens entre la structure de l'habitat, les processus sous-jacents et les fonctions écologiques. Par conséquent, l'écosystème, *via* le nombre et l'intensité des interactions et réactions (processus) qui existent entre ses compartiments biotiques et abiotiques (c'est-à-dire le fonctionnement), assure la réalisation d'une ou plusieurs fonctions écologiques, avec plus ou moins d'efficacité. Ce sont ces dernières qui sont à l'origine de services écosystémiques dont l'Homme peut tirer des bénéfices directs ou indirects (au sens du [Millenium Ecosystem Assessment, 2005](#), Costanza *et al.*, 1997). **Les services écosystémiques et les fonctions écologiques sont donc liés mais correspondent à deux visions différentes ; une vision écocentrée et une vision anthropocentrée.**

**2.5. OBJECTIF(S) DE RESTAURATION**

L'objectif de restauration peut être défini comme l'amélioration de la (ou des) fonctionnalité(s) identifiée(s) comme prioritaire(s). Il est alors nécessaire de **clairement définir l'entité sur laquelle l'action doit être portée pour obtenir une récupération effective de la fonction ciblée**, quelle que soit son orientation (retour de l'espèce, épuration physico-chimique, etc.). L'objectif de la restauration doit, dans la mesure du possible, être précis, qualifiable et si possible quantifiable. Par exemple, un objectif écologique exprimé comme « restauration d'une vasière » est trop imprécis dans la mesure où il ne renseigne pas sur la fonction écologique à améliorer, voire à récupérer. Un degré supplémentaire de précision peut être apporté dans la formulation suivante : « la restauration d'une vasière est entreprise pour favoriser les communautés benthiques en tant que nourriture pour les populations d'oiseaux limicoles » et dans laquelle le but d'amélioration est alors spécifié de façon qualitative. Enfin, un objectif peut devenir quantifiable, et par conséquent plus précis, si les outils et les connaissances mobilisés permettent d'estimer que, par exemple, « la restauration de 15 hectares de vasières pourra permettre un retour de l'espèce A et permettra de contribuer de X % à sa biomasse totale dans un objectif d'amélioration ou de récupération de la fonction d'alimentation pour les oiseaux ». La formulation d'un tel objectif apparaît donc comme très dépendante du degré de connaissance écologique et de la possibilité de mobiliser des outils qui permettent de prédire avec une grande fiabilité la réponse du système à la restauration.

En ce sens, les modèles sont des outils importants pour comprendre des processus complexes, tester des hypothèses, prédire le comportement futur des écosystèmes et répondre à des questions du type « que se passe-t-il si ? ».

2.6. LES APPROCHES DU FONCTIONNEMENT D'UN ESTUAIRE

Les estuaires subissent depuis longtemps des modifications de leur structure physique et chimique (endiguement, urbanisation, pollutions chroniques, etc.). Ces modifications peuvent altérer leur fonctionnement à plusieurs niveaux avec pour conséquence notable de réduire leur capacité à agir comme des zones tampons face aux événements climatiques, comme des zones de rétention et de recyclage des nutriments et polluants ou de menacer directement les habitats essentiels au cycle de vie d'organismes marins et estuariens et aux migrations des espèces amphihalines (Costanza *et al.*, 1997 ; MEA, 2005 ; Lotze *et al.*, 2006 ; Barbier *et al.*, 2011 ; Cloern et Jassby, 2012 ; Temmerman *et al.*, 2013). Leur fonctionnement complexe s'appréhende généralement à deux échelles compte tenu de leur forte dynamique ; une échelle spatiale (du micro-habitat à la mosaïque d'habitats estuariens) et une échelle temporelle (cycle des marées, phénomènes saisonniers dans les apports de matière, etc.).

Dans ce travail, nous avons choisi, de raisonner autour du **fonctionnement estuarien selon quatre perspectives**, qui intègrent cette dynamique spatio-temporelle mais qui sont par essence complètement liées. Elles sont décrites brièvement ci-après mais une synthèse des connaissances actuelles sur ces fonctionnements est proposée dans les parties 4.1., 5.1., 6.1., 7.1.

2.6.1. Le fonctionnement biogéochimique

Le fonctionnement biogéochimique (Figure 4) s'appuie sur la dynamique des processus permettant la transformation de la matière et de l'énergie, voire des contaminants. Il concerne plus précisément les **processus cycliques de transformation et de transfert de la matière d'origine organique et minérale**, sous formes dissoute ou particulaire. Ce transfert s'effectue des milieux abiotiques vers les organismes qui à leur tour restituent ces constituants à l'environnement sous diverses formes. Cela concerne particulièrement la minéralisation de la MO détritique et le recyclage des nutriments principaux (carbone, azote, phosphore, silice) mais aussi leur assimilation par les organismes autotrophes et ainsi leur réintégration au sein des réseaux trophiques.

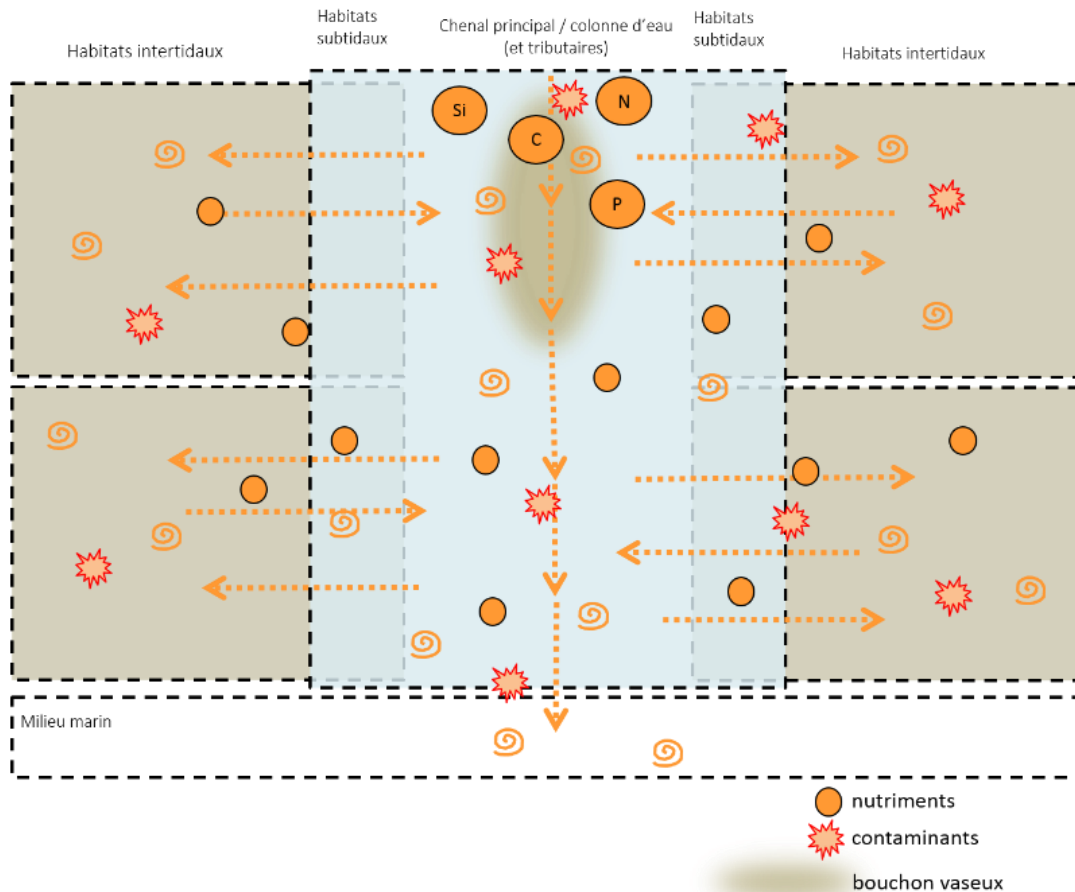


Figure 4 : Représentation schématique du fonctionnement biogéochimique.

2.6.2. Le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire

Le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire (Figure 5) regroupe tous les aspects dynamiques reliés au **transport de sédiments** et à la **dynamique des structures spatiales et granulométriques sédimentaires créées par ces patrons de transport**. Parmi ces structures, les zones intertidales sont le résultat de nombreux processus hydrodynamiques et de sédimentation. De leur développement et maintien dépendent de nombreuses fonctions écologiques capitales relatives à la production de matériel organique et recyclage/déstockage des nutriments.

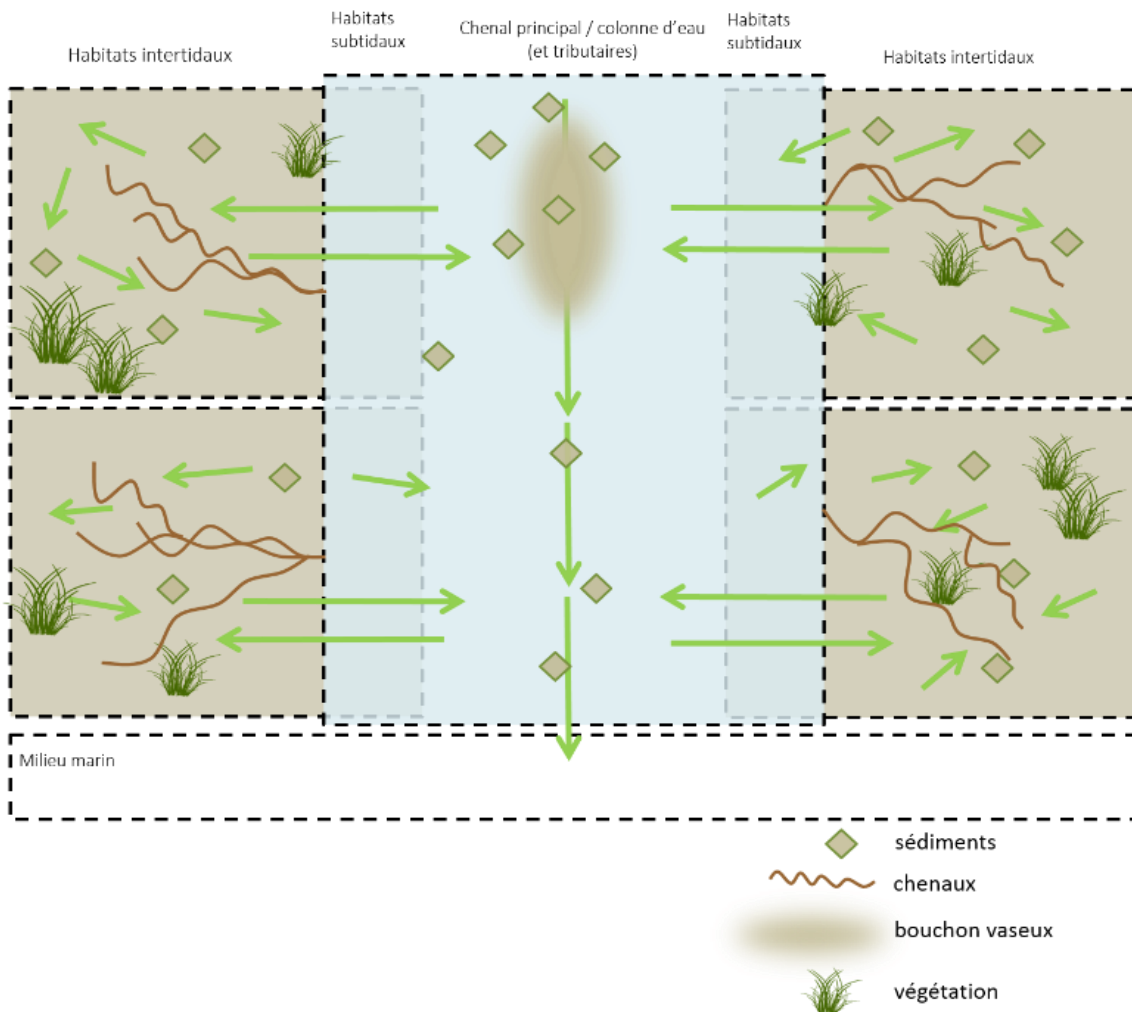


Figure 5 : Représentation schématique du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire.

2.6.3. Le fonctionnement support au cycle de vie des organismes estuariens

La mosaïque des habitats estuariens soutient le cycle de vie de très nombreux taxons estuariens (animaux et végétaux). Pour les poissons, par exemple, les habitats estuariens jouent un rôle fondamental pour **l'accomplissement des besoins écologiques d'alimentation, de repos/refuge, de reproduction, de transit et de nurricerie (pour les phases larvaires et juvéniles)** (Figure 6). Très souvent, les patrons d'utilisation des habitats varient selon l'espèce, leur mode de reproduction et le stade de leur cycle de vie (juvénile ou adulte) ou encore selon les rythmes de migrations saisonnières, journalières en fonction des marées et des cycles nyctéméraux etc.

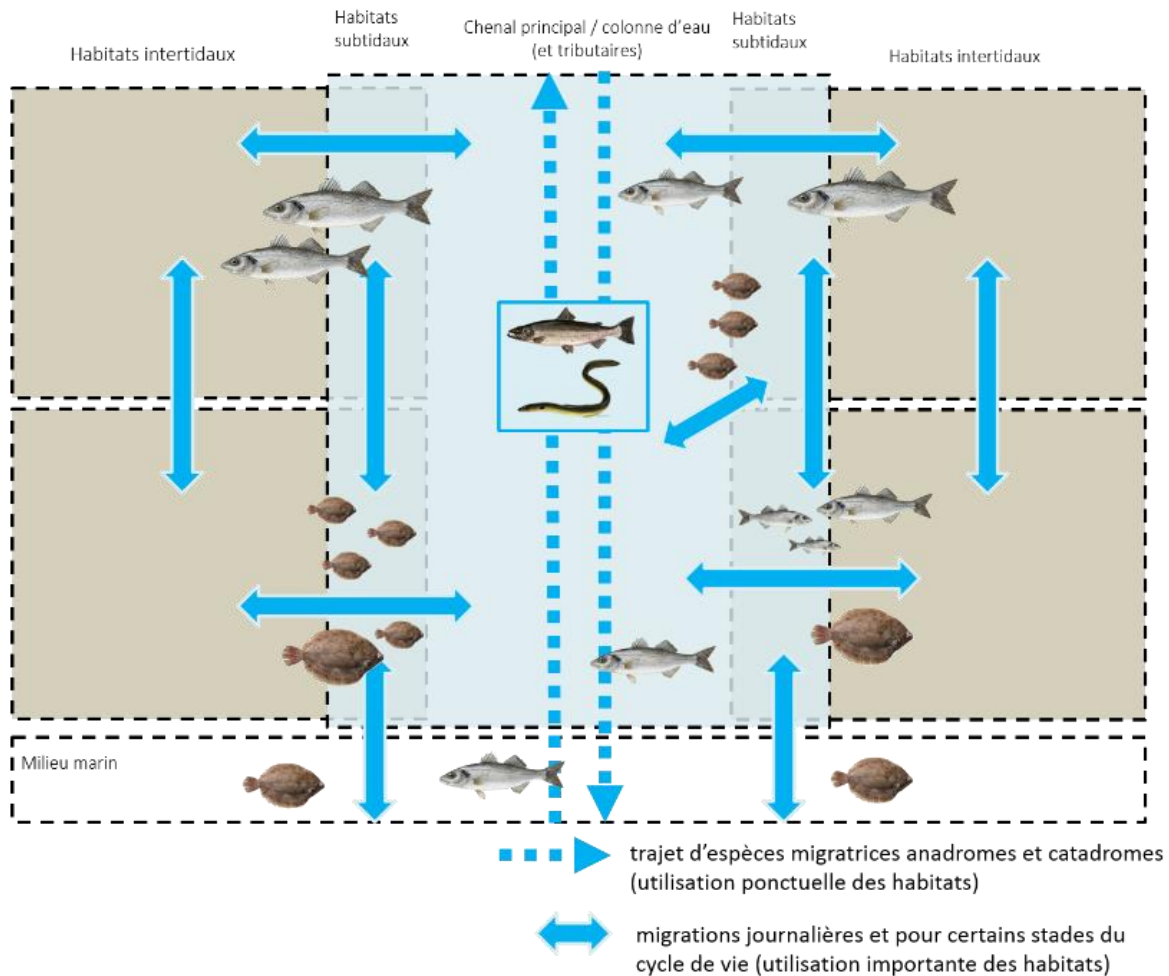


Figure 6 : Représentation schématique du fonctionnement soutenant le cycle de vie des espèces (par exemple, des poissons).

2.6.4. Le fonctionnement trophique de l'estuaire

Au sein des écosystèmes, les espèces sont organisées en réseaux trophiques (Figure 7). Il s'agit de l'ensemble des **interactions entre différents niveaux d'alimentation qui sont reliés par des flux d'énergie et de matière**. Cette organisation intègre en tant que descripteurs de nombreux aspects de la biodiversité, parmi lesquels la productivité de l'écosystème, sa stabilité ou sa résilience. Les communautés biologiques subissent des changements dus aux pressions anthropiques qui affectent profondément leurs structures spécifiques et populationnelle et ainsi le fonctionnement trophique estuarien.

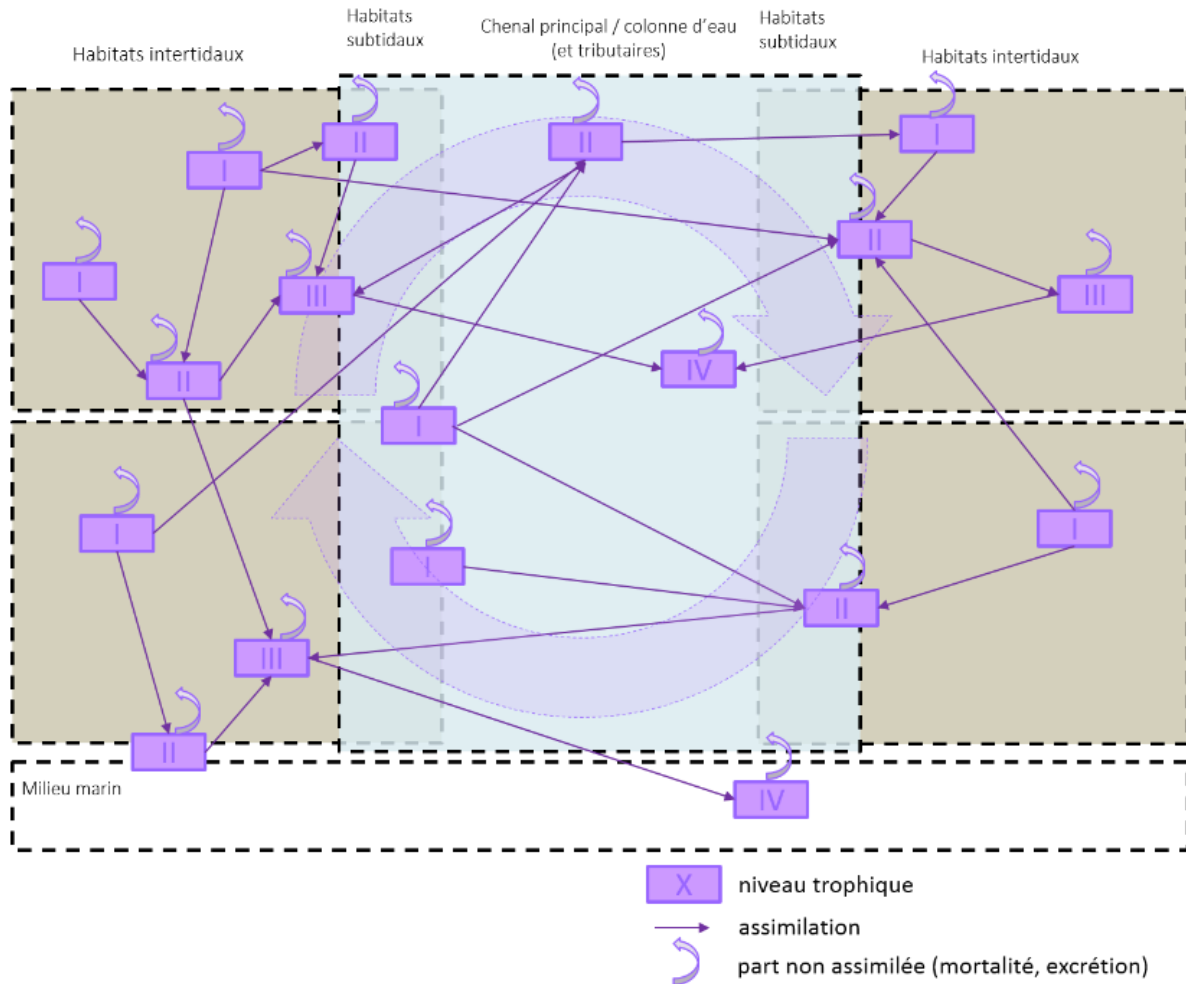


Figure 7 : Représentation schématique du fonctionnement trophique.

2.7. TYPOLOGIE DES MODÈLES

2.7.1. Phénomènes physiques

Une grande partie des modèles identifiés dans la littérature repose sur les **phénomènes physiques, dont font partie les modèles biogéochimiques (partie 4.3) et les modèles hydro-morpho-sédimentaires (partie 5.3.)**.

Les approches de modélisation requièrent de comprendre les liens entre le fonctionnement physique de l'estuaire (le fonctionnement hydrodynamique) et le fonctionnement écologique de l'estuaire. Les processus écologiques, sont en effet, déterminés en premier lieu par la physique, qui en retour affecte les processus biologiques opérant dans un système, et ce pour plusieurs raisons :

- ***Les processus hydrodynamiques contrôlent les processus d'homogénéisation de la colonne d'eau***

Dans la zone de contact entre eau douce et marine, les gradients de densité au sein de la colonne d'eau peuvent isoler les eaux de surface tout en contribuant au piégeage après sédimentation de la matière organique détritique dans la couche d'eau profonde et au contact des sédiments de surface. Lorsque survient une homogénéisation de la colonne d'eau (courants, météo), les eaux de fond et les solutés qu'elles contiennent se mélangent avec les eaux de surface. Ces apports internes peuvent renforcer la production primaire. C'est, par exemple, le cas dans la Chesapeake Bay (USA) où l'azote devient disponible pour le réseau trophique pélagique quand la pycnocline (couche de variation importante de densité des eaux) est détruite, l'eau du fond, en sous-saturation d'oxygène et riche en azote minéral réduit issu des processus de minéralisation sédimentaire se mélange avec la couche d'eau de surface, réalisant ainsi un contrôle physique de la productivité de l'estuaire (Eldridge et Sieracki, 1993 cité dans Wolanski et Elliott, 2016).

- ***La propagation de la lumière contrôle les processus de photosynthèse***

Les charges en suspension (turbidité), mais aussi la coloration des eaux (MOD), réduisent la pénétration de la lumière au sein de la colonne d'eau et donc la photosynthèse, et ce particulièrement dans la zone de turbidité maximale (MTZ, Maximum Turbidity Zone ; ou bouchon vaseux). Quand la concentration en matières en suspension dépasse les 50 mg par litre, la photosynthèse peut alors être sévèrement limitée, ce qui est le cas dans la plupart des estuaires macrotidaux turbides et/ou eutrophes (Cloern *et al.*, 2014).

- ***La connectivité (hydrologique) régit le comportement de la matière***

Les matières organiques (vivantes ou mortes) apportées depuis les milieux adjacents continental et marin, circulent au sein de l'estuaire en fonction des courants de marée. Au cours de ce transit plus ou moins long, ils se minéralisent progressivement avant d'être définitivement exportées vers les écosystèmes littoraux et côtiers. C'est, par exemple, le cas des communautés planctoniques. Au fur et à mesure de leurs déplacements oscillants vers le milieu marin, le plancton d'eau douce, intolérant à la salinité, est minéralisé rendant ainsi ses constituants disponibles pour les producteurs autotrophes qui constituent l'une des bases des réseaux trophiques estuariens. Il peut aussi se retrouver momentanément piégé avec les exportations des fleuves dans des zones de convergences de courants, ou dans des zones de rétention abritées des courants et des houles. Autre exemple, certains poissons pondent

des œufs démersaux¹ qui peuvent se retrouver à l'interface entre les différents courants ou dans les zones de rétention. (Largier, 2004, cité dans Elliott et Wolanski, 2016). Ces différentes agrégations participent notamment à soutenir la production primaire et secondaire de l'estuaire (Wolanski et Hamner, 1988, Mann et Lazier, 1991 ; cité dans Elliott et Wolanski, 2016).

Les connectivités hydrologiques sont également un facteur déterminant de la formation et du maintien de l'intégrité fonctionnelle des zones intertidales. Elles conditionnent les apports de matières en suspension (minérales et nutriments) qui eux même déterminent en grande partie le développement des communautés phytobenthiques et de la végétation (partie 5.1).

- **Les modèles**

La compréhension des liens entre la physique et le fonctionnement écologique est dénommée **écohydrologie**. Elle fournit les bases permettant la mise en place d'actions d'éco-ingénierie qui visent la **modification des processus physico-chimiques dans une gamme assurant la restauration des fonctions écologiques**. Ces dernières années, le développement et l'emploi de modèles découlant des principes de l'écohydrologie est en forte augmentation et les applications de ces principes sont mis en œuvre à travers le monde (voir Ben Hammadou *et al.* 2012 ; Wolanski et Elliott 2015 ; Elliott *et al.* 2016).

De nombreux modèles (hydrodynamiques) ont été développés en milieu océanique et aquatique continental pour reproduire la dynamique de l'eau et des sédiments. Ces modèles fonctionnent bien dans leur développement initial en milieu océanique et s'appuient sur des équations relativement bien connues pour ce milieu. Leur application aux estuaires a toutefois nécessité l'intégration de conditions particulières inhérentes à leur positionnement à l'interface entre les domaines océanique et dulçaquicole. La physique déterminant fortement la biologie, des couplages avec des modèles biologiques supplémentaires ont ensuite été élaborés.

Les modèles physiques peuvent travailler dans différentes dimensions de l'espace et donc fournir différentes informations. Ils peuvent être 1D (cela signifie qu'ils travaillent dans la dimension longitudinale de l'estuaire), 2D (c'est çà dire le long d'une section longitudinale ou d'une section transverse de l'estuaire) ou bien 3D (incluant la dimension verticale). Ces modèles prédisent les déplacements de l'eau et des sédiments en fonction de **forçages locaux** (direction et force des vents, cycle de marée, bathymétrie, granulométrie des sédiments et rugosité des fonds, etc.) et par l'intégration de spécificités fluviales (débits, charge particulaire) et marines (amplitude des marées, direction et vitesse des courants littoraux, houles, évènements climatiques exceptionnels).

À ces modèles purement physiques, **peuvent se rattacher des modules qui permettent de décrire la biogéochimie et le fonctionnement des écosystèmes estuariens**. Ces les modèles complexes combinant la physique, la chimie et la biologie peuvent vite devenir lourds et inutilisables. C'est pourquoi il est absolument nécessaire de synthétiser l'écosystème estuarien en simplifiant chacun de ses composants. La modélisation devient alors un compromis entre l'augmentation de la complexité du modèle et le besoin de disposer d'un outil pragmatique et cela en recourant à des sous-modèles ne prenant en compte que les composantes et les processus majeurs. Les modèles appliqués aux écosystèmes estuariens vont ainsi de modèles simples à des modèles très complexes, dont certains sont même

¹ Près du fond sans s'y attacher. Les poissons démersaux sont rencontrés par exemple près du fond sans pour autant y vivre de façon permanente (regroupe des espèces benthiques et benthopélagiques).

reconnus par leurs auteurs comme « inutilisables » en l'état pour la gestion ou pour tester des scénarios. Les modèles les plus complexes sont ceux qui s'appuient sur des équations qui traduisent les voies d'assimilation et de transfert des nutriments et d'énergie dans le cadre d'un continuum amont aval. Généralement, ces modèles sont souvent site-spécifiques car ils intègrent les spécificités hydrologiques et les contraintes résultant des configurations géomorphologiques, bathymétriques et hydrosédimentaires à divers temps de temps et d'espace. Si ces modèles correspondent à des investissements en temps et financiers importants, ils peuvent être utilisés pour tester des scénarios réels comme, par exemple, prédire et estimer les impacts potentiels sur l'estuaire d'actions telles que la construction d'infrastructures, le rejet d'effluents urbains plus ou moins traités, les apports diffus des activités et pratiques agricoles ou de l'aquaculture. Les modèles les plus simples sont eux, créés par des simples analyses de régression en utilisant des données pour développer une relation, par exemple entre la production primaire annuelle et les charges en azote issues des activités humaines. Mais de telles relations sont très bruitées et sont utilisées comme des estimations. Enfin, entre les modèles les plus simples et les plus complexes, les « box-models », partitionnent l'estuaire en un petit nombre de boîtes pour lesquelles les processus biogéochimiques et écologiques sont décrits mathématiquement.

Dans ce travail, nous présenterons les modèles qui sont les plus couramment employés à la fois dans des contextes d'acquisition de connaissances et comme outils d'aide à la décision/gestion dans des contextes de restauration.

Encart n° 3 : les approches de modélisation

La modélisation écohydrologique regroupe plusieurs approches :

- L'approche de modélisation basée sur la connaissance des processus/mécanismes écologiques (modèles mécanistiques).
- L'approche de modélisation basée sur des jeux de données (modèles empiriques).
- L'approche hybride combinant savoir écologique et données.

Le choix de la modélisation est généralement fait en accord avec les objectifs et les jeux de données disponibles.

L'approche de modélisation basée sur le savoir écologique (modèles mécanistiques, ou approche analytique)

Cette approche de modélisation (aussi appelée approche mécanistique, théorique), commence par l'identification du problème et par la collecte des jeux de données. La **modélisation conceptuelle** du système (structure simplifiée du système) est alors réalisée en sélectionnant les variables d'intérêt dans le système et les processus biogéochimiques pertinents qui connectent ces variables entre elles. Cette étape permet d'aboutir au modèle mathématique du système, composé d'équations à paramètres constants. Les valeurs de ces paramètres sont mesurées, estimées ou adaptées à partir de la littérature. Les trois étapes suivantes de la procédure de modélisation visent à tester et à améliorer les modèles écologiques. L'étape de **vérification** permet de démontrer que le formalisme du modèle est correct (vérification des calculs, des entrées du modèle et du code). L'étape de **calibration** permet d'estimer et d'ajuster les paramètres du modèle ainsi que les constantes pour améliorer l'accord entre la sortie du modèle et le jeu de données. Enfin, l'étape de **validation** renvoie à la performance du modèle. Elle permet de comparer les sorties du système simulé avec les observations réelles issues du système (en utilisant des données qui n'ont pas été utilisées lors du développement du modèle).

L'approche de modélisation basée sur les jeux de données (modélisation empirique, ou approche statistique)

Contrairement à l'approche basée sur le savoir écologique (ou mécanistique, théorique), l'approche basée sur les jeux de données vise à construire des modèles en « apprenant » des observations ou des données mesurées dans l'écosystème. Elle comprend une variété de méthodes, allant d'anciennes appartenant au domaine des statistiques, jusqu'à des plus récentes issues du domaine de l'intelligence artificielle, telles que le « **Machine Learning (ML)** » dans lequel les algorithmes permettent l'acquisition et l'intégration autonome du savoir. Cette capacité à apprendre de l'expérience, de l'observation analytique, résulte en un algorithme qui peut améliorer sa propre vitesse ou performance (ce qui constitue son efficacité). La tâche de modélisation dans l'approche basée sur les jeux de données, peut être spécifiée pour déterminer les dépendances entre les entrées du système (inputs) et ses sorties (outputs) à partir des données mesurées disponibles. Dans la terminologie de la modélisation, les entrées (inputs) correspondent aux valeurs des variables indépendantes ou les descripteurs ou les attributs, et les sorties (outputs) correspondent aux valeurs des variables dépendantes ou de la variable cible. Les données, correspondent quant à elles aux exemples connus qui sont composés d'entrées et de sorties correspondantes. A partir des exemples, un schéma d'apprentissage, ou modèle, se met en place et peut être utilisé pour prédire les futures sorties du système à partir des entrées connues, le but principal étant de minimiser la différence entre les sorties mesurées dans le système et les sorties prédites par le modèle. Le « Machine Learning » regroupe une variété de méthodes et d'algorithmes dont font partie par exemple les réseaux artificiels de neurones (ANN), les méthodes Bayésiennes, les arbres de décision (« decision trees »), etc.

2.7.2. Relations habitats-espèces

Une autre partie des outils recensés s'appuie sur les relations entre les habitats et le cycle de vie des espèces (modèles habitats-espèces, partie 6.3.). Comprendre la distribution des espèces (individus et populations) dans l'espace et dans le temps est un très vaste et ancien domaine de la recherche. Les multiples approches de modélisation développées jusqu'à aujourd'hui ont pour but de comprendre et prédire les réponses des espèces à l'environnement. Elles s'appuient sur de nombreuses théories de l'écologie et de l'évolution et permettent d'apporter des réponses face aux changements majeurs de l'environnement. Classiquement, ces approches relient des observations (données d'échantillonnage des organismes) à des prédicteurs environnementaux (les variables de l'environnement). Présentes sous formes de SIG-habitat fonctionnel, ou encore de modèles d'habitat, elles font désormais l'objet d'une application et de mise en œuvre dans le domaine de la conservation.

2.7.3. Transferts d'énergie

Le dernier type des modèles identifiés s'appuie sur les transferts de matière et d'énergie entre des compartiments représentés par des pools d'espèces intégrés au sein des réseaux trophiques (modèles des réseaux trophiques, partie 7.3.). Les activités de restauration visent très souvent à rétablir des conditions favorables pour des espèces cibles, mais elles oublient parfois que ces espèces sont l'une des composantes d'un réseau trophique auquel elles contribuent plus ou moins activement. Les effets de la restauration sur l'écosystème peuvent en effet influencer les espèces cibles directement ou indirectement *via* les modifications des flux d'énergie entre les diverses populations et communautés structurées au sein des divers réseaux trophiques

Ces diverses composantes sont en effet interconnectées par des flux spatio-temporels de matière, d'organismes et d'énergie (Loreau *et al.*, 2003). Ce sont par conséquent des systèmes dynamiques ouverts qui ne sont pas en équilibre thermodynamique en raison des flux d'énergie et de matière qui traversent leurs frontières et qui circulent en permanence à l'intérieur. Ils sont donc constamment en train de maintenir un état de faible entropie (ou faible degré d'organisation du système) par rapport à leur environnement (Jørgensen et Fath, 2004). Il existe deux types d'apports d'énergie ; l'énergie solaire qui entre dans l'écosystème *via* la photosynthèse et des apports et exports organiques et inorganiques qui traversent le système et le relie à des systèmes adjacents. Une partie de l'énergie solaire entrante est transformée en chaleur et est perdue en permanence par l'écosystème (Ulanowicz et Hannon, 1987). Cette exportation correspond à la respiration des organismes (conversion métabolique). La différence entre l'énergie entrante et l'énergie dissipée équivaut à l'énergie temporairement stockée au sein de la biomasse (Nielsen et Ulanowicz, 2000 ; Marques et Jorgensen, 2002 ; partie 7.1.). Les écosystèmes maintiennent donc leur fonctionnement grâce aux échanges de flux de matière et d'énergie entre les différents compartiments biologiques qui les composent structurés au sein d'un réseau trophique. Comme tous les systèmes vivants, les écosystèmes évoluent en passant par différents états de maturation (croissance, développement et sénescence). L'ensemble des caractéristiques de ces états peut être appréhendé par des mesures (combinées en indices) relatives à la quantité, à l'intensité des flux, à leur origine et leurs interactions (voir la revue établie par Saint Béat *et al.*, 2015). Nous reviendrons plus en détails sur les aspects du fonctionnement et des mesures dans les parties relatives au fonctionnement des réseaux trophiques (partie 7.1) et aux outils qui caractérisent et prédisent leurs évolutions possibles (partie 7.3.).

3. S'orienter dans le document

La démarche suivie dans ce document doit permettre de choisir le/les outil(s) à partir d'une ou plusieurs problématique(s) écologique(s) (Tableau 2, Figure 8).

Les **problématiques écologiques** constituent le point d'entrée de la réflexion vers **les outils** à mobiliser. Elles mènent à des **questionnements de restauration** (Figure 8) qui concernent une ou plusieurs **fonctionnalités écologiques** (Tableau 2).

Ces **questionnements** de restauration peuvent être rattachés à deux ensembles relatifs respectivement à la qualité de l'eau et aux habitats. Ils peuvent en outre se décliner en autant de versions possibles qu'il existe de contextes et de décisions de restauration. C'est la raison pour laquelle un travail de regroupement des questionnements les plus génériques a été mené et est illustré ici à l'aide d'exemples d'objectifs de restauration.

Les questionnements ne s'appréhendent généralement pas seuls au cas par cas. Par exemple, si l'on s'intéresse au rôle fonctionnel des vasières dans les estuaires, le questionnement peut porter sur les vasières tout autant comme habitat essentiel pour les poissons ou les oiseaux, ou comme site important pour la production primaire. Néanmoins cela implique toujours qu'il faut notamment s'intéresser aux facteurs hydro-morpho-sédimentaires qui permettent :

- d'une part, l'existence des vasières intertidales et donc les facteurs de contrôle des processus d'érosion et de dépôt et des bilans dynamiques qui déterminent aussi les caractéristiques structurelles des vasières comme par exemple, l'organisation des chenaux par lesquels s'opèrent les échanges d'eau et de matière en fonction des cycles de marée ;
- d'autre part, leur maintien sur le long terme garantissant la pérennité des habitats face à des menaces comme, par exemple, l'augmentation du niveau moyen de la mer.

Cette étape explique donc les deux sous-questionnements qui peuvent être posés : « **comment favoriser le développement des habitats sédimentaires et comment les maintenir ?** ».

S'intéresser au rôle que ces vasières jouent en tant que nourricerie pour les juvéniles de poissons nécessite donc de comprendre comment la vasière peut constituer un habitat favorable aux organismes estuariens. Cela implique donc de s'interroger sur sa nature ainsi que sur son positionnement et sa connectivité au sein de la mosaïque des habitats et des écosystèmes estuariens pour être atteinte, occupée et efficacement exploitée par les juvéniles. Ceci débouche sur deux autres sous-questionnements : « **comment rendre les habitats sédimentaires favorables, accessibles et connectés?** » et « **comment pérenniser leurs contributions à la capacité trophique globale de l'écosystème estuarien ?** ».

Enfin, la qualité de l'habitat pour les organismes estuariens sous-entend nécessairement que les conditions environnementales soient compatibles avec le développement de la végétation et dans la gamme de tolérance de toutes les autres communautés : poissons, invertébrés, oiseaux. Dans ce contexte, les conditions d'oxygénation sont un facteur sélectif et de structuration très important. Les apports excessifs de nutriments et de matière organique, en favorisant les phénomènes d'eutrophisation et de surconsommation d'oxygène par la respiration et pour la minéralisation des nécromasses affectent sévèrement l'oxygénation de la colonne d'eau et plus largement les habitats intertidaux. D'autres problématiques liées aux apports de polluants et aux modifications de salinité peuvent aussi avoir des conséquences importantes. Notamment, des modifications morphologiques de l'estuaire peuvent entraîner

des changements de la salinité au niveau global. C'est la raison pour laquelle deux sous-questionnements associés à la biochimie de l'eau nécessitent d'être posés : « **comment prédire les effets des apports de nutriments sur la production primaire ?** » et « **comment prédire les effets des modifications physiques sur la dynamique biogéochimique ?** ».

Finalement, si restaurer la fonction de nourricerie des vasières est l'objectif affiché, il ne pourra être atteint qu'en considérant un croisement de divers questionnement et approches. Aussi, après les parties relatives à la présentation des outils, nous discuterons plus en détail de ce croisement des approches.

Les outils (modèles) identifiés peuvent être associés aux 4 perspectives de **fonctionnement estuarien** précédemment présentés (partie 2.6.). Ils permettent d'appréhender le ou les fonctionnement(s) estuarien(s) d'intérêt avec plus ou moins de complexité. Issus de la recherche et du développement menés en milieu académique ou au sein de différents bureaux d'études, ils permettent de décrire et prédire le ou les fonctionnement(s) dans différents contextes d'acquisition de connaissances ou de restauration².

Ils peuvent être regroupés de la façon suivante, et seront détaillés ultérieurement dans le document :

Fonctionnement biogéochimique (partie 4.1)

Catégorie 1 : les modèles biogéochimiques (partie 4.3)

Les modèles biogéochimiques permettent de décrire et quantifier la dynamique des matières (essentiellement celle des nutriments et celle des contaminants) intégrant les réactions auxquelles elles sont soumises durant leur transport le long du continuum estuarien (modèles de transport réactionnel) et à travers les premiers maillons du réseau trophique qui relie le cycle des nutriments aux productions primaire et secondaire (modèles NPZD : Nutriments, Phytoplancton, Zooplancton, Détritique). Le but de ces modèles est notamment de pouvoir proposer des scénarios à analyser aussi bien pour améliorer connaissance du fonctionnement écologique (articulation processus-habitat) que pour proposer de nouvelles stratégies de gestion des apports. Par exemple, d'un scénario à l'autre, et selon des choix qui lui sont propres, le porteur de projet (via le modélisateur) va, directement ou indirectement, faire changer la variable centrale des concentrations/flux en nutriments/contaminants en modifiant les valeurs des facteurs de contrôle des processus qui la régissent (paramètres constitutifs du modèle) comme, par exemple, les apports en nutriments, le débit et la morphologie (qui jouent notamment sur les temps de résidence et sur la salinité).

Fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire (partie 5.1.)

Catégorie 2 : les modèles hydro-morpho-sédimentaires (partie 5.3.)

Ces modèles reposent sur les liens entre l'hydrodynamique, les apports sédimentaires et les réponses des habitats sédimentaires (comme les marais et les vasières) à une modification de ces contraintes hydrosédimentaires et cela tant :

- d'un point de vue structurel : topographie, granulométrie, bathymétrie, organisation des chenaux, structure de la végétation que;

² Les réflexions et outils présentés et discutés dans ce rapport sont issus en très grande majorité de la littérature scientifique publiée (457 articles du rapport précédent, cf. Capderrey et al., 2016, additionnés de 80 nouvelles références). Voir méthode d'analyse en Annexe.

- fonctionnel : (dé)stockage des nutriments, transport de la matière organique, accélération ou dissipation des houles et des courants de marée, etc.

Les outils répertoriés regroupent notamment :

- des modèles permettant d'appréhender les processus hydrosédimentaires régissant le développement sédimentaire des plateformes intertidales et permettant le couplage avec des modèles de réponse de la végétation/ou des communautés benthiques ;
- des modèles de développement et de dynamique des structures de drainage (propriétés géométrique des marais et chenaux et évolution de leur développement) ;
- des modèles sédimentaires globaux permettant par exemple, de prédire les réponses à long terme et à grande échelle des habitats intertidaux aux modifications des conditions hydro-morpho-sédimentaires.

Fonctionnement support au cycle de vie des espèces (partie 6.1.)

Catégorie 3 : les modèles basés sur les relations habitat-cycle de vie des espèces (partie 6.3.).

Les modèles regroupés dans cette catégorie se basent sur l'analyse des réponses biologiques aux différentes variables constituant l'habitat ou le milieu de dispersion. Cet ensemble de modèles contient :

- les différentes approches statistiques employées pour définir les habitats potentiels et les méthodes pour faire de ces modèles des outils plus opérationnels (indices d'habitat favorables, cartographies des habitats favorables) ;
- les modèles permettant de prédire l'atteinte de ces habitats favorables par la ou les espèce(s) concernée(s). Il s'agit notamment des approches de géomatique permettant de modéliser la connectivité structurelle et fonctionnelle et d'obtenir des cartographies des habitats connectés dans l'espace et le temps ;
- les modèles autour des réponses biologiques tels que des modèles individu centrés ou qui permettent d'identifier des priorités de restauration (hiérarchiser les bénéfices de restauration en fonction des réponses des espèces et des populations).

Fonctionnement des réseaux trophiques (partie 7.1.).

Catégorie 4 : les modèles trophiques (partie 7.3.).

Ces modèles s'appuient sur le fonctionnement des réseaux trophiques et reposent sur deux approches essentielles :

- les réseaux trophiques sont caractérisés par leur structure et différents indices informent sur la structure et l'état de l'écosystème à un instant t ;
- les réseaux trophiques sont modélisés dans l'espace et dans le temps. Ces modélisations peuvent être ajustées pour prendre en compte différents types de modifications de l'environnement et d'interactions (trophiques et non trophiques).

Le niveau de réhabilitation des fonctions écologiques repose sur la structure et l'arrangement spatial des habitats ainsi que sur l'intensité des processus qui s'y déroulent. En estuaire, les facteurs qui contrôlent cette intensité sont en particulier liés à la dynamique hydro-morpho-sédimentaire et à ses incidences (salinité de l'eau et des sols, temps de résidence des masses d'eau, flux de matière et d'énergie) et aux concentrations en polluants. Les outils identifiés regroupent avec différents niveaux de complexité des approches qui permettent d'appréhender au mieux les liens entre la dynamique hydrosédimentaire et le développement des structures des habitats³ et des processus qui s'y déroulent.

Une partie est consacrée à **chaque outil et son fonctionnement** majeur associé. Elle reprend :

- une synthèse des connaissances sur le fonctionnement considéré (parties 4.1., 5.1., 6.1., 7.1.).

Chaque fonctionnement fait l'objet d'un paragraphe synthétique sur **l'état actuel des connaissances** sur ce fonctionnement et reprend les **fonctionnalités écologiques** les plus concernées par les modifications/dégradations des estuaires :

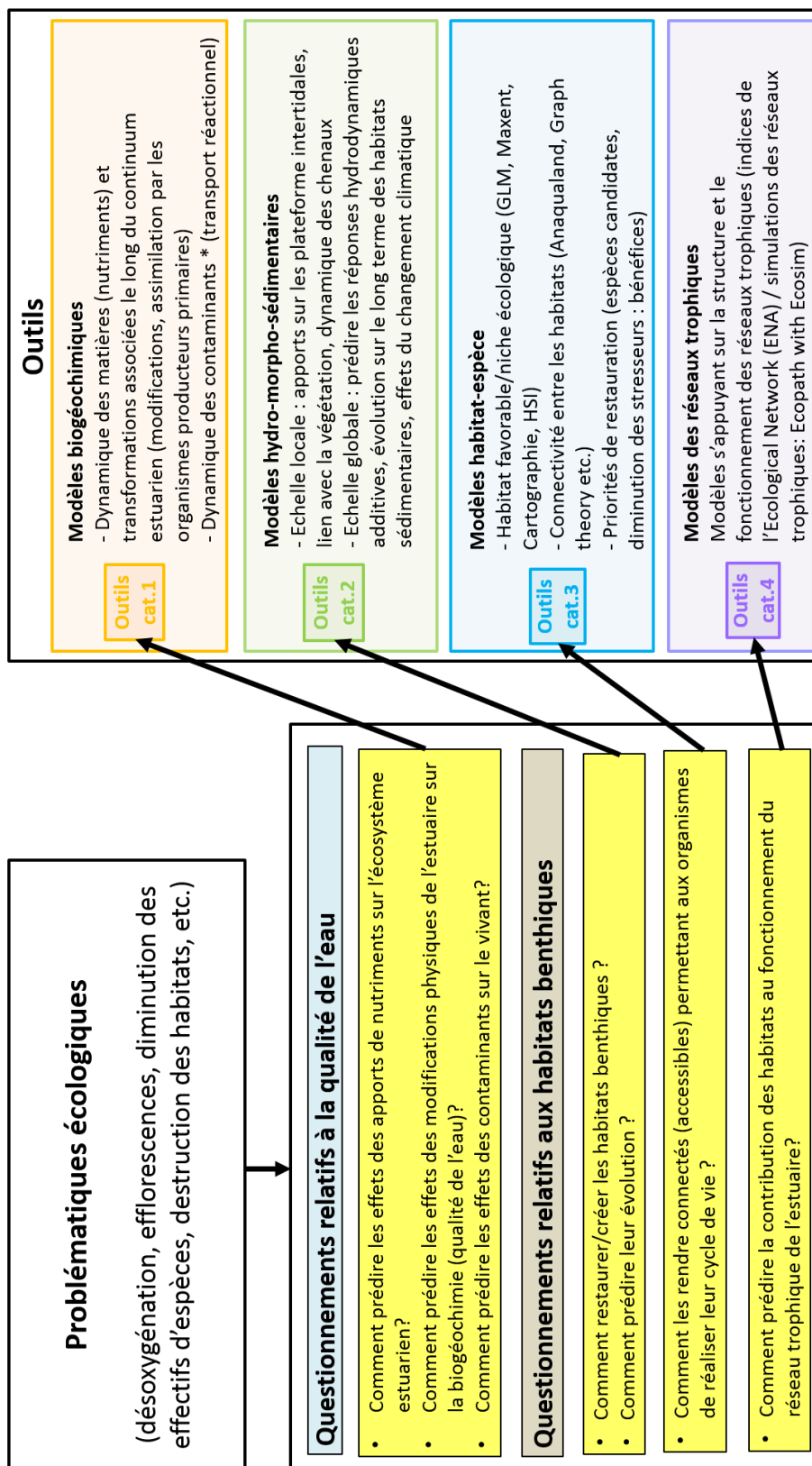
- o synthèse sur le fonctionnement biogéochimique (partie 4.1.),
- o synthèse sur le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire (partie 5.1.),
- o synthèse sur le fonctionnement support au cycle de vie des espèces (partie 6.1.),
- o synthèse sur le fonctionnement des réseaux trophiques (partie 7.1.) ;
- les enjeux et les questionnements de restauration (parties 4.2., 5.2., 6.2., 7.2. ; Tableau 2, colonne 1 ; Figure 8).

Pour chaque type de fonctionnement, les enjeux et les questionnements de restauration les plus fréquents sont détaillés :

- o enjeux d'une restauration du fonctionnement biogéochimique (par exemple limitation aux processus d'eutrophisation, réduction des phases d'hypoxie, etc.) (partie 4.2.),
- o enjeux d'une restauration du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire (par exemple, création de zones tampon, favorisation du stockage et ou déstockage de nutriments, etc.) (partie 5.2.),
- o enjeux d'une restauration pour soutenir le cycle de vie des espèces (par exemple, renforcement des fonctions de nourricerie, d'alimentation, de repos ou de refuge pour divers taxons estuariens) (partie 6.2.),
- o enjeux d'une restauration d'un fonctionnement trophique (par exemple, soutien au développement de compartiments essentiels au fonctionnement des réseaux trophiques estuariens, gestion et pérennisation des activités halieutiques (pêche, aquaculture, conchyliculture, etc.) (partie 7.2.) ;
- Le détail des outils (parties 4.3., 5.3., 6.3., 7.3.)
 - o présentation des modèles les plus « emblématiques »,
 - o les données nécessaires et le principe de fonctionnement,
 - o un renvoi vers des fiches techniques et des fiches exemples d'application ;

³ Voir Tableau 1, typologie des habitats.

- Le domaine d'application et les limites (**Parties 4.4., 5.4., 6.4., 7.4**)
 - o les modalités d'application,
 - o les compétences requises,
 - o les possibilités de l'outils et les connaissances à mobiliser/acquérir ;
- Des fiches techniques des modèles et une fiche exemple de l'application des modèles.



* Les modèles de bioaccumulation des contaminants dans le réseau trophique et de leurs effets ne sont pas abordés dans cette étude.

Figure 8 : Démarche d'orientation vers les outils.

Le tableau 2 ci-dessous propose une vision de l'ordre des outils à déployer par rapport à des types de problématiques écologiques (et leurs déclinaisons).

| Problématiques | Fonctionnalités | Restauration | Outils | Priorité |
|---|--|---|---|----------|
| <ul style="list-style-type: none"> • Désoxygénation <ul style="list-style-type: none"> →Mortalité →Barrière à la migration →Modification des cycles biogéochimiques →Répercussions sur le réseau trophique • Efflorescences <ul style="list-style-type: none"> →Excès de la matière organique →Désoxygénation →Modifications communauté de producteurs primaires et répercussion sur le réseau trophique (+ espèces opportunistes) →Toxines phytoplanctoniques • Déclin de la productivité de l'estuaire <ul style="list-style-type: none"> →Effondrements des stocks d'espèces | <ul style="list-style-type: none"> Production primaire Recyclage Production secondaire Corridor/connectivité | <ul style="list-style-type: none"> Action sur les sources de nutriments et de la matière organique pour enrayer l'eutrophisation (tenant compte rapport entre CNP Si) Zones de rétention des éléments nutritifs et des flux diffus Zones humides ripariennes végétalisées ou non (ecotone, annexes hydrauliques, chenaux latéraux (étiers, filandres...), schorres / slikkes / marais) Modification de l'hydropériode fréquence, durée des immersions | Outil 1 : modèles biogéochimiques pour prédire les effets des actions | +++ |
| | | | Outil 2 : modèles HMS ⁴ pour prédire la distribution spatiale et types de zones de rétention et leur évolution | ++ |
| | | | Outil 4 : répercussion sur les réseaux trophiques | + |

⁴ HMS : Hydro-Morpho-Sédimentaire

| | | | | |
|--|--|---|---|-----|
| <p>• Diminution (ou modification) des effectifs des espèces caractéristiques commerciales ou patrimoniales (dont surpêche)</p> | <p>Alimentation/refuge-repos/ Production secondaire Corridor/connectivité</p> | <p>Restaurer les habitats manquants pour accomplir le cycle de vie des espèces concernées (dont habitats de sa ressource alimentaire) Restaurer la connectivité entre les habitats Restaurer la qualité de l'eau, si impact sur la population Gestion des stocks d'espèces commerciales et modification des pratiques (mode de capture)</p> | <p>Outil 3 : modèle habitat/cycle de vie des espèces</p> | +++ |
| | | | <p>Outil 2 : modèle HMS pour prédire la distribution spatiale et les types d'habitats</p> | +++ |
| | | | <p>Outil 4 : modèle trophique pour diagnostiquer les dysfonctionnements et prédire les effets des actions de restauration sur le réseau trophique</p> | +++ |
| <p>• Réduction et dégradation des zones inter- et sub-tidales (ex. endiguement, chenalisation)</p> <p>→Réduction/perte des habitats pour différents stades de vie (ex. nurserie pour les juvéniles de poissons)</p> <p>→Exacerbation du risque d'inondation en amont (disparition des zones de dissipation d'énergie)</p> | <p>Alimentation, nurserie, refuge-repos, reproduction, transit Corridor/connectivité Production primaire Production secondaire Recyclage Régulation des flux hydro-sédimentaires (ex. rétention des MES)</p> | <p>Restaurer les habitats manquants pour accomplir le cycle de vie des espèces-cibles (espèces-parapluie, espèces-ingénieurs, espèces « clé de voute ») Restauration <i>a priori</i> (reconstitution des habitats antérieurs) Restaurer les habitats pour diversifier la mosaïque d'habitats (objectif : augmentation de la résilience et/ou de la stabilité d'écosystème) ? Restaurer la connectivité entre les habitats</p> | <p>Outil 2 : modèle HMS pour prédire l'évolution des zones visées par la restauration</p> | +++ |
| | | | <p>Outil 3 : modèle habitat/cycle de vie des espèces</p> | +++ |
| | | | <p>Outil 4 : modèle trophique pour diagnostiquer les dysfonctionnements et prédire les effets des actions de restauration sur le réseau trophique</p> | + |
| | | | <p>Outil 1 : modèle biogéochimique pour prédire l'effet sur la qualité de l'eau</p> | + |

| | | | | |
|--|--|--|--|-----|
| <p>• Remontée du front de salinité</p> <p>→Modification des distributions des peuplements en lien avec leur tolérance à la salinité</p> <p>→Modification des habitats</p> | Production primaire | Gestion des apports en eau douce | Outil 2 : modèle HMS pour prédire la distribution des habitats | +++ |
| | Production secondaire | Restauration morphologique en lien avec la pénétration de la marée | Outil 3 : modèle habitat/cycle de vie des espèces | +++ |
| | Alimentation/nourricerie/efuge/repos/reproduction | | Outil 4 : modèle trophique pour prédire et évaluer les modifications du réseau trophique | ++ |
| | Recyclage des éléments nutritifs/stockage/déstockage | | Outil 1 : modèle biogéochimique pour prédire l'effet sur la qualité de l'eau | + |
| <p>• Portes à flot, barrages et écluses</p> <p>→Entrave aux flux d'eau, des matières et aux déplacements des organismes.</p> <p>→Modification des distributions des peuplements en lien avec leur tolérance à la salinité</p> <p>→Modification des habitats</p> | Corridors biologiques (continuité) | Restauration des continuités écologique et hydro-sédimentaire | Outil 2 : modèle HMS pour prédire la distribution des habitats et évolution des flux | +++ |
| | Connectivité des habitats | | Outil 3 : modèle habitat/cycle de vie des espèces | +++ |
| | Production primaire | | Outil 1 : modèle biogéochimique pour prédire l'effet sur la qualité de l'eau | ++ |
| | Production secondaire | | Outil 4 : modèle trophique pour prédire et évaluer les modifications du réseau trophique | + |
| | Alimentation/nourricerie/efuge/repos/reproduction | | | |
| | Recyclage des éléments nutritifs/stockage/déstockage | | | |

| | | | | |
|---|---|-----------------------------------|--|-----|
| <p>• Remaniement des sédiments/ perturbation des fonds (navigation, dragages, clapage, chalutage, mouillage, extraction de granulats, aquaculture)</p> <p>→Augmentation de la turbidité / sédimentation accrue /arrachage de la végétation/dégradation des habitats...</p> | Production primaire | Eviter les périodes « sensibles » | Outil 2 : modèle HMS pour prédire la distribution des habitats et évolution des flux | +++ |
| | Production secondaire | | Outil 1 : modèle biogéochimique pour prédire l'effet sur la qualité de l'eau | ++ |
| | Alimentation/hourricerie/r efuge/repos/reproduction | | Outil 3 : modèle habitat/cycle de vie des espèces | ++ |
| | | | Outil 4 : modèle trophique pour prédire et évaluer les modifications du réseau trophique | + |

Tableau 2 : Outils à déployer face à des grands types de problématiques écologiques.

Exemple d'orientation vers les outils

À partir des éléments ci-dessus, nous proposons d'illustrer la démarche d'orientation vers les outils à l'aide de deux exemples de problématiques écologiques.

Problématique écologique /enjeu :

- 1- Enjeu « aquaculture », ou « pêche » : présence de toxines dans des coquilles Saint-Jacques suite à des efflorescences (« blooms ») de dinoflagellés ou de diatomées productrices de phytotoxines toxiques;
→ Ex : déséquilibre dans le cycle des nutriments (rapport Si/N déséquilibré, trop grande quantité des nutriments, temps de résidence trop important favorisant la production primaire, etc.)
- 2- Indicateur poisson type DCE traduisant un « mauvais » état des peuplements
→ Ex : manque, inaccessibilité ou mauvaise qualité physique et chimique au sein des habitats exploités par les juvéniles de poissons en tant que nourriceries ou comme zone de refuge vis-à-vis des prédateurs)

Fonctionnalités écologiques altérées ou perdues :

- 1- Production primaire : recyclage et régulation des concentrations en des nutriments,
- 2- Fonction de nourricerie et de refuge

Action de restauration envisagée :

- 1- Réduction de l'occurrence des phénomènes de bloom d'un facteur « x » en contrôlant les apports nutritifs (d'un facteur « y ») afin que leurs concentrations absolues et relatives restent inférieures à certains seuils.
- 2- Faciliter l'accessibilité et réhabiliter la qualité et la productivité des vasières afin de permettre l'alimentation et le refuge pour les juvéniles de poissons.

Fonctionnement et catégorie d'outil à considérer :

- 1- **Fonctionnement biogéochimique**
→ Outils catégorie 1 **modèles biogéochimiques** (par exemple, modèles de transport réactionnel, couplant l'hydrologie, la dynamique sédimentaire et les réponses biologiques)
- 2- **Fonctionnement essentiel au cycle de vie des espèces** (présence, connectivité/accessibilité des habitats), + **fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire** : apports sédimentaires et hydrologie : pour la surface de l'habitat (quantité de chenaux, la profondeur, la surface totale), + **fonctionnement biogéochimique** (apports de nutriments et réactions associées) => en termes de qualité biochimique (eau) + **fonctionnement trophique** : assimilation efficace de la ressource trophique

Combinaison des outils **catégorie 2**, **catégorie 3** et **catégorie 4** (croisement).

4. Fonctionnement biogéochimique

4.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES

Parmi les problématiques écologiques rencontrées sur l'ensemble des estuaires mondiaux, la principale concerne le dysfonctionnement biogéochimique. Le phénomène d'eutrophisation lié aux excédents de nutriments est ainsi associé à de multiples effets comme l'hypoxie, les perturbations de la production primaire voire les risques d'intoxications ou de dystrophie. Depuis plusieurs décennies, des actions de restauration de la qualité de l'eau ont été mises en place sur des portions estuariennes mais aussi sur l'ensemble des bassins versants, le plus souvent grâce à l'appui de modèles mathématiques prédisant le devenir des matières en suspension (particules organiques et inorganiques). Pour mieux appréhender le fonctionnement de ces outils (partie 4.3.) il est important de comprendre la dynamique des processus chimiques permettant la transformation de la matière et de l'énergie à l'intérieur de l'estuaire (échanges entre les différents habitats, entre les organismes et même au sein des organismes).

Les processus de production et de minéralisation de la matière organique se déroulent dans des environnements différents : (1) au sein de la colonne d'eau (matières particulaires en suspension ou en cours de sédimentation, matières dissoutes) et (2) dans les compartiments sédimentaires (eaux interstitielles, interface avec la colonne d'eau). Ces processus de transformation peuvent être appréhendés à une échelle plus ou moins fine du réseau trophique (cellule, organisme, réseau) et du paysage estuarien (de quelques centimètres à l'ensemble du continuum bassin versant-estuaire-baie).

La littérature portant sur les outils de la restauration renvoie à ces processus décrivant l'influence sur les flux de nutriments et la production biologique et l'évolution des apports de matière organique ou minérale dans la colonne d'eau. Les outils intègrent de plus en plus de scénarios qui concernent les apports de matière à l'estuaire et les leviers de gestion portant sur les rejets via la modélisation des processus biogéochimiques de déroulant au sein de la colonne d'eau et le long du continuum fluvial - estuarien.

Nous proposons dans cette partie de faire un rappel sur les principales fonctions biogéochimiques assurées par les estuaires en insistant sur la colonne d'eau. Pour cela, nous détaillerons les principaux processus qui sous-tendent ces fonctions écologiques (Figure 9) pour que le lecteur puisse mieux appréhender les outils présentés dans la partie 4.3.).

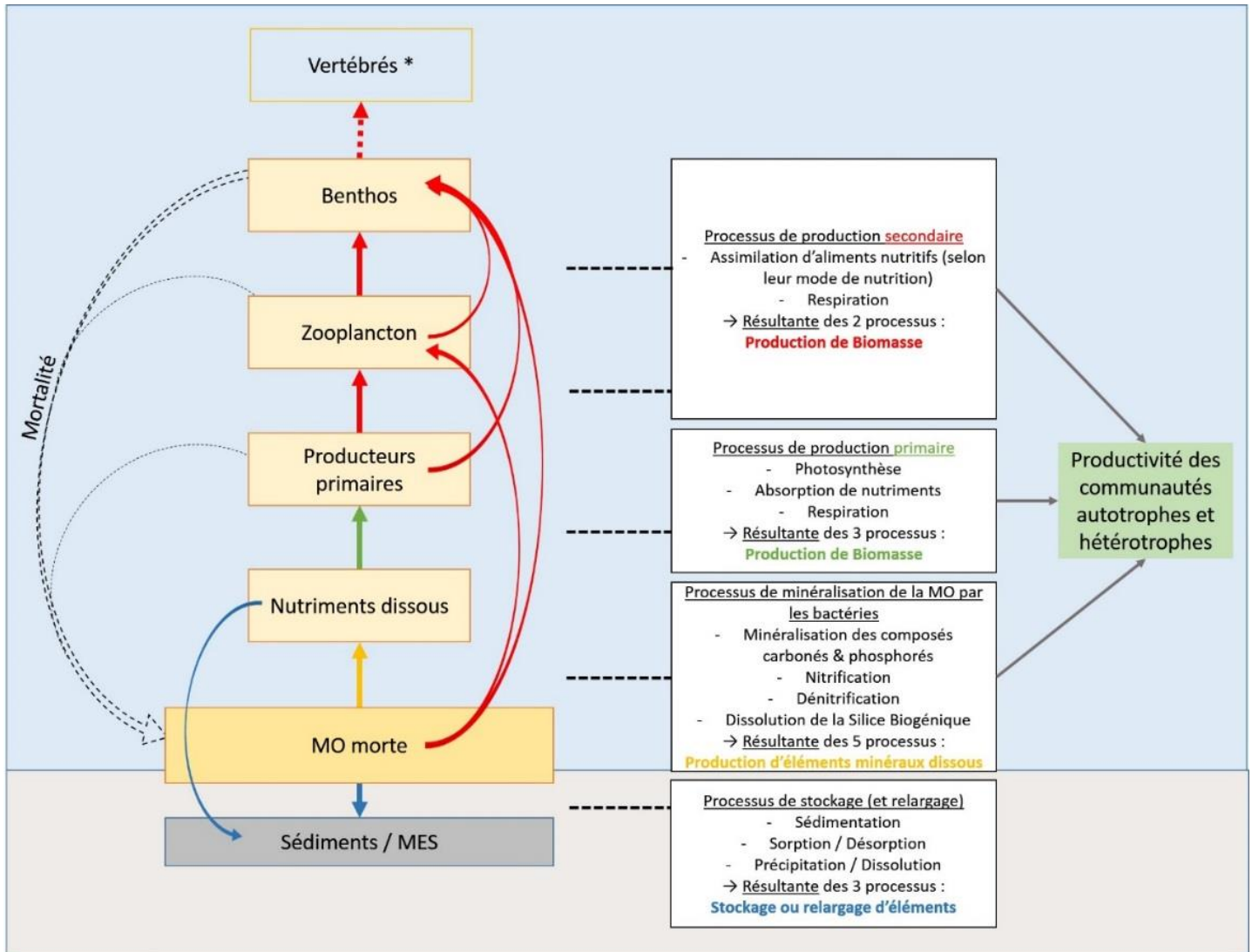


Figure 9 : Principales fonctions écologiques et processus biogéochimiques sous-jacents.

4.1.1. Production primaire

La production primaire (Figure 10) est définie par la production de biomasse vivante végétale par des organismes autotrophes photosynthétiques très majoritairement dominés par des communautés d'origine végétale mais aussi bactérienne : cyanobactéries et bactéries chimio et photo-litotrophes). Cette production est issue de deux processus majeurs : la photosynthèse et l'assimilation de nutriments minéraux. Les variations spatio-temporelles des conditions environnementales comme la température, les apports et la disponibilité en nutriments, la salinité, le temps de résidence des masses d'eau, ou encore les conditions d'éclairement, influencent l'intensité du déroulement des processus photosynthétiques. Pour les eaux, la turbidité très variable au sein des estuaires, et particulièrement lors de l'existence d'un bouchon vaseux constitue un paramètre majeur de limitation de la productivité primaire.

La production primaire est réalisée par les organismes autotrophes sessiles ou mobiles, planctoniques ou benthiques à savoir :

- les microalgues qui incluent :
 - o phytoplancton : procaryotes (ex : cyanobactéries) et algues unicellulaires ou coloniales microscopiques en suspension dans la colonne d'eau,
 - o microphytobenthos : algues unicellulaires ou coloniales microscopiques colonisant les substrats notamment à l'interface eau-sédiment ;
- les macrophytes qui incluent :
 - o macroalgues : algues pluricellulaires présentes dans la zone benthique, généralement accrochées à un substrat dur,
 - o la végétation aquatique submergée (angiospermes) : colonisant les zones subtidales et intertidales comme les vasières ou les fonds sablo-vaseux (ex : *Zostera marina* et *Z. noltei*) ; ou temporairement plus ou moins durablement inondées au sein des zones intertidales (marais à *Spartina sp.*, *Zostera noltei*) et supratidales (joncs, bruyères) ;
- les bactéries autotrophes.

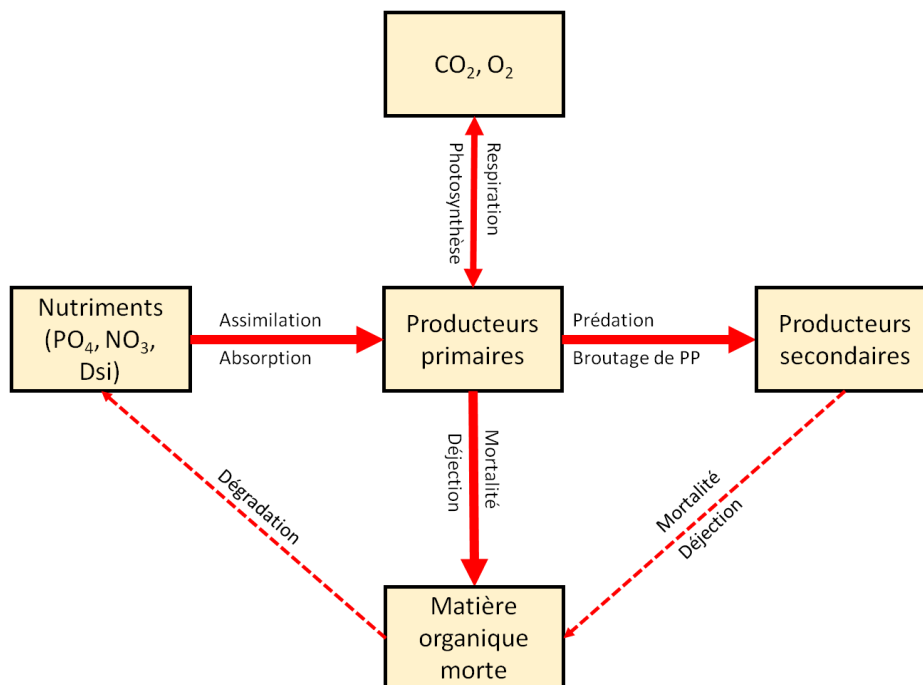


Figure 10 : Fonction de production primaire et processus sous-jacents.
 PP : producteur primaire, DSi : silice dissoute. Les flèches pleines représentent les processus liés directement à la production primaire, les flèches en pointillés représentent les processus indirectement liés à la production primaire.

4.1.2. Production secondaire

La production secondaire est assurée par les organismes hétérotrophes. Elle est définie par l'accroissement de biomasse de l'ensemble des individus d'une population c'est-à-dire comme la somme des croissances individuelles.

Elle concerne les organismes comme :

- les herbivores (les consommateurs primaires) qui se nourrissent de microalgues et macrophytes. ;

- les carnivores (les consommateurs secondaires) qui regroupent deux grandes communautés écologiques ; une communauté planctonique : le zooplancton et une communauté benthique : le zoobenthos. Ils peuvent par ailleurs être regroupés en différentes classes de tailles grâce aux préfixes nano – (>20µm) micro- (< 0,2 mm), méio- (>1 mm) ou macro/méga- (visible à l'œil nu).

La production secondaire est par conséquent la résultante des processus se déroulant au niveau inférieur qui concernent l'assimilation et la transformation des nutriments en biomasse consommable. Dans notre approche, celle-ci ne sera pas décrite dans la partie fonctionnement biogéochimique.

4.1.3. Recyclage des nutriments (stockage et déstockage)

Dans l'écosystème, le transfert de l'énergie chimique stockée au sein de la biomasse via les réseaux trophiques, s'accompagne d'une libération des nutriments susceptibles alors d'être à nouveau disponibles et immobilisables dans une nouvelle biomasse autotrophe. Ces transformations chimiques se réalisent au sein même des organismes mais aussi dans la colonne d'eau et les sédiments par l'action des communautés microbiennes et de leurs enzymes qui réalisent la minéralisation de la nécromasse. Comme précisé précédemment, la colonne d'eau et les habitats benthiques sont étroitement interdépendants car liés par de nombreux échanges d'eau, de matière et d'énergie.

Les nutriments sont des composés organiques ou minéraux nécessaires au fonctionnement des organismes et *in fine* de l'écosystème. Le transfert d'énergie chimique dans l'écosystème commence par leur transformation en matière organique bactérienne ou végétale (absorption, assimilation, stockage) et par le processus inverse de dégradation ; il s'agit du premier maillon des réseaux trophiques. Le passage d'un individu à la population, puis à la communauté et enfin au réseau trophique marque des changements biogéochimiques, mais les autres maillons fonctionnent de façon assez similaire. Nous nous concentrerons dans cette section sur le phénomène de recyclage à l'échelle du premier maillon (matière organique, nutriments, minéraux, production primaire, mais nous reviendrons plus en détails sur les transferts d'énergie et donc du fonctionnement des réseaux trophiques dans leur intégralité dans la partie 7.1.).

La matière organique est composée des éléments C, H, P, Si, N, etc. Elle est produite dans l'estuaire ou y est transportée par ruissellements, par les eaux souterraines, ou par rejets directs dans le chenal principal. D'origine naturelle ou synthétique, elle peut exister sous forme particulière dans les sédiments ou dans la colonne d'eau et sous forme dissoute ou colloïdale dans la colonne d'eau ou l'eau interstitielle (chacune de ces formes correspondant à des tailles différentes). Une fraction de la matière organique peut être (bio)dégradée (matière organique labile) en matière minérale, alors que l'autre partie se dégrade sur des échelles de temps plus longues (matière organique réfractaire). La majorité de la matière organique trouvée dans les substrats sédimentaires et les matières en suspension (MES) est constituée de mélanges de produits végétaux, microbiens et animaux présents à différents stades de dégradation.

Les producteurs primaires (bactéries, plantes aquatiques : macrophytes, macro-algues et micro-algues) sont majoritairement autotrophes. Ils absorbent surtout des éléments sous forme minérale (par exemple nitrate (NO_3^-), phosphate (PO_4^-), silice biogénique (BSi, pour les diatomées ou les silicoflagellées) mais également par exemple, des métaux traces comme le fer et des vitamines. Certains producteurs primaires sont également mixotrophes (photosynthèse et phagotrophie) comme certaines cyanobactéries. Ce n'est qu'après l'absorption de ces nutriments minéraux présents dans les eaux estuariennes (eaux interstitielles des sédiments ou colonne d'eau) que les producteurs primaires synthétisent eux-mêmes la matière organique dont ils ont besoin pour leur développement (processus de réduction).

Le recyclage des nutriments prend donc en considération les processus associés à la dégradation de la matière organique en nutriments minéraux (ou minéralisation), et leur absorption par les producteurs primaires. Cela implique particulièrement :

- le carbone

Le carbone est le principal composant de la matière organique. Les processus qui y sont associés sont ceux de sa production (*via* la biomasse par exemple) et ceux de sa dégradation (ou minéralisation). La minéralisation des composés carbonés est donc un proxy de la minéralisation de la matière organique. Ce processus implique la transformation des formes organiques en formes minérales et donc le changement de composition de la matière organique présente. En plus de permettre de comprendre la dégradation de la MO dans le milieu aquatique, l'étude des composés carbonés permet de suivre les échanges d'énergie au sein de l'écosystème et de ses réseaux trophiques ;

- le phosphore

Le phosphore joue un rôle important dans les processus comme la photosynthèse et les processus du métabolisme tels que le maintien des parois cellulaires et les transferts énergie (Statham, 2012). Il peut également être un facteur limitant de la production primaire. Sa dégradation (ou minéralisation) est importante pour le rendre assimilable. Le suivi des concentrations en composés phosphorés est un des proxys du processus de la minéralisation de la matière organique. Ce processus permet de réduire le phosphore organique en produisant du phosphate à l'aide de bactéries dégradant la matière organique (grâce à la phosphatase alcaline). Le cycle du phosphore en milieu aquatique est complexe et contient de nombreux processus. Voici, toutefois les trois principaux processus qu'il est important de considérer lorsqu'on s'intéresse aux processus autour du phosphore :

- minéralisation (*i.e.* dégradation) du phosphore organique : $P_{org} \rightarrow P_{inorg} (PO_4)$,
- assimilation du phosphore par les organismes autotrophes : $P_{inorg} (PO_4) \rightarrow P_{org}$,
- sorption et désorption qui sont des processus liés aux fonctions de stockage ou de relargage de phosphore dans les sédiments ou les MES : $P_{inorg} (PO_4) \rightarrow P_{inorg Part}$,
- association avec le fer et calcium (sous forme d'oxydes de fer et de calcium) : les oxydes de fer ont tendance à piéger le phosphate et sont présents en conditions bien oxygénées ;

- l'azote

L'ammonium (NH_4^+) est la principale forme d'azote assimilable par les organismes autotrophes, Il provient de la transformation successive des nitrates en nitrites puis en ammonium. Face à des problématiques d'eutrophisation et de chute de production primaire, les processus d'assimilation, de dégradation et de stockage sont particulièrement étudiés ainsi que l'équilibre entre les différents nutriments (car certains d'entre eux peuvent s'avérer limitants). Le cycle de l'azote est notamment constitué par :

- des processus de **dégradation** de la matière organique réalisés par des bactéries :
 - la minéralisation de l'azote organique en NH_4^+ ;
 - la nitrification (réduction de NH_4^+ en NO_3^-) qui a principalement lieu dans la colonne d'eau et selon les conditions d'oxygénation ;
 - la dénitrification (réduction de NO_3^- et N_2 (ou N_2O)) qui a principalement lieu dans les sédiments ;
 - l'anammox (ou oxydation anaérobique de NH_4 en N_2) ;
 - la DNRA (ou réduction de NO_3^- en NH_4^+),

- le processus **d'assimilation** de NO_3^- par les organismes autotrophes et produisant de la matière organique vivant,
 - le processus de **stockage** des composés azotés et dissous qui n'auront pas été transportés dans les habitats connectés ou relâchés dans l'atmosphère sous forme de gaz. Les composés azotés peuvent ainsi être enfouis dans les sédiments au sens physique du terme, ils ne sont alors plus disponibles pour la colonne d'eau mais subissent des processus de dégradation au cours de leur enfouissement ;
- la silice

La silice est un élément essentiel pour le cycle de vie des organismes qui l'utilisent sous forme biogénique comme les diatomées.

Les questionnements écologiques liés à la silice dans les habitats estuariens concernent son rôle joué dans l'équilibre entre nutriments (C, N, P, Si) dans l'eutrophisation (lorsqu'elle devient un élément limitant), et sur l'impact des diatomées (et donc de la disponibilité de la silice dissoute) sur les réseaux trophiques.

Au cours de son cycle elle est présente sous trois formes :

- la silice dissoute (inorganique ou minérale et dissoute ; DSi) est la forme assimilable par les organismes comme les diatomées, silicoflagellés. Elle est produite par dissolution minérale de silice lithogénique et dissolution organique de silice biogénique,
- la silice biogénique (organique et particulaire ; BSi) est présente dans les organismes vivants ou morts (coque siliceuse des diatomées, roseaux). Elle est ensuite minéralisée par dissolution pour produire la DSi,
- la silice lithogénique (inorganique ou minérale et particulaire ; LSi) est généralement présente sous forme solide dans les sédiments ou les matières en suspension. Elle est issue de la minéralisation des roches et peut représenter jusqu'à 90% de la silice particulaire totale dans la colonne d'eau.

Les processus principaux impliqués dans le cycle de la silice sont sa dissolution de la phase biogénique (BSi, principalement les plantes siliceuses comme les roseaux et les diatomées) vers sa phase dissoute (DSi), et son assimilation par les organismes.

4.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION

4.2.1. Eutrophisation

Le terme « eutrophisation » est utilisé dans la littérature scientifique pour désigner un processus naturel d'augmentation de la production de matières organiques accompagnant l'évolution d'un écosystème aquatique sur des temps géologiques, jusqu'à son éventuel comblement. Il peut également désigner un processus résultant des activités anthropiques et agissant sur des échelles de temps courtes (heures, jours, mois, années) ([Pinay et al., 2017](#) ; [Le Moal et al., 2019](#)). L'eutrophisation d'origine anthropique est un phénomène de surproduction de matériel organique survenant lorsque la charge de nutriments entrants (azote et phosphore) dépasse la capacité d'assimilation de l'écosystème. Autrement dit, lorsque l'accroissement naturel de la biomasse végétale dû à cet enrichissement des eaux n'est plus contrôlé par la production secondaire (prédateurs d'algues) ou la mortalité classique, on assiste alors à des conséquences écologiques ou sanitaires dont certaines sont positives temporairement (production soudaine de nourriture) ou néfastes (hypoxie, anoxie, toxiques). Ces changements se traduisent principalement par une augmentation de la biomasse du phytoplancton (micro-algues) ou des macro-algues (ex : *Ulva sp.*) dont les efflorescences (ou blooms) ont plusieurs impacts sur les écosystèmes, la santé humaine et l'activité mycicole. Les efflorescences générées peuvent atteindre de très fortes concentrations cellulaires (jusqu'à 10^{10} cellules.m⁻³). Elles contiennent des dinoflagellés, des diatomées, des

cyanobactéries capables de produire des neurotoxines et cyanotoxines dangereuses. Leur dégradation émet des gaz toxiques et nécessite une importante consommation d'oxygène (favorisant l'hypoxie du système) mais augmente également la turbidité de l'eau. Ces efflorescences sont opportunistes car elles peuvent utiliser comme source toutes les options allant de l'autotrophie à l'hétérotrophie ; en utilisant soit C, N et P. Plusieurs endroits des côtes françaises rencontrent des problèmes de ce type imputables aux apports de nutriments (marées vertes d'ulves saisonnières en Bretagne, proliférations phytoplanctoniques d'espèces diverses diatomées, dinoflagellés etc.). Le peu de littérature faite sur le sujet (dans la présente analyse) semble montrer que l'écologie des efflorescences demeure compliquée à appréhender (compétition, éléments limitants, temps de résidence etc.) et que les modèles prédictifs semblent reposer sur des approches plus qualitatives que quantitatives ; les modèles opérationnels actuels se basent en effet sur les satellites et des modèles océanographiques pour prédire leur développement et leur occurrence ([Davidson et al., 2016](#)).

4.2.2. Hypoxie

Le déficit en O₂ (souvent lié à l'eutrophisation) est une problématique importante et récurrente. L'oxygène dissous est un indicateur important de la qualité de l'eau et du fonctionnement des systèmes aquatiques. Des hypoxies d'origine humaine sont largement constatées au niveau mondial ([Rabalais et al., 2010](#)) et menacent directement la survie des organismes (dès que l'oxygène dissous atteint des valeurs <2mg.L⁻¹, on définit un seuil d'hypoxie) et des améliorations essentielles sont à faire sur certains estuaires avant même de déployer des mesures de restauration physique d'habitats benthiques (épisodes d'hypoxie très marqués sur certains estuaires, hypoxies saisonnières dans les estuaires dues aux variations de la température, etc.). Les phénomènes d'hypoxie ne sont pas rares, les estuaires macrotidaux français (Gironde, Seine, Loire) y sont souvent soumis, de façon chronique ou bien saisonnière, et dépendent fortement de la turbidité (problématique du bouchon vaseux). Au-delà de la menace directe sur les organismes, la désoxygénation entraîne aussi perturbations dans les cycles biogéochimiques. Elle perturbe notamment les processus biogéochimiques comme la nitrification et la dénitrification pour lesquels la disponibilité en oxygène et le potentiel d'oxydo-réduction sont des importants facteurs de contrôle ([Billen et al., 1999](#) ; [Van Damme et al., 2010](#)). La perte d'azote par la nitrification, dénitrification et l'oxydation de l'ammonium sont affaiblies et l'eutrophisation peut être accélérée ([Conley et al., 2009](#)). Par ailleurs, la désoxygénation peut favoriser la libération de phosphore inorganique dissous par les sédiments, ce qui peut stimuler la production primaire puis entraîner de l'hypoxie. Au final, les ratios entre les nutriments peuvent être modifiés ce qui peut affecter la composition du phytoplancton ([Vaquer-Sunyer et Duarte 2008](#)).

4.2.3. La chute de production biologique

La chute de la production biologique (primaire et secondaire) s'observe généralement dans des écosystèmes pour lesquels les nutriments n'ont pas le temps (temps de résidence parfois courts) ou la possibilité (manque d'activité bactérienne) d'être correctement assimilés par les producteurs primaires. Cette chute peut aussi résulter d'une très forte limitation d'un des nutriments principaux qui est la silice, limitant ainsi la croissance des diatomées ([Van Damme et al., 2010](#)). Ce type de phénomène peut mener à des caractéristiques oligotrophes (pas assez de nutriments sont apportés). Cette problématique, peu courante, peut néanmoins résulter d'impacts anthropiques comme les nombreux aménagements qui, en modifiant la morphologie et donc les processus hydrodynamiques jouent directement sur les temps de résidence.

4.2.4. Les contaminants / polluants

Les estuaires sont le réceptacle de nombreuses pollutions aux sources multiples. Outre les apports en nutriments, les estuaires subissent des contaminations issues d'effluents industriels, domestiques et agricoles comme des métaux lourds, des hydrocarbures aromatiques polycycliques (HAP), des microplastiques, des pesticides, des bactéries, etc. En l'état actuel des connaissances, décrire et prédire le phénomène d'épuration des contaminants est complexe. Cela s'explique notamment par une grande variété de facteurs à prendre en compte comme l'origine des contaminants, leur comportement, leur capacité de dégradation, leur nombre, la nature de leurs produits de dégradation (comme l'atrazine par exemple), les effets immédiats et à long terme sur les organismes. Le comportement physique dans le gradient estuarien de quelques grandes familles de contaminants est aujourd'hui assez bien connu et fait l'objet de modules de modélisation associés à des modèles de fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire et/ou biogéochimique. Les impacts biologiques en termes physiologique (appareil reproducteur, système nerveux), de fonctionnement des communautés (agencements et interactions), et évolutif (fitness des organismes) est en revanche encore difficile à appréhender in situ.

4.3. OUTILS BIOGÉOCHIMIQUES

Les estuaires jouent un rôle fondamental dans le transfert de matériel dérivé de l'amont vers le système marin et sont des hotspots biogéochimiques qui reçoivent fortes quantités de nutriments et carbone organique. Les perturbations dans les flux de transport de nutriments modifient fortement les processus biogéochimiques. L'évaluation quantitative des flux représente un vrai défi car les différents constituants chimiques peuvent réagir avec d'autres le long du continuum estuarien où des transformations physiques chimiques et biologiques peuvent se produire (Tappin *et al.*, 2003 ; cité dans Vanderborcht *et al.*, 2007).

Pour identifier les sources responsables et les quantités de modifications/réductions à appliquer, il n'y a souvent pas d'autre choix qu'employer des modèles permettant **d'informer efficacement et numériquement sur la quantité de nutriments à diminuer et la réponse biologique à cette diminution**. Développés pour de nombreux estuaires au niveau mondial, ils ont été appliqués à des estuaires de petite taille (par exemple l'estuaire du Mondego au Portugal qui rencontre des problèmes d'eutrophisation liés en partie à l'activité d'oléiculture) et à des estuaires impliquant de très nombreux bassins-versants (comme la Chesapeake Bay dépendante de plusieurs états américains, ou encore la baie d'Adelaïde en Australie).

4.3.1. La base de fonctionnement des modèles biogéochimiques

La modélisation est une méthode particulièrement utilisée pour estimer les flux de matières en milieu estuarien et évaluer son rôle de filtre. Les modèles biogéochimiques sont développés pour comprendre et prévoir les variations spatio-temporelles des éléments chimiques (oxygène dissous, carbone, azote, phosphore, silice) sous l'action de l'activité biologique (bactéries, phytoplancton, zooplancton) et de phénomènes physiques (mouvements d'eau, sédimentation, etc.) (Lajaunie Salla 2016).

Les modèles biogéochimiques sont des outils de prévision des états d'oxygénation et du devenir des nutriments/polluants dans les estuaires. Ils sont utilisés comme **outil de surveillance et d'aide à la décision pour les politiques de gestion de l'eau**. De nombreux modèles biogéochimiques ont été développés pour des estuaires afin d'étudier les hypoxies. Ils ont souvent été appliqués à l'échelle de l'intégralité de bassins versants souvent très grands à l'étranger (ex : Chesapeake Bay, Yangtze) et en Europe (comme par exemple, la Gironde, la Seine, le Guadiana). Le but de ces modèles est d'abord de reproduire de manière réaliste les cycles biogéochimiques de l'écosystème. Ils nécessitent donc de prendre en compte les

différents forçages qui s'appliquent. **C'est pourquoi le couplage du modèle biogéochimique à un modèle dynamique est souvent essentiel afin d'avoir une représentation réaliste de la dynamique des éléments biogéochimiques.** Par exemple, selon les environnements et les processus biogéochimiques qui s'y déroulent, les modèles biogéochimiques peuvent être couplés (1) avec un modèle de transport sédimentaire (dépôt, remise en suspension, floculation des particules), (Cugier et le Hir 2002 ; Sottolichio *et al.*, 2000), (2) avec un modèle de transport réactionnel (dès lors que les flux de nutriments sont susceptibles de subir des transformations le long du continuum estuarien et que les taux de déroulement/intensité des processus doivent être considérés), (Regnier *et al.*, 2013 ; Volta *et al.*, 2014), ou encore (3) avec un modèle trophique qui intègre tous les compartiments de l'écosystème (cette possibilité de couplage sera abordée dans la partie 7.1.).

Les modèles biogéochimiques **varient selon les processus représentés** (croissance du phytoplancton, nitrification, dénitrification, minéralisation etc.). Ils sont généralement centrés sur les premiers compartiments des réseaux trophiques où se jouent les principaux processus d'assimilation et de transformation des nutriments. Ils sont dits de **type « NPZD »** car ils ciblent le devenir des Nutriments, du Phytoplancton, du Zooplancton et des Détritus. Le nombre de variables d'état des modèles peut être augmenté en divisant les compartiments en sous-groupes. Par exemple, en prenant en compte différents types de phytoplancton (comme les diatomées, cyanobactéries, dinoflagellés etc.), de zooplancton (comme les micro- et méso-zooplancton) et de nutriments (l'ammonium, les nitrates, le phosphate et les silicates) (ex : modèle biogéochimique RIVE développé sur l'estuaire de la Seine, Billen *et al.*, 1994). De plus, si l'on s'intéresse au cycle complet de plusieurs éléments (carbone, azote, phosphore, oxygène dissous), des compartiments tels que la matière organique dissoute/particulaire carbonée, azotée, et phosphorée peuvent être ajoutés (Chapelle *et al.*, 2000 ; Peña *et al.*, 2010).

Lors de la construction du modèle biogéochimique, en plus de devoir choisir le nombre et le type de variables, il est nécessaire de choisir les processus les plus significatifs et les formulations qui permettront de simuler au mieux les interactions entre chacune des variables. Ces choix sont faits en fonction de la problématique scientifique et de la zone d'étude. **Les connaissances de l'écosystème et la quantité de données acquises et disponibles sont alors extrêmement utiles pour choisir les variables, les processus et leurs formulations.** Dans le cas d'un système eutrophe et stratifié, il est par exemple important de bien représenter la photosynthèse et les processus de croissance et de mortalité du phytoplancton de même qu'il est important de décrire les processus liés à l'activité du zooplancton (croissance, la prédation, le broutage et la mortalité). Inversement, pour un système turbide et mélangé, la photosynthèse n'est pas toujours utile à simuler ; dans ce cas, c'est la dynamique de la matière en suspension qui doit être prise en compte. Les processus généralement simulés par les modèles pour chacune des variables impliquées dans le fonctionnement biogéochimique sont détaillés dans le Tableau 3.

| Variables généralement prises en compte | Processus associés |
|---|--|
| Phytoplancton | Photosynthèse, broutage par le zooplancton, respiration, sédimentation et mortalité du phytoplancton |
| Zooplancton | Broutage du phytoplancton, respiration, excrétion, mortalité et prédation |
| Carbone organique particulaire (COP) | Respiration du phytoplancton et hydrolyse |
| Carbone organique dissous (COD) | Minéralisation, hydrolyse et dénitrification |
| Phosphore organique particulaire (POP) | Respiration du phytoplancton et hydrolyse |
| Phosphore organique dissous (POD) | Minéralisation et hydrolyse |
| Phosphate (PO ₄ 3-) | Minéralisation et absorption/désorption par le phytoplancton |
| Azote organique particulaire (NOP) | Respiration du phytoplancton et hydrolyse |
| Ammonium (NH ₄ +) | Minéralisation, nitrification et absorption par le phytoplancton |
| Nitrates (NO ₃ -) | Nitrification, dénitrification et absorption par le phytoplancton |
| Oxygène dissous (DO) | Photosynthèse, respiration du phytoplancton, minéralisation de la MO, nitrification et aération |

Tableau 3 : Principaux processus associés pour chaque variable d'état dans la colonne d'eau (d'après Lajaunie-Salla, 2016).

Enfin, selon les caractéristiques de la zone considérée, des objectifs définis et des informations disponibles, des modèles peuvent être construits avec une complexité plus ou moins importante et une résolution spatiale et temporelle différente. Par exemple :

- dans le cas d'une zone turbide, le modèle peut en plus être couplé à un modèle de transport sédimentaire ;
- dans le cas d'un écosystème planctonique très productif, différents types de phytoplancton peuvent être décrits et intégrés dans le modèle ;
- dans le cas d'un estuaire stratifié en salinité, il peut être intéressant d'employer un modèle à trois dimensions (3D) permettant de décrire les variations de salinité dans la colonne d'eau. En revanche, si la colonne d'eau est bien mélangée, un modèle travaillant en 2 dimensions (2D) peut suffire.

Une fois que les variables et les processus à l'œuvre sont définis, les modèles biogéochimiques travaillent en résolvant l'équation de conservation de la masse des matières dissoutes et particulaires, qui considère les processus de transport physique et les réactions biogéochimiques. La loi de conservation de la masse prend en compte la matière entrante ou perdue par le système, la matière transportée par advection et diffusion et les processus biogéochimiques transformant la matière. Le modèle peut alors être appliqué dans un système en boîtes (partitionnement de l'estuaire en un nombre de boîtes) dans lequel les entrées et les sorties sont décrites dans chaque boîte par des débits de transfert de masse, soit couplé à un modèle hydrodynamique (à 1, 2 ou 3 dimensions).

Après avoir détaillé leur base de fonctionnement⁵, cette partie propose une vision très générale des modèles biogéochimiques les plus emblématiques qui permettent à la fois de comprendre le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire et qui ont été appliqués à des problématiques d'amélioration de la qualité de l'eau (problèmes d'hypoxie et d'eutrophisation).

4.3.2. Vue d'ensemble des modèles biogéochimiques « emblématiques »

ECOMARS3D

Le modèle hydrodynamique MARS3D (Model for Application at Regional Scales) (voir **fiche outil**), développé par l'Ifremer (<http://wwz.ifremer.fr/mars3d/>; Lazure et Dumas, 2008) a été employé en milieu estuarien pour répondre à des questionnements biogéochimiques. MARS3D fonctionne sur un cœur hydrodynamique et peut intégrer différents modules ; un module de biogéochimie (ECOMARS3D) et un module de dynamique sédimentaire (SEDIMARS) (Le Hir *et al.*, 2011). Le module biogéochimique ECOMARS3D de MARS3D (Cugier et Le Hir, 2002 ; Cugier *et al.*, 2005 ; Ménesguen et Dussauze, 2011) permet de modéliser les cycles de l'azote, du phosphore et de la silice dans la colonne d'eau. Le modèle résultant couple alors les processus hydro-sédimentaires avec la biogéochimie (représentée par un modèle de type NPZD c'est-à-dire s'appuyant sur les nutriments > le phytoplancton > le zooplancton > le compartiment détritique). Le phytoplancton est représenté dans ce modèle par 3 groupes génériques (diatomées, dinoflagellés, nanoflagellés) et le zooplancton par 2 groupes (micro et méso plancton).

Identifier la responsabilité relative dans les améliorations de la qualité de l'eau

ECOMARS3D a été appliqué dans des études de scénarios de réduction de l'eutrophisation en milieu côtier et estuarien (ex : développement d'un modèle biogéochimique de la Manche à l'estuaire de la Seine). Dans une étude parue en 2014 (Ménesguen et Dussauze, 2014), il a notamment été appliqué aux 45 plus grands bassins versants débouchant sur la façade Manche-Atlantique. Le but de cette étude était d'identifier la responsabilité respective de chacun de ces bassins dans les apports totaux de nutriments à la façade Manche-Atlantique. Une fois obtenus grâce au modèle, ces contributions ont été employées pour calculer des scénarios de réduction en apport en azote et phosphore fleuve par fleuve de façon à tenter de se rapprocher du meilleur rapport efficacité/coût du bon état écologique général quant aux critères européens d'eutrophisation. Cette étude a permis d'établir que les fleuves de Manche Atlantique ne nécessitaient pas tous des efforts équivalents de réduction des apports. Davantage concernés, les grands fleuves devaient atteindre un abattement > 80 % des nutriments pour un très bon état et > à 60 % pour un bon état, alors que certains petits fleuves côtiers pouvaient se contenter d'un abattement faible voire nul. Sur cette base, plusieurs travaux ont depuis vu le jour pour permettre de définir des scénarios de gestion pour la réduction des nutriments et éviter les phénomènes d'eutrophisation (Ménesguen *et al.*, 2018 ; Ménesguen *et al.*, 2019).

⁵ NB : les modèles biogéochimiques fonctionnent souvent sur une base hydrodynamique fournie par des modèles 3D (comme par exemple MARS3D) qui permettent de calculer les réactions dans les 3 dimensions de l'estuaire. Cette base peut être couplé avec plusieurs modules complémentaires pour étudier des problématiques spécifiques (transport de sédiments, biologie, contaminants chimique et etc.) (comme par exemple, le couplage avec ECOMARS 3D)

Le lecteur pourra noter la similitude de la base de fonctionnement avec les outils de catégorie 2 (partie 5.3.). L'ensemble des modèles repose sur une base de fonctionnement physique hydrodynamique commune, mais ce qui fait de ces modèles des outils permettant d'appréhender le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire est leur capacité à intégrer les processus biologiques.

Dans la même idée, le modèle MARS a également été appliqué en milieu littoral, au Pertuis Breton pour identifier les leviers de restauration de la qualité sanitaire des zones de production mycicole (Ryckaert *et al.*, communication IFREMER). L'étude avait pour but de déterminer le facteur de réduction des flux de nutriments nécessaire pour améliorer la qualité des zones mycicoles. Dans ce contexte, c'est le modèle hydrodynamique MARS2D (déjà développé pour le Pertuis Charentais) qui a été adapté puis couplé à un modèle de survie bactérienne et de bio-concentration dans les coquillages. Le modèle a permis de déterminer que les flux actuels devaient être diminués de 50 fois pour espérer un reclassement en zone A des zones d'élevages mycicoles. L'analyse de la contribution des fleuves à la pollution a également pu démontrer que cette démarche concernait prioritairement le tributaire le Lay.

Trajectoires d'évolution à long terme du fonctionnement biogéochimique

Un autre exemple d'application d'ECOMARS3D permettant l'analyse de potentialités de restauration est celui issu du projet Seine Aval 5, RESET (Garnier *et al.*, 2017 ; Rôle de l'Estuaire de Seine dans l'Écologie Territoriale de la Normandie : cycle des nutriments et systèmes hydro-agro-alimentaires).

Outre décrire avec précision le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire de la Seine, ce projet vise à analyser des scénarios d'évolution des trajectoires du fonctionnement territorial Normand en termes hydro-agro-alimentaire et leurs effets sur l'évolution de la qualité de l'eau. Les 5 scénarios testés sont des évolutions du fonctionnement du territoire normand à l'horizon de 30-50 ans simulant un développement économique poussé à l'extrême (développement extensif du Grand Paris), des pratiques d'agriculture biologique et raisonnée (futur bio autonome) ou mixte (agriculture duale : conventionnelle et biologique), ou bien un état pristine, ou un scénario d'inaction sur les 40 dernières années. Ces scénarios ont ensuite été traduits en termes de contraintes environnementales de façon à être simulées par les modèles RIVERSTRAHLER / ECOMARS3D pour prédire le fonctionnement de l'estuaire de la Seine (Figure 11, Figure 12).

Le modèle hydrodynamique MARS3D, et plus précisément le module biogéochimique ECOMARS3D qui peut lui être associé, a été étendu à l'estuaire de la Seine entre Poses (limite amont de l'estuaire) et Tancarville. La mise à jour des données bathymétriques et le calage de l'hydrodynamique estuarienne et de la dynamique sédimentaire du bouchon vaseux ainsi que l'ajout des processus biogéochimiques liés à l'oxygène et aux groupes de phytoplancton et zooplancton (d'eau douce et marins) ont permis de mettre au point un outil de modélisation fiable du fonctionnement estuarien, utilisant en conditions limites les flux calculés par le modèle Sénèque/Rivertstrahler à Poses et à l'exutoire de l'Eure et de

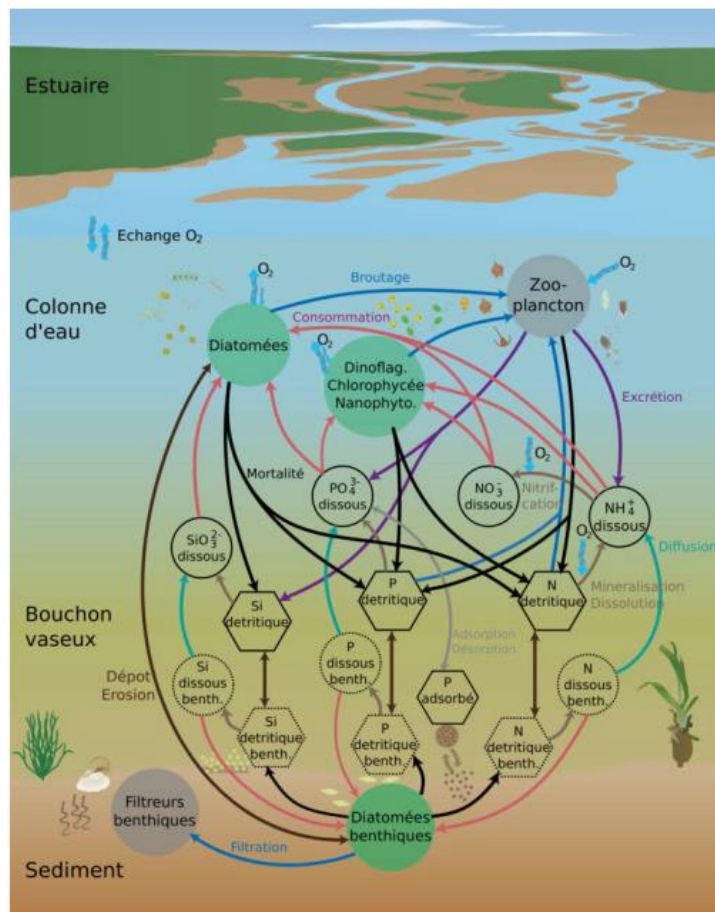


Figure 11 : Diagramme synthétique des processus biogéochimiques modélisés dans l'estuaire par le modèle ECOMARS 3D (schéma issu du rapport final Seine Aval 5, RESET ; Garnier *et al.*, 2017).

la Risle. Développé initialement en milieu fluvial, le modèle RIVERSTRAHLER permet de décrire le fonctionnement biogéochimique en rivière. Il a d'abord été utilisé comme outil de connaissance puis comme outil de prospection pour la gestion de l'eau (Billen *et al.*, 1994, 2001 ; Billen et Garnier 1999 ; Garnier *et al.*, 1995 ; cité dans Ruelland *et al.*, 2007). Le modèle représente le réseau de drainage basé sur le numéro d'ordre des tributaires (Strahler, 1957) ce qui permet de raccourcir le temps de calcul quand il s'agit de modéliser l'ensemble du réseau de drainage des grands systèmes. Le modèle permet de répondre à des questions spécifiques comme les conditions de développement du phytoplancton en rivière et la nature des processus de rétention des nutriments. Le modèle a rapidement été adapté comme moyen d'analyse de scénarios de diminutions des flux de nutriments (des tributaires amonts jusqu'à l'océan) et *in fine* de prospection des possibilités de restauration. Pour reproduire fidèlement le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire de la Seine, les auteurs ont configuré ECOMARS3D en utilisant une grille de 500m de résolution spatiale et 10 niveaux verticaux basés sur des données bathymétriques du SHOM (Service Hydrographique et Océanographique de la Marine), (Garnier *et al.*, 2012 ; Passy *et al.*, 2016). Les processus simulés et les variables prises en compte par le modèle biogéochimique sont représentés schématiquement dans la Figure 11. Le modèle simule des variables comme les formes dissoutes et particulaires des nutriments (N, P, Si), ainsi que les concentrations en matières en suspension, oxygène dissous et les différentes classes de plancton (exprimées par leur contenu en azote). La dynamique de l'azote prend en compte les nitrates (NO_3^-) et l'ammonium (NH_4^+) dissous ainsi que l'azote détritique particulaire. La dynamique du phosphore comprend le phosphore dissous (PO_4^{3-}), le phosphore adsorbé sur les matières en suspension (incluant les deux classes de particules sédimentaires) et le phosphore détritique particulaire.

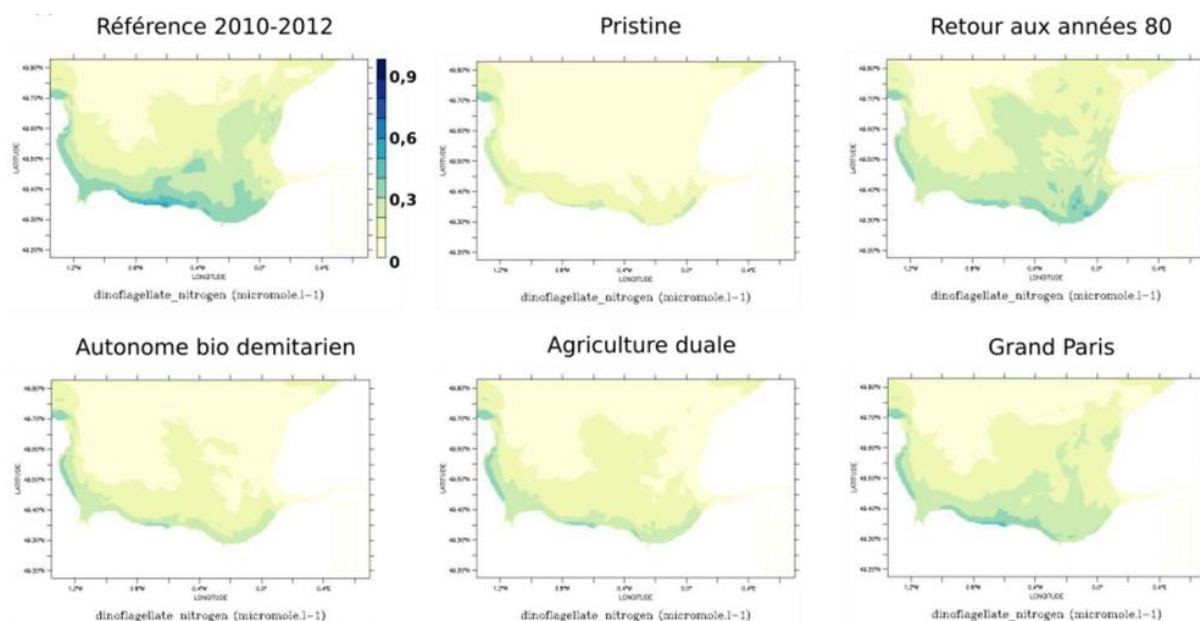


Figure 12 : Illustration d'un résultat de simulation obtenu dans le cadre du projet RESET : cartographie des efflorescences maximales de dinoflagellés en Baie de Seine pour les 5 scénarios. (Schéma issu du rapport final Seine-Aval 5, RESET ; Garnier *et al.*, 2017).

L'intégration des relations trophiques

En plus des processus physiques et biochimiques, les modèles écohydrologiques peuvent s'appuyer plus fortement sur les processus écologiques qui régissent les relations entre les proies et les prédateurs. Wolanski *et al.*, (2006) ont développé un modèle biogéochimique 1D (unidimensionnel) couplé aux conditions hydrodynamiques pour l'estuaire de la Guadiana

(Portugal). Cet estuaire est caractérisé par des problématiques d'eutrophisation et des conditions saisonnières particulières (débits très bas en été, hypoxies, blooms) qui peuvent être aggravées par le barrage d'Alqueva. Les auteurs ont développé un modèle hydrodynamique sur la base de la marée, des débits du fleuve, des matières en suspension et de la salinité, auquel ils ont ajouté un module basé sur les équations proie-prédateur de Lotka-Volterra décrivant les relations entre le phytoplancton, le zooplancton et les zooplanctonivores.

En se basant sur des données terrain, les auteurs ont simplifié le réseau trophique de l'estuaire (Figure 13). Ce réseau simplifié met en avant le rôle des marais intertidaux dans l'écologie de l'estuaire comme zone de nurricerie et comme source de matière détritique, ou encore le rôle de la matière en suspension comme source de nutriments dissous (comme spécifié par un coefficient de partitionnement de la matière) ou encore fait ressortir le ralentissement de l'assimilation des nutriments par le phytoplancton en raison du manque de lumière, nutriments qui en retour déterminent en grande partie le fonctionnement du réseau trophique.

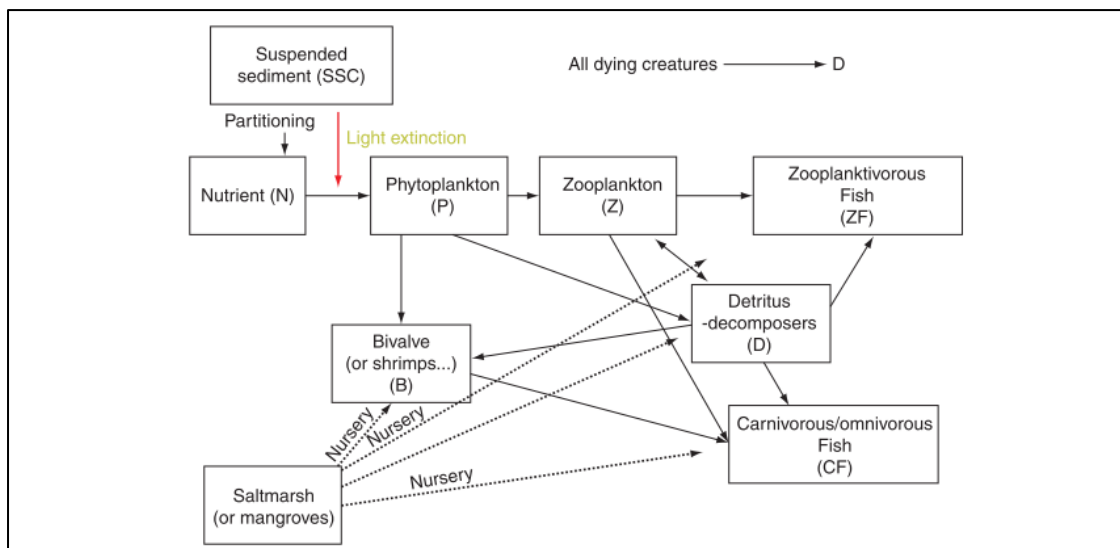


Figure 13 : Schéma du réseau trophique implémenté dans chaque cellule du modèle de l'estuaire de la Guadiana (Adapté de Wolanski et al. 2006, cité dans Elliott et Wolanski, 2016).

Dans ce modèle, l'estuaire a été divisé en cellules. Les éléments du réseau trophique dans chaque cellule échangent avec les autres cellules par advection et mélange tidal. Une composante comportementale a été intégrée au modèle *via* le comportement de nage des espèces. Enfin, les équations des relations proie-prédateurs (équations de Lotka-Volterra, encart n°4 ci-contre) ont été simplifiées dans le modèle pour rester à la fois réalistes et utilisables. Sur la même base de fonctionnement, d'autres équations (non présentées ici) peuvent s'appliquer si Y est un nutriment. Si le manque de nutriments n'existe plus, alors X croît exponentiellement dans le temps après quoi son taux de croissance diminue et tend vers une valeur maximum $X=X_0$. Dans le même temps, Y diminue vers une valeur minimale.

Encart n° 4 : équations de Lotka-Volterra

Pour les prédateurs :

$$\frac{\partial X}{\partial t} = \beta X \left(1 - \frac{X}{X_0}\right) H(Y, Y_{01}) - \delta X$$

Pour les proies :

$$\frac{\partial Y}{\partial t} = -\beta X \left(1 - \frac{X}{X_0}\right) H(Y, Y_{01}) - \delta Y$$

X : biomasse du prédateur dans la cellule

Y : biomasse de la proie

β : taux de croissance du prédateur

X_0 : biomasse de saturation du prédateur

Y_{01} : biomasse à laquelle le prédateur est incapable de dépenser de l'énergie pour trouver sa proie (« prey starvation biomass »)

δ : taux de mortalité ou d'excrétion

H : « heavy side function » $\rightarrow H=0$ si $Y < Y_{01}$, et $H=1$ si $Y > Y_{01}$.

L'application du modèle à l'estuaire de la Guadiana a permis de capturer les changements dans ces différentes variables et de montrer que les processus « top down » et « bottom up » contrôlaient « l'état de santé » (vis-à-vis de l'eutrophisation) de l'écosystème. Cela a également permis de montrer que la « santé » de l'écosystème requiert des flux d'eau sérieusement compromis par la présence du barrage de l'Alqueda situé à l'amont de l'estuaire sur la Guadiana. Le modèle a donc permis d'appuyer le besoin de mesures hydrologiques pour prédire au mieux la qualité de l'eau de l'estuaire. Ce modèle est donc un outil réaliste et simple permettant une vision de restauration qui serait basée sur la régulation de l'eau et l'utilisation des terres dans le bassin versant.

Ce modèle comporte des équations très simplifiées mais demeure réaliste. Il intègre les processus physiques, chimiques et biologiques dans l'estuaire, il permet de prédire « l'état de santé » de celui-ci en se basant sur les variables nutriments, matière particulaire en suspension, phytoplancton, zooplancton, bivalves, poissons zooplanctonivores et poissons carnivores/omnivores. Si l'on cherche à représenter l'entière complexité du fonctionnement, un modèle peut rapidement devenir inutilisable surtout quand les données ne sont pas disponibles ou insuffisantes. Le modèle peut tout à fait permettre de tester des scénarios de gestion lorsqu'on s'interroge sur les impacts de perturbations relatives à l'utilisation des terres et à l'utilisation de la ressource en eau dans le bassin versant.

Par exemple, il peut permettre de prédire l'impact du doublement des

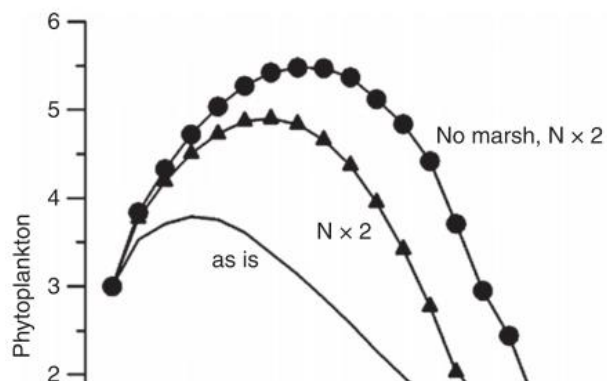


Figure 14 : Prédiction de la biomasse du phytoplancton (Chl a) le long de l'estuaire de la Guadiana pour une situation standard ("as is"), pour un doublement des concentrations en nutriments dans la rivière ($N \times 2$), et pour l'impact additionnel avec la dégradation des marais salés (No marsh, $N \times 2$), pour un débit fluvial de $2m^3.s^{-1}$. (Adapté de Wolanski et al., 2006, cité dans Ben Hammadou et al., 2012)

concentrations de nutriments dans l'estuaire qui résultent de l'intensification de l'irrigation à l'aval du barrage de l'Alqueva (Figure 14). La prédiction de l'augmentation des concentrations en phytoplancton permet d'anticiper l'eutrophisation du système et les risques d'efflorescences d'algues toxiques.

Le modèle a été utilisé également pour évaluer l'influence sur l'écosystème du barrage de l'Alqueva construit en 2002-2003 qui a considérablement diminué le débit du fleuve Q_f (Figure 15 a). Les prédictions (Figure 15 b, c) montrent qu'en l'absence du barrage, le système présente une forte variabilité dans les débits, alors qu'en présence du barrage le système est dans un état stationnaire. L'influence prédite du barrage est particulièrement dramatique pour les poissons carnivores/omnivores (Figure 15 d, e) qui les restreint dans la région amont de l'estuaire. Il est également attendu que le zooplancton et les poissons zooplanctonivores diminuent en présence du barrage car leur distribution et renouvellement dépend des crues qui sont désormais freinées voire empêchées par le barrage.

Le modèle peut par ailleurs être utilisé pour trouver des solutions à des problèmes latents comme les potentiels blooms d'algues toxiques et le risque d'eutrophisation. Après construction du barrage, l'estuaire a atteint un état stationnaire (induit par l'homme) caractérisé par une faible production et une faible biomasse dans toutes les communautés. En effet, les fluctuations dans le débit d'eau douce (telles que les crues) qui ne s'opèrent plus entravent sévèrement la diversité et la variabilité dans les communautés planctoniques et nectoniques ainsi que la dynamique de l'écosystème. Cette réponse de l'écosystème aux crues d'eau douce peut être utilisée comme solution de gestion pour les blooms d'algues toxiques ou l'eutrophisation dans l'estuaire de la Guadiana. Le modèle suggère en effet qu'une augmentation du débit d'eau douce Q_f de $50 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ pendant 5 jours aurait pour effet une grande chasse dans l'estuaire et permettrait de favoriser le développement de communautés de phytoplancton et de zooplancton diversifiées.

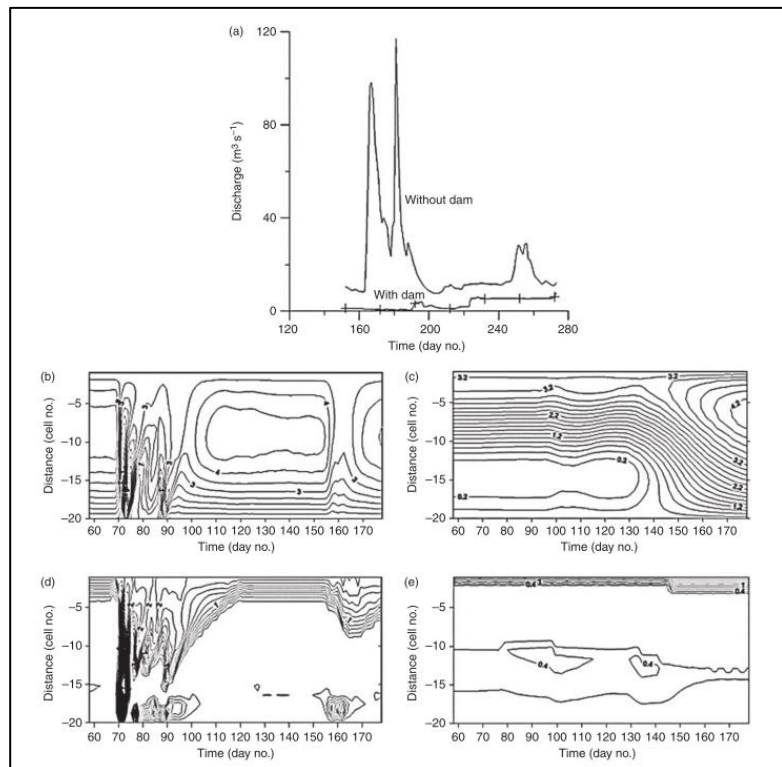


Figure 15 : Séries temporelles du débit entrant dans l'estuaire de la Guadiana pendant la saison sèche de 2003 en présence du barrage d'Alqueva, et débit prédit si le barrage n'avait pas été construit. Centre du panneau: séries temporelles des distributions prédites de la biomasse du phytoplancton dans l'estuaire de la Guadiana en 2003 (b) sans et (c) avec le barrage d'Alqueva. Bas du panneau : séries temporelles des distributions prédites de biomasse des poissons carnivores/omnivores dans l'estuaire de la Guadiana en 2003 (d) sans et (e) avec le barrage d'Alqueva.

Le protocole de modélisation LOICZ

Le LOICZ ([Land Ocean Interactions in the Coastal Zone](#), [Swaney et al., 2011](#), Fiche modèle) est un programme international de modélisation biogéochimique permettant d'estimer les bilans en nutriments sur de nombreux estuaires dans le monde. Ce programme est né du besoin d'évaluer quantitativement le rôle des zones côtières et de transition dans le traitement des matériaux carbonés, azotés et phosphorés qui transitent entre le milieu marin et le milieu continental (plus précisément, le modèle permet de répondre à la question « où vont les nutriments ? »). Le consortium autour de la modélisation LOICZ (plusieurs groupes de travail faisant partie du programme international Géosphère Biosphère IGBP) vise à développer une méthodologie pour estimer les processus biogéochimiques reliés au métabolisme des zones côtières en utilisant les flux d'azote et de phosphore pour inférer les zones sources et puits de carbone. En utilisant des jeux de données mondiaux sur les estuaires, un inventaire global de plus de 200 bilans estuariens a été établi ([Swaney et al., 2011](#)).

La méthodologie utilise généralement les flux de phosphore (P) et d'azote (N) pour estimer le métabolisme du carbone (C) plutôt que les bilans de C directement. Ceci est principalement dû au fait que les données en nutriments des rivières et eaux côtières sont davantage disponibles que celles du carbone inorganique dissous mais aussi au fait que la qualité analytique des données P et N est meilleure que celle associée au C. En effet, le contenu en C de l'eau de mer est en moyenne proche de 2 mmol.L^{-1} , et la précision analytique actuelle des mesures de C inorganique dissous est de $0,01 \text{ mmol.L}^{-1}$ alors que les concentrations en nutriments N et P sont de l'ordre de $0,001 \text{ mmol.L}^{-1}$ et associées à des précisions de mesures de $0,00005 \text{ mmol.L}^{-1}$. Un changement de $0,0001 \text{ mmol.L}^{-1}$ dans le P inorganique dissous peut par conséquent être plus facilement et rapidement mesuré.

La méthodologie s'appuie sur un équilibre de masse basé sur la stœchiométrie des nutriments C:N:P pour inférer le métabolisme de l'écosystème. D'un point de vue biogéochimique, la stœchiométrie se réfère au ratio des nutriments qui sont empiriquement observés dans les organismes et leur environnement. Les ratios de biomasse carbone / phosphore (C:P) sont la base des estimations du métabolisme du carbone associées aux estimations de l'assimilation et relargage de phosphore inorganique estimé à partir des bilans de phosphore. Les ratios azote/phosphore (N:P) sont utilisés pour évaluer les sources et puits d'azote associés au métabolisme. Dans LOICZ la représentation source ou puits d'un nutriment Y dans le bilan de l'écosystème est dénommée ΔY , selon que le nutriment considéré est C, N ou P. Le protocole LOICZ fonctionne ensuite en utilisant les ratios stœchiométriques et les flux d'azote et phosphore pour estimer le ΔY approprié et approximer l'étendue des processus biogéochimiques.

D'un point de vue spatial, le modèle fonctionne en partitionnant l'estuaire en 3 boîtes (estuaire amont, estuaire aval, estuaire médian). Il néglige en temps normal la turbidité (SPM) mais une modification est possible pour pouvoir être appliqué à des estuaires turbides, comme l'estuaire du Yangtze ([Xu et al. 2013](#)).

Dans ses premiers développements, l'approche LOICZ se concentre sur les cas relativement simples où un estuaire est traité comme un seul compartiment bien mélangé (flux, salinité). Lors du développement du modèle, des préconisations ont été faites pour traiter d'autres cas, car bien entendu, il est souvent question dans la réalité de travailler sur des estuaires présentant des gradients verticaux/horizontaux de salinité. Ces préconisations encouragent les utilisateurs à résoudre la variation temporelle dans les réponses en utilisant des analyses avec de multiples compartiments/couches si les données le permettent. Alors que ces erreurs spatiales peuvent être résolues par des mesures supplémentaires et des améliorations de la résolution (corriger des volumes, des aires, des profondeurs reste relativement simple), les échelles de temps sont-elles plus compliquées. La plupart des systèmes sont soumis à des échelles de temps multiples et variables (marées, courants, saisons etc.). Ce problème reste difficile à résoudre et le LOICZ, lorsqu'il compare des bilans entre écosystèmes, utilise une moyenne approximée des distributions variables des caractéristiques temporelles.

Malgré quelques soucis relatifs à la qualité de la donnée, le LOICZ a permis de fournir à la communauté scientifique internationale une compréhension améliorée des bilans et flux biogéochimiques dans les estuaires à l'échelle mondiale. Actuellement, de nombreux retours de bilans contribuent à alimenter la plateforme de partage créée pour améliorer la méthodologie, partager les données, et permettre la discussion des scientifiques et gestionnaires autour des problèmes rencontrés sur leurs estuaires. Récemment, le modèle LOICZ a d'ailleurs été appliqué à l'estuaire de Wami en Tanzanie dans l'optique de décrypter son fonctionnement écologique et statuer pour la première fois sur son état de santé (Kiwango *et al.*, 2018). Le modèle a permis de mettre en lumière toutes les sources de nutriments autres que celle des nutriments dissous apportés par le fleuve (apports de détritiques, litière provenant des mangroves, excréments des hippopotames, etc.).

Les modèles de transport réactionnels (ou RTMs)

Dès lors que des taux de déroulement des processus interviennent au cours du transport des particules, les modèles de transport réactionnels (RTMs) constituent des outils très intéressants pour appréhender la dynamique biogéochimique complexe des estuaires (Thouvenin *et al.*, 1994 ; Regnier *et al.*, 1997, Regnier *et al.*, 2003 ; Arndt *et al.*, 2007 ; Vanderborgh *et al.*, 2002, Vanderborgh *et al.*, 2007 ; Arndt *et al.*, 2009 ; cité dans Volta *et al.*, 2014). Ces modèles font intervenir un couplage entre le transport et les réactions (modèles de transport – réaction) et sont composés de deux parties. La première partie est un sous-modèle qui décrit le transport des substances dissoutes alors qu'elles réagissent avec d'autres. La seconde partie décrit les réactions biogéochimiques.

La dynamique biogéochimique estuarienne (échanges, flux, transformations) est caractérisée par de forts gradients spatio-temporels (marée, variation saisonnière dans les débits, charges en nutriments) et subit de profondes modifications anthropiques. Les RTMs sont des outils intéressants pour appréhender au mieux la variabilité inhérente aux milieux estuariens. Ils se basent sur une approche processus-fonction qui traite le système comme un réacteur biogéochimique et permettent d'analyser le transport et la transformation de composants particuliers. Utilisés depuis une trentaine d'années d'abord pour explorer les dynamiques estuariennes (qualité de l'eau, dynamique du phytoplancton et bactérienne), ils ont été étendus comme outils de surveillance de certains estuaires (Paolisso *et al.*, 2013).

Pour appréhender le taux et l'intensité des processus le long du continuum estuarien, Vanderborgh *et al.*, 2007 ont développé un modèle de transport réactif du carbone, de l'azote, de l'oxygène et de la silice sur l'estuaire de l'Escaut. Le modèle simule les réactions biogéochimiques de dégradation aérobie, nitrification, dénitrification, croissance et mortalité du phytoplancton, et ré-aération le long du continuum estuarien. Les auteurs ont employé des maillages emboîtés de résolution allant de 33 m à 2,7 km. Ils ont dans un premier temps paramétré un modèle hydrodynamique 2D travaillant dans la dimension amont-aval (sous l'environnement de

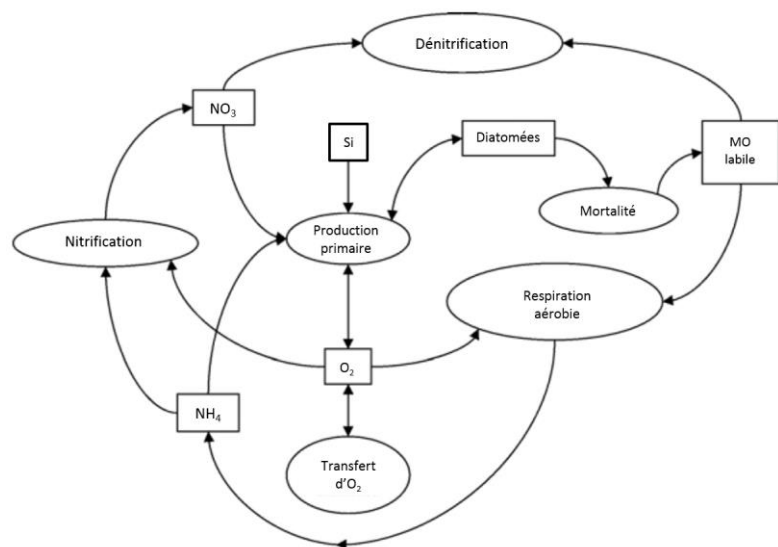


Figure 16 : Schéma du réseau de réactions biogéochimiques inclus dans le modèle couplant hydrodynamique et transport (modifié d'après Vanderborgh *et al.*, 2007).

simulation MIKE 21 – ECO Lab) pour représenter les flux complexes circulant dans l'estuaire de l'Escaut. Les données nécessaires à la résolution des équations hydrodynamiques de ce modèle sont la bathymétrie de l'estuaire, le temps de résidence, la profondeur, les coefficients de friction et diverses constantes s'appliquant au système, les densités des flux. Dans un second temps, les auteurs ont développé un modèle de transport et un modèle des réactions biogéochimiques basé sur l'intégration verticale des équations d'advection-dispersion. Le réseau des réactions biogéochimiques implémenté dans le modèle repose sur 6 processus de transfert (respiration aérobie, production phytoplanctonique, mortalité phytoplanctonique, nitrification, dénitrification, transfert d'oxygène) agissant sur 6 variables (matière organique labile, oxygène, ammonium, nitrate, silice, diatomées) (Figure 16). L'application conjointe des modèles hydrodynamique, de transport et biogéochimique a permis de montrer que les taux de déroulement des processus dans la partie amont de l'estuaire sont élevés mais qu'ils le sont encore plus dans l'estuaire aval avec par exemple, des taux de nitrification dans la colonne d'eau au-delà de 70 Mm N. jour⁻¹ et une respiration aérobie et dénitrification jusqu'à 70 et 40 Mm C. jour⁻¹. Le modèle a, entre-autres, permis de mettre en avant les effets de la mise en place de traitements de rejets supplémentaires en pointant une diminution significative de la matière organique et des concentrations en ammonium au-dessus d'Anvers. Ces actions, détectées par le modèle, ont permis une restauration partielle des niveaux d'oxygène de l'estuaire. Une telle approche, en travaillant sur une haute résolution et prédisant les taux de réduction et de dénitrification, peut, par exemple, permettre de calculer localement les concentrations en nitrate en réponse à plusieurs scénarios. Elle permet également de mettre en évidence le rôle de la variabilité spatio-temporelle dans les temps de résidence, la profondeur, l'aire, le volume de l'estuaire sur la dynamique biogéochimique mais souligne aussi un important volume de données à acquérir et à mobiliser.

Toujours sur l'estuaire de l'Escaut, [Volta et al., 2014](#) ont plus récemment développé un modèle 1D de transport réactionnel ; le C-GEM (Carbon-Generic Estuary Model) dans le but de décrire l'hydrodynamique et la biogéochimie sur des échelles spatio-temporelles optimales. Pour cela les auteurs ont développé une méthode de calcul basée sur la relation directe entre la géométrie de l'estuaire et l'hydrodynamique, ce qui a pour but de diminuer la quantité de données requise pour faire fonctionner les modèles biogéochimiques. A son stade actuel de test, le modèle reproduit correctement les caractéristiques biogéochimiques de l'Escaut. Il montre des profils stables le long de l'estuaire de l'oxygène, de l'ammonium, des nitrates et de la silice, qui correspondent bien avec les données mesurées. La modélisation des processus dans la colonne d'eau montre des résultats comparables avec ce qui pourrait être obtenu avec un modèle travaillant en 2D.

Le modèle CE-QUAL-ICM (ou plus couramment appelé ICM ; <https://dots.el.erdc.dren.mil/elmodels/icminfo.html>, [Cercio et Cole, 1994](#) ; U.S. Army Corp of Engineers) est un modèle 3D initialement développé pour répondre à divers questionnements sur l'eutrophisation dans la Chesapeake Bay et pour laquelle il est devenu un outil de gestion en routine (comme le CBMS : Chesapeake Bay Modelling System, [Paolisso et al., 2013](#), voir encart n° 5). ICM permet de représenter différents cycles biogéochimiques dont celui du carbone, de l'azote, du phosphore et de l'oxygène. Il permet aussi de simuler des facteurs physiques tels que la salinité, la température et les matières en suspension. Depuis, ce modèle été mobilisé sur d'autres estuaires présentant des problématiques d'eutrophisation et de contaminations (Corée du Sud, Porto-Rico, Puget Sound ; [Kim et al., 2010](#)) ou encore d'acidification (couplage avec le modèle FVCOM, [Bianucci et al., 2016](#)). Le modèle a ainsi été complexifié au cours du temps pour incorporer plusieurs modules permettant de prendre en compte d'autres phénomènes biogéochimiques et écologiques ([Cercio et Moore, 2001](#) ; [Cercio et Noel, 2004](#) ; [Cercio et al., 2006](#) ; [Cercio et al., 2007](#), Figure 17) comme :

- la diagénèse des sédiments : ICM peut incorporer un modèle d'équilibre de masse pour les processus diagénétiques dans les sédiments du fond. La matière organique particulaire présente dans la colonne d'eau, tombe au fond et produit une demande en oxygène pour

- qu'elle se minéralise mais crée aussi des flux de nutriments dissous qui peuvent être modélisés par ICM) ;
- l'importance des organismes filtreurs (bivalves tels que les huîtres et les moules) : ICM peut incorporer un modèle d'équilibre de masse pour prendre en compte la part des particules de la colonne d'eau capturées et recyclées par les organismes filtreurs ;
 - les composés toxiques organiques et inorganiques : ICM permettant d'obtenir une représentation du cycle du carbone dans l'eau et les sédiments, le module permet de partitionner le carbone organique et les contaminant organiques et inorganiques qui s'y lient ;
 - la végétation aquatique submergée (ou SAV) : ICM peut incorporer un module de production de la SAV dont le développement est lié à la colonne d'eau et aux sédiments constituant les lits de SAV.

Un exemple plus précis de possibilité de couplage du modèle ICM sera détaillé dans la partie 7.3. Dans une étude menée également sur la Chesapeake Bay, [Ma et al. \(2010\)](#) ont repris les informations contenues dans le CE-QUAL-ICM pour alimenter un modèle trophique (Ecopath with Ecosim) pour comprendre les impacts de la qualité de l'eau sur la végétation aquatique submergée et les groupes trophiques qui en dépendent (dont certains sont représentés par des espèces commerciales).

L'application des RTMs est actuellement limitée par les requis importants en données pour leur calibration et leur validation. Un frein supplémentaire est celui représenté par les temps et les modalités de calculs importants pour appréhender les processus biogéochimiques et physiques à des échelles spatiales et temporelles pertinentes. Cette barrière devient en effet rapidement importante lorsque des échelles saisonnières et interannuelles doivent être conjointement prise en compte pour les processus. C'est la raison pour laquelle l'application des RTMs (bidimensionnels voire tridimensionnels) reste généralement réservée à des simulations sur des petites échelles de temps (<1ans) et pour des systèmes bien connus pour lesquels on dispose d'informations bathymétriques et géographiques détaillées comme la Chesapeake Bay ([Cercio et Noel, 2004](#)), l'estuaire du Saint-Laurent ([Lefort et al., 2012](#)) et l'Escaut ([Vanderborgh et al., 2007](#) ; [Arndt et al., 2009](#) ; [Volta et al., 2015](#)).

Encart n° 5 : développement d'un outil de gestion biogéochimique à très grand échelle: le Chesapeake Bay Modelling System

Un exemple particulièrement intégrateur des modèles biogéochimique peut être rencontré sur la Chesapeake Bay aux Etats Unis, où le système CBMS (Chesapeake Bay Modelling System) a été mis en place. Il s'agit d'un ensemble de modèles développés à l'échelle du bassin versant de la Chesapeake Bay ayant pour but d'être utilisé comme un guide pour diminuer les apports de nutriments et de sédiments dans la Chesapeake Bay et dont les résultats servent désormais à guider et évaluer l'application du WIP (Watershed Implementation Plan) à l'échelle des états directement impliqués dans les dégradations de la qualité de l'eau, en instaurant des charges journalières maximales d'apports de nutriments. Le CBMS se veut être un modèle global couplant hydrodynamique-biogéochimie-transport sédimentaire et incluant d'autres modèles ressources des organismes estuariens comme la végétation aquatique submergée, les populations mycologiques et de poissons. Il inclut notamment un modèle 3D hydrodynamique (CH3D Curvilinear Hydrodynamics) qui calcule les variations dans la salinité, la température, les niveaux d'eau et les vitesses. Les sorties de ce modèle dynamique sont ensuite couplées au modèle biogéochimique/de qualité de l'eau (CE-QUAL-ICM ou plus simplement ICM) en intégrant les informations des charges en nutriments et sédiments préconisées par état. ICM est un modèle d'eutrophisation qui incorpore 22 variables d'état incluant de multiples formes d'algues, carbone, azote, phosphore, silice et oxygène dissous. Un modèle dynamique des ressources vivantes centré sur la végétation aquatique submergée (SAV) est ensuite incorporé pour calculer les standards de clarté de l'eau/SAV pour la restauration de la SAV et prenant en compte les influences positives de la restauration de celle-ci sur la clarté de l'eau (la SAV en ralentissant les écoulements permet de réduire la quantité de sédiments en suspension). Un modèle de changement de l'utilisation des sols permet en plus d'analyser et de prédire les effets de l'urbanisation et de la population sur les systèmes d'épuration du bassin versant de la Chesapeake Bay pour évaluer les futurs changements potentiels dans les charges en azote, phosphore et sédiments dans l'estuaire. Enfin un programme constructeur de scénarios génère différents états passés, présents et futurs du bassin versant. Le CBMS est un outil de gestion à très grande échelle notamment utilisé pour répondre aux questions des différents partis prenants qui souhaitent savoir quelles sont leurs charges en nutriments et sédiments et de combien ceux-ci doivent les diminuer. Depuis sa mise en place, des améliorations plus que notables sur la Chesapeake Bay ont été répertoriées ([Tango et Batiuk, 2016](#)).

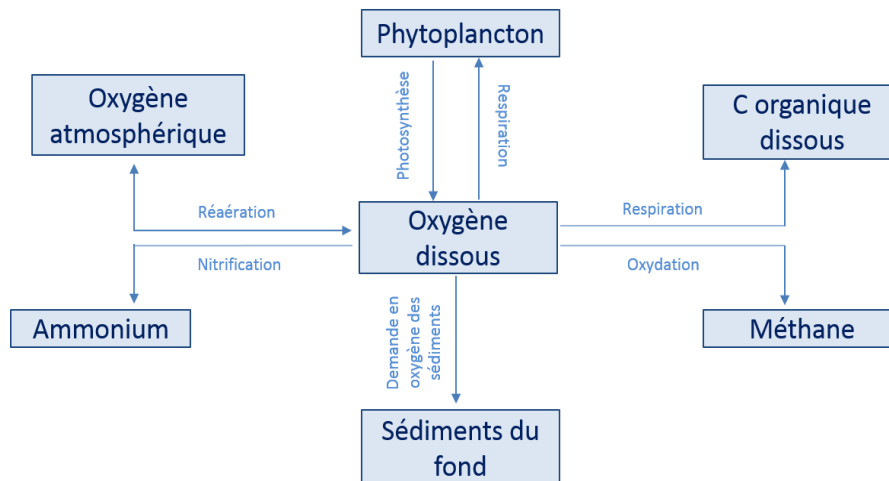


Figure 17 : Exemple des cycles biogéochimiques modélisés par le CE-QUAL-ICM (source: U.S. Army Corps of Engineers).

4.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES

Ces trente dernières années ont vu l'émergence de modèles biogéochimiques qui intègrent de plus en plus de processus et qui deviennent donc de plus en plus complexes. Ils ont permis d'apporter des **réponses solides et numériquement appuyées aux problématiques écologiques entraînées par l'eutrophisation et l'hypoxie**. Le plus souvent, ces modèles ont été développés pour répondre à des problématiques spécifiques à un estuaire, avec ses caractéristiques (turbidité, salinité, géométrie, etc.) et les jeux de données acquis dans cette perspective.

La recherche bibliographique liée au retour d'expérience de l'emploi de ces modèles doit certainement être approfondie. En effet, ces modèles ont dans un premier temps été développés dans un contexte d'acquisition de connaissances sur le fonctionnement biogéochimique de l'estuaire mais pas dans un contexte spécifiquement orienté vers la restauration écologique. Une nouvelle méthode de recherche bibliographique permettrait d'affirmer si, à l'heure actuelle, ces modèles sont étendus de façon routinière à d'autres estuaires à travers le monde (extension de la recherche avec des mots clés spécifiques à la gestion et à la prise de décision).

Il n'en demeure pas moins que la mise à plat de ces outils montre que **leur utilisation reste déterminée par une grande quantité de données et de solides compétences mathématiques (procédures de calibration et de validation des modèles)**. Le calage et la validation de ces modèles nécessitent très souvent des larges jeux de données. A l'échelle française, ces jeux de données sont alimentés par les réseaux de mesures en continu, mais qui sont déployés principalement sur les grands estuaires (exemple à l'échelle de la façade Manche-Atlantique, les réseaux SYVEL pour l'estuaire de la Loire, MAGEST pour l'estuaire de la Gironde et SYNAPSES pour l'estuaire de la Seine), et non pour l'ensemble des estuaires français. Les paramètres intervenant dans la formulation des processus biogéochimiques doivent être connus pour avoir une représentation réaliste de la dynamique biogéochimique souvent très complexe. Il est évident que plus le modèle biogéochimique est complexe, plus le nombre de paramètres augmente. Tous les paramètres n'étant pas connus, difficiles d'obtention ou n'ayant pas été mesurés précisément, leur calibration peut être rendue très

compliquée du fait des interactions entre eux. Lorsque la performance résultante du modèle est faible, un paramètre ou une équation peut alors être ajouté. Ce problème peut amener sur-paramétriser le modèle. Or, la complexité d'un modèle ne le rend pas nécessairement plus performant ; au contraire, en augmentant le nombre de paramètre et d'équations, il arrive qu'on le rende moins performant, du fait de la nécessité de calibrer un nombre plus important de paramètres. Un modèle biogéochimique plus simple présente dans ce cas l'avantage d'être calibré plus facilement et de reproduire de manière plus robuste certaines variables biogéochimiques. Même s'il est moins réaliste, car tous les processus, variables ou paramètres ne seront pas pris en compte, un modèle simplifié sera toujours plus facilement adapté à une situation. Le développement et l'application de ces modèles reste malgré tout une affaire de spécialistes. De plus en plus, ceux-ci **militent pour une banalisation de ces approches en les simplifiant pour permettre leur transfert à un plus grand nombre d'estuaires, y compris ceux pour lesquels les données biogéochimiques, morphologiques ou hydrodynamiques sont incomplètes ou absentes.**

Les modèles biogéochimiques offrent des **opportunités de couplage intéressantes** avec des modèles hydrodynamiques ou trophiques pour répondre à des problématiques écologiques plus complexes (partie 7.3.). Cependant, l'application de ces modèles à des problématiques liées aux contaminant n'a pas été abordée dans cette étude. La dynamique et la réactivité des substances telles que les pesticides et les produits pharmaceutiques n'est pas encore, à notre connaissance, intégrée dans les modèles biogéochimiques et ce, en vue d'actions de restauration. Dans ce domaine, l'acquisition de connaissances est encore capitale pour établir un bilan des contaminations, des dégradations est des impacts toxiques sur les écosystèmes estuariens.

L'attente de simplification et de banalisation de l'emploi de ces modèles dans un futur proche **ne doivent cependant pas décourager l'acquisition de données de qualité** sur les estuaires les moins documentés ni la mise en place de méthodologies pour améliorer cette acquisition en standardisant des protocoles (par exemple, l'acquisition de la donnée de production primaire varie beaucoup selon les méthodologies employées). **Cela ne doit pas non plus décourager la mise en place d'actions.** Bien qu'important pour informer numériquement sur les facteurs d'abatement des nutriments et les concentrations en oxygène, un modèle n'est pas le seul déterminant à la mise en place d'actions qui permettent d'améliorer la qualité de l'eau. Des sommes d'actions raisonnées localement doivent toujours pouvoir permettre d'améliorer la circulation de l'eau et prévenir des phénomènes d'hypoxie.

Le tableau 4 rappelle quelques exemples de mobilisation de modèles biogéochimiques

| Référence | Zone | Contexte d'application | Modèles et leurs couplages | Requis (données, compétences) |
|---|--------------------------|--|--|---|
| Ménesguen et Dussauze 2014 | Façade Manche-Atlantique | Déterminer les facteurs de réduction d'apport des nutriments pour atteindre le bon état écologique des masses d'eau. | ECOMARS3D | Grille cartésienne (de résolution spatiale adaptée) et à niveaux verticaux basés sur données bathymétriques |
| Garnier et al., 2017 (Projet RESET, Seine-Aval 5) | Baie de Seine | Prédire les trajectoires d'évolution à long terme du fonctionnement biogéochimique. | ECOMARS 3D Couplage : RIVERSTRAHLER / RIVES | Temps de transit, données liées à l'oxygène, les différentes classes de plancton, salinité, formes dissoutes et particulaires des nutriments (N, P, Si), données météorologiques (intensité, direction vents, pression atmosphérique, couverture nuageuse, rayonnement), conditions limites marines (marée), débits des fleuves |

| | | | | |
|--|---------------------------------|---|--|--|
| Paolisso <i>et al.</i> , 2013 | Chesapeake Bay (USA) | Définir les charges maximales en nutriments de chaque état compatibles avec un bon état écologique. | Le CBMS (Chesapeake Bay Modelling system) est composé de : -Modèle hydrodynamique CH3D -Modèle biogéochimique CE-QUAL-ICM -Modèle dynamique des ressources vivantes (effets retour des organismes sur la qualité de l'eau) -Modèle d'utilisation des surfaces | |
| USACE (US Army Corp of Engineers) ; Cerco et Cole, 1994 | USA | Modèle appliqué dans les contextes de gestion / amélioration de la qualité de l'eau (lacs, rivières, estuaires, eaux côtières). | CE-QUAL-ICM → représente plusieurs cycles biogéochimiques ; cycle du carbone, du phosphore, de l'azote et de l'oxygène → simulation des facteurs physiques (salinité, température, solides en suspension) | Données de salinité, température, données sur les différentes classes d'algues (brunes, vertes), de diatomées et de micro et méso-zooplancton, carbone organique dissous, carbone organique particulaire labile, carbone organique particulaire réfractaire, ammonium, nitrate-nitrite, azote organique dissous, azote organique particulaire labile, azote organique particulaire réfractaire, phosphate, phosphate organique dissous, phosphate organique particulaire labile, phosphate organique particulaire réfractaire, demande chimique en oxygène, oxygène dissous, silice dissoute, silice biogénique particulaire, argiles fines, argiles, limons, sables |
| Even <i>et al.</i> , 2007 ; Ruelland <i>et al.</i> , 2007. | Estuaire de la Seine | Prédire les trajectoires d'évolution à long terme du fonctionnement biogéochimique. Modélisation des réactions sur l'ensemble du continuum du bassin versant grâce au couplage de 3 modèles associés à chaque partie du bassin versant. | Modèle biogéochimique RIVE Couplage : Environnement SIG de RIVERSTRAHLER : - SENEQUE (pour la partie amont du bassin versant) - PROSE (le modèle rivière) -SIAM1D (pour l'estuaire) Dans l'idée du continuum, les modèles sont couplés ensemble en utilisant la sortie d'un modèle comme l'entrée d'un autre. | Modèle biogéochimique RIVE (utilisé dans les modèles ci-après) : processus biologiques (données nutriments, données sur les différents groupes biologiques impliqués, données sur les processus de transformation tels que la photosynthèse, la respiration, la nitrification, la reminéralisation, l'assimilation). Il permet de représenter les réactions dans la colonne d'eau Modèle sub-bassin SENEQUE (cf. Even et al. 2007) : représentation des réseaux hydrographiques. Calcul des variations saisonnières dans l'hydrologiques et donc du transport compte tenu de la forme du réseau hydrographique. Modèle rivière : PROSE : il simule le réseau hydrographique en s'appuyant de la description morphologique détaillée des rivières (données liées à la bathymétrie, à la position des barrages, îles, effluents, au fonctionnement des barrages, à la qualité de l'eau des effluents) Modèle estuarien : SIAM1D (salinité, marée, débits, données sur les flux de sédiments, érosion, |
| Volta <i>et al.</i> , 2014 | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Description du fonctionnement biogéochimique de l'estuaire. | C-GEM (Carbon- Generic Estuary Model) : modèle de transport réactionnel du carbone, et des autres éléments azote, phosphore et silice. Modèle 1D. | Données nécessaires au paramétrage de l'équation hydrodynamique (débits, amplitude tidale à l'embouchure, séries temporelles des niveaux d'eau) Données nécessaires au paramétrage de l'équation de la conservation de la masse des solutés (salinité) Données pour caractériser l'ensemble des réactions biogéochimiques (caractériser le réseau de réactions, les groupes planctoniques, la définition des réactions biogéochimiques et des coefficients stœchiométriques, les processus benthopélagiques, identifier dans la littérature les conditions de forçage pour les apports fluviaux et la limite aval, et les forçages externes tels que la lumière, la température et le vent Données sur la matière particulaire en suspension (concentrations) |

| | | | | |
|--|--|--|---|---|
| Vanderborght <i>et al.</i> , 2007 | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Description du fonctionnement biogéochimique de l'estuaire. | Modèle de transport réactionnel (RTM) du carbone, azote, oxygène, silice. Modèle 2D. | Données spatiales fines (grilles de haute résolution spatiale) Données sur le taux de déroulement des processus (nitrification dénitrification, respiration, production phytoplanctonique) |
| Swaney <i>et al.</i> , 2011 | Programme international (appliqué sur > 250 estuaires) | Prédire le devenir des nutriments, calcul des charges en azote et phosphore. | Modèle biogéochimique LOICZ (Land Ocean Interactions in the Coastal Zone) | Données sur les charges des nutriments (P inorganique dissous (rivière, estuaire, eaux côtières) N inorganique dissous (rivière, estuaire, eaux côtières) |
| Xu <i>et al.</i> , 2013 | Estuaire du Yangtze (Chine) | Prédire le devenir des nutriments, calcul des charges en azote et phosphore avec prise en compte des phases particulaires et dissoutes dans la modélisation biogéochimique. | Modèle biogéochimique LOICZ « muddy version » (prise en compte de la turbidité) | Données salinité, débits et quantité de matières en suspension. Particularité pour la modification à appliquer pour les estuaires très turbides : modification du modèle LOICZ classique en considérant l'absorption (désorption) des nutriments sur la matière particulaire en suspension (avec une paramétrisation du rôle de la matière particulaire en suspension dans le budget en nutriments via un coefficient de partition Kd, qui représente la fraction du total des nutriments qui est sous forme particulaire). |
| Canavan <i>et al.</i> , 2006 | Détroit d'Haringvliet (Pays Bas) | Prédire les modifications dans les voies de minéralisation du carbone et les réactions redox qui peuvent se produire sous effet d'une salinisation (inhérente à la construction d'un barrage). | Modèle de transport réactionnel (RTM) pour quantifier les taux de minéralisation du carbone organique dans les sédiments. Les taux de réaction sont déterminés avec un RTM calibré à partir des données chimiques de l'eau interstitielle et des données chimiques des sédiments. | Données sur les différentes formes d'éléments (particulaire, soluble, labile, réfractaire), sur la vitesse des réactions chimiques Données sur les processus de transport des solutés (diffusion, bioturbation, advection sédimentaire), données sur les propriétés des sédiments (porosité, densité, profondeur, température, taux d'accumulation) |
| Bowen et Valiela 2004 ; Valiela <i>et al.</i> , 2000 | Waquoit Bay (USA) | Prédire les effets de scénarios de restauration sur les charges en azote. | Modèle de calcul des charges en azote (NLM : Waquoit Bay Nitrogen Loading Model). | Données de couverture du sol (terres agricoles, zones humides, imperméables, urbanisation etc.) Données sur les charges en azote : -apport d'azote à la totalité des surfaces du bassin versant (via l'apport atmosphérique par la végétation naturelle, les pelouses, les terres horticoles, les surfaces imperméabilisées et via les applications de produits agricoles, engrais aux terres agricoles, pelouses) -apport d'azote dans les zones de vadose (zones non saturées) et les aquifères (via les apports qui percolent depuis la surface et via les eaux usées) -apport d'azote à l'estuaire (somme des items précédents) |

Tableau 4. Exemples de mobilisation des modèles biogéochimiques.

5. Fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire

5.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES

Les habitats benthiques estuariens regroupent les habitats sédimentaires, benthiques intertidaux et subtidaux. Dans ce travail, nous proposons de mettre un accent plus fort sur les problématiques rencontrées autour des habitats benthiques intertidaux du type marais et vasières, que sur celles concernant les habitats subtidaux (sédiments vaseux ou sableux immergés nus ou à végétation aquatique submergée). Ce choix est doublement motivé par (1) la récurrence de questionnements de restauration sur les habitats intertidaux (à l'échelle de la France et dans la littérature mondiale), donc par la quantité d'information disponible sur ces habitats et par conséquent sur les outils développés spécifiquement pour des restaurations et (2) par leur importance en tant que support de la biodiversité (voir Tableau 1). Nous proposons donc une synthèse axée sur le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire des habitats intertidaux.

5.1.1. Échelle locale (dizaine-centaine de mètres)

Les zones intertidales sont des environnements complexes à l'interface mer/terre. Elles sont représentées par les marais et les vasières, et se rencontrent tout le long du gradient de salinité estuarien. Les marais sont régulièrement inondés par la marée, les événements de submersion d'origine climatique. Ils sont recouverts par une végétation tolérante à différents niveaux de salinité, importante pour leur stabilisation et pour le piégeage de sédiments (Figure 18). Les vasières sont des zones où se déposent des matériaux fins. Parmi elles, on distingue les vasières subtidales, toujours en eau, et les vasières intertidales, découvertes à marée basse.

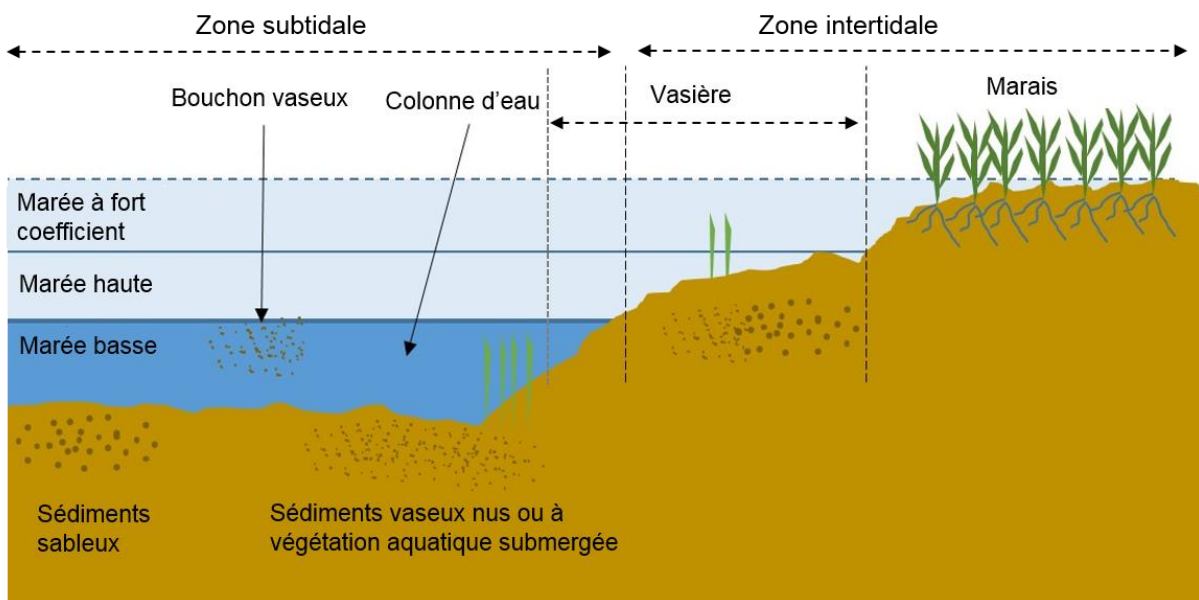


Figure 18 : Typographie simplifiée des zones intertidale et subtidale.

Localisés entre la pleine mer de vive eau (marées à fort coefficient) et la pleine mer de morte eau, les habitats intertidaux (marais et vasières) sont formés dans des environnements abrités où les sédiments peuvent s'accumuler (comme dans les estuaires, les baies peu profondes, les zones côtières peu exposées, et certains deltas dont les apports sédimentaires sont

suffisants pour permettre leur développement). Les zones intertidales supportent de très nombreuses fonctions écologiques capitales relatives à la production de matériel organique et recyclage des nutriments. L'inondation est le mécanisme principal qui permet l'apport de sédiments sur ces plateformes. La formation et le maintien des zones intertidales sont donc inextricablement liés au niveau de la mer et aux oscillations de la marée. Au sein de ces zones, les interactions écologiques et physiques sont complexes et nécessitent des approches interdisciplinaires pour comprendre les mécanismes de leur fonctionnement, qu'il s'agisse d'approches purement physiques ou d'approches couplant l'écologie de la végétation et la physique (Fagherazzi *et al.*, 2004, 2012 ; Kirwan et Murray 2007 ; Spencer et Harvey 2012 ; Schuerch *et al.*, 2014, Figure 20).

Les habitats intertidaux sont le siège du déroulement de processus biogéochimiques complexes qui soutiennent des fonctionnalités écologiques pour des organismes estuariens mais aussi de stockage de carbone et de recyclage des nutriments. Leur développement, et celui des fonctionnalités écologiques qui leur sont associées requiert un ensemble de facteurs hydro-morpho-sédimentaires qui, combinés permettent l'établissement de conditions biotiques et abiotiques (élévation, potentiel redox etc.) nécessaires au développement de surfaces non végétalisées (la plupart des vasières) et végétalisées (marais). Le développement est donc contrôlé par l'inondation (sa fréquence et sa durée ; l'hydropériode), par les apports de matières et par la morphologie de la surface de la plateforme (Allen, 2000). Nous proposons de détailler les différents facteurs contrôlant du développement de l'habitat sédimentaire intertidal (incluant les patrons de végétation) et des fonctions écologiques associées.

L'hydropériode

L'hydropériode correspond généralement à la durée pendant laquelle une zone est inondée (Mitsch et Gosselink, 2007) et détermine en très grande partie les espèces de plantes qui peuvent germer et se développer (Howe *et al.*, 2010). L'hydropériode est largement contrôlée par l'élévation (ou hauteur, altitude) de la plateforme, ; c'est pourquoi il s'agit d'une modification clé dans les designs de restauration (Capderrey *et al.*, 2016 ; Williams et Orr, 2002 ; Bowron *et al.*, 2011 ; Stagg et Mendelssohn, 2010 ; Stagg et Mendelssohn, 2011). L'hydropériode est un concept un complexe, car elle englobe la hauteur d'eau (profondeur) inondant la surface et la fréquence d'inondation de la surface. La hauteur et la morphologie de la surface contrôlent l'inondation et la modulent selon les variations topographiques de la surface.

Le flux ainsi apporté détermine les apports de matières en suspension (MES) qui incluent les sédiments et les graines. La quantité de sédiments joue un rôle important dans le développement de la végétation. En effet, une trop forte accumulation de sédiments peut enterrer les graines et étouffer la production primaire alors que trop d'érosion peut influencer la vitesse de relâchement des graines par les sols. Plusieurs études se sont penchées sur les relations entre l'élévation et la distribution des graines et sédiments dans des marais restaurés (voir Silvestri *et al.*, 2005 ; Dausse *et al.*, 2008 ; Smith *et al.*, 2009 cité dans Spencer et Harvey, 2012). Elles démontrent montrent que les relations entre la morphologie (et donc de la profondeur de l'eau), l'inondation, la structure des sédiments et les apports de matériel en suspension qui influencent la dispersion des graines et donc la composition spécifique de la végétation (Elsy-Quirk *et al.*, 2009).

La géomorphologie

Le flux d'eau est distribué à la surface par la marée en fonction de la morphologie du marais (c'est-à-dire *via* les chenaux et selon les variations topographiques). De nombreuses études se sont intéressées au développement des réseaux de drainage à la surface des zones intertidales, aussi appelés chenaux de marée. Les chenaux sont des caractéristiques importantes. En effet, en se développant en réseau ils permettent le transport des sédiments, des nutriments et potentiellement des graines à l'intérieur du marais (van Proosdij *et al.*, 2010).

Leur temps de développement et leurs caractéristiques morphologiques sont notamment influencés par l'énergie tidale, les caractéristiques des sédiments, la pente de la zone intertidale et les reliquats de chenaux préexistants (Crooks *et al.*, 2002 ; van Proosdij *et al.*, 2010 ; Temmerman *et al.*, 2005a ; 2005b ; D'Alpaos *et al.*, 2007a ; D'Alpaos *et al.*, 2007b ; Vandenbruwaene *et al.*, 2012). L'érosion initiale et le développement des chenaux de drainage peuvent être des phénomènes très rapides, avec un élargissement et un approfondissement qui s'ajuste à l'augmentation du flux, lorsque celui-ci est restauré (D'Alpaos *et al.*, 2007b ; van Proosdij *et al.*, 2010). Sur des périodes de temps plus longues, le réseau créé se complexifie et se densifie (D'Alpaos *et al.*, 2007b ; Bowron *et al.*, 2011). Au fur et à mesure que les réseaux de chenaux se développent, ils drainent une plus grande surface, et atteignent un équilibre (Williams et Orr, 2002 ; D'Alpaos *et al.*, 2007b, Beauchard, 2012 ; Vandenbruwaene *et al.*, 2012).

D'un point de vue purement physique, la formation précoce des chenaux est le résultat de la concentration des flux qui parcourent une surface en un point (du sable ou de la vase, ou encore du sol dur) en connexion avec l'eau (ouverture sur l'estuaire, submersion, augmentation du niveau de la mer, etc.). La concentration de ces flux en un point, possiblement induite par la présence de petites perturbations, produit des mouvements locaux en réponse aux contraintes de cisaillement, ce qui favorise l'apparition de petites incisions de drainage. Par effet boule de neige, les flux se concentrent de plus en plus dans le chenal en formation, en raison de son élargissement et de la moindre résistance créée par son approfondissement. La vitesse des flux augmente alors et est associée à une diminution de la rugosité du fond, ce qui contribue à l'érosion du chenal. L'érosion et l'approfondissement du chenal créent alors un mécanisme de rétroaction positif entre l'érosion et la formation du chenal, ce qui entraîne le développement d'autres incisions.

Une caractéristique intéressante des chenaux de marée est qu'ils présentent des propriétés géométriques communes aux autres réseaux naturels mais ils ne possèdent pas les caractéristiques d'invariance d'échelle qui sont propres aux réseaux de chenaux fluviaux par exemple (Fagherazzi *et al.*, 1999 ; Rinaldo *et al.*, 1999). Cette absence marquée d'échelles (pas de proportionnalité entre les structures) implique qu'il n'y a pas de similitudes entre des parties du réseau et son ensemble au sein du paysage intertidal. Ceci contraste nettement avec ce qui est habituellement constaté dans les bassins versants fluviaux où les réseaux sont soumis à des lois de puissance omniprésentes. Cette absence d'invariance d'échelle est caractéristique de ces chenaux et résulte des nombreux processus physiques et biologiques qui les façonnent dans le temps et dans l'espace (Rinaldo *et al.*, 1999). Les systèmes de chenaux ont donc tendance à ne pas avoir de configuration auto-organisée.

L'hydrodynamique

Le flux tidal est complexe dans l'espace et dans le temps ; il est contrôlé par la topographie et la morphologie de la surface, le vent, l'action des vagues et la végétation. Il apporte les MES comme les sédiments et les graines (transport par hydrochorie). L'hydrodynamique résultante à l'intérieur de l'habitat, exerce donc de forts contrôles sur son développement.

Les caractéristiques des sols / texture des sédiments

Après dépôt, plusieurs phénomènes vont influencer la composition des sols. Les sédiments perdent de leur contenu en eau et se compactent. La matière organique particulaire déposée en surface s'enfouit dans les sédiments et s'ajoute à la matière organique provenant de la dégradation in situ des plantes (le contenu en matière organique augmente généralement avec la profondeur). L'hydrologie subsurface (dans les premiers centimètres des sédiments) est influencée par une variété de facteurs tels que la porosité, la granulométrie, le degré de compaction et la présence de racines. L'ensemble de ces caractéristiques créé donc un fort degré d'hétérogénéité spatiale dans l'environnement physique et biogéochimique du sol

(Taillefert *et al.*, 2007). Les caractéristiques des sols et le drainage jouent sur l'évacuation des polluants et métabolites accumulés dans les zones intertidales. Ils créent ainsi une zone non saturée qui assure des conditions favorables pour la germination et croissance racinaire aérobie (production souterraine) (Ursino *et al.*, 2004). En revanche, lorsque les sols sont compactés (comme c'est le cas dans des sites endommagés), les sédiments sont moins bien drainés, deviennent parfois détrempés, et limitent les mouvements d'eau dans les premiers centimètres des sédiments (Spencer *et al.*, 2008). Ce phénomène peut engendrer de l'anoxie et créer une hypersalinité, entravant ainsi la germination des gaines. Les processus se déroulant dès les premiers centimètres des sédiments (processus subsurface) ont donc des implications fortes sur le développement de la végétation et sur la rétention de polluants.

Le développement de la végétation à la surface des marais intertidaux s'effectue à partir des stades pionniers qui retiennent les sédiments. Ces premiers stades diminuent la vitesse du flux arrivant dans la zone, encouragent les dépôts de sédiments fins et les stabilisent grâce au développement de leurs racines, ce qui entraîne une élévation de la zone (Hughes *et al.*, 2009). En retour, cette association avec la nature du sédiment et des apports d'eau déterminent une gamme de propriétés abiotiques des sédiments en termes de salinité, de concentration en nitrates, ou encore de potentiel redox qui sont importantes pour la colonisation par les espèces végétales.

Le rétrocontrôle végétation-sédiments

La végétation à la surface des zones intertidales a un rôle stabilisateur. Le taux de sédimentation peut d'ailleurs être exprimé comme une fonction de la densité de la végétation (racines, tiges). Au cours du développement de la végétation, la biomasse créée joue sur l'accumulation de sédiments (Figure 19) et par conséquent sur l'élévation du marais. Elle piège les matières en suspension dans la colonne d'eau et les fait s'ajouter à la litière végétale. La production organique souterraine joue également un rôle dans l'accumulation *via* le développement racinaire, son turnover et sa décomposition.

Modulation du piégeage de sédiments par la végétation

Moins de biomasse = flux plus rapide, plus de turbulence, moins d'efficacité pour le dépôt
→ Moins de sédimentation

Plus de biomasse = flux plus lent, moins de turbulence, plus d'efficacité pour le dépôt
→ Plus de sédimentation

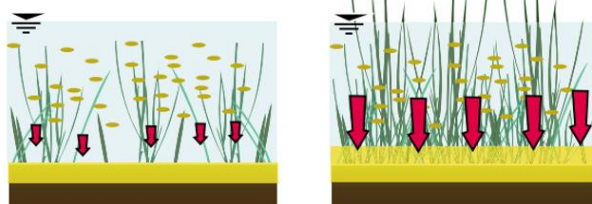


Figure 19 : Modulation du piégeage sédimentaire selon la quantité de biomasse végétale (d'après Fagherazzi *et al.*, 2012).

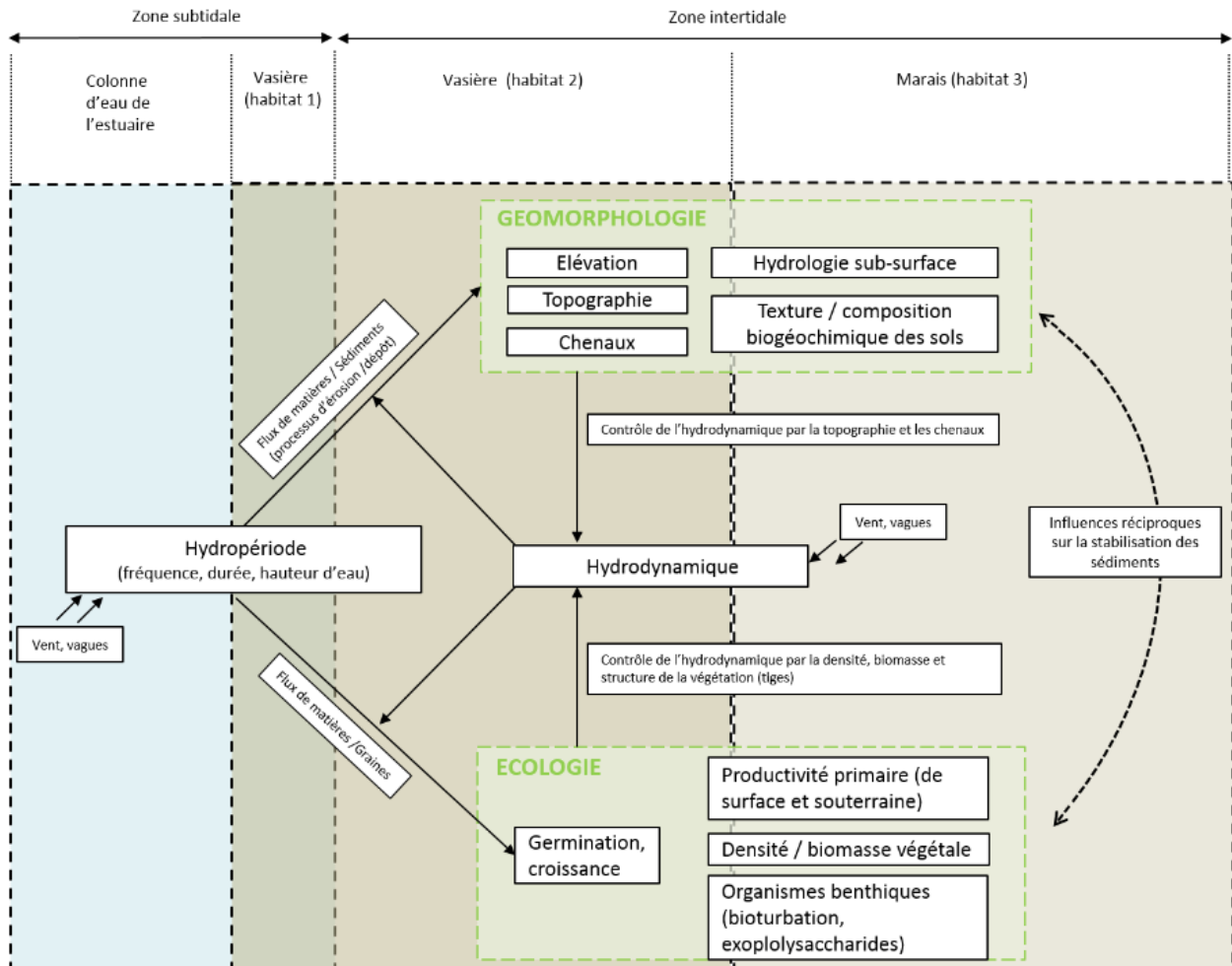


Figure 20 : Schéma du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire simplifié des zones intertidales mettant en évidence les liens entre l'écologie et la géomorphologie.

Bioturbation et biostabilisation : le lien avec les organismes benthiques

Les sédiments des habitats sont exposés à des mécanismes hydrodynamiques forts (houle, courants etc.). Ces facteurs jouent un rôle important dans l'évolution constante du faciès de ces zones et notamment dans les phénomènes de remise en suspension et de transport sédimentaire. Les communautés benthiques associées à ces sédiments jouent aussi un rôle important dans la stabilisation des sédiments. En effet, les producteurs primaires (microphytobenthos) et les producteurs secondaires (invertébrés macrobenthiques par exemple) exercent un contrôle sur la dynamique des sédiments principalement grâce à deux phénomènes : (1) la bioturbation ; qui est le remaniement du sédiment par la faune benthique lié à ses déplacements, sa recherche de nourriture, son enfouissement pour se protéger des conditions environnementales ou des prédateurs ; et (2) la biostabilisation exercée par les substances polymériques extracellulaires qui sont sécrétés par les microalgues benthiques colonisant la surface des vasières.

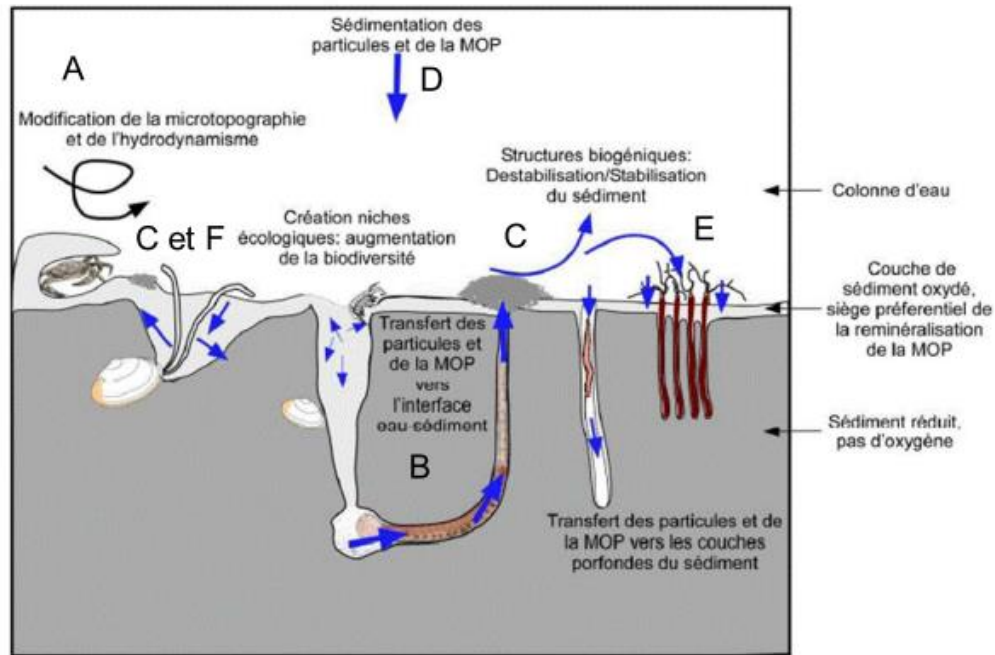


Figure 21 : Diversité des processus de bioturbation induisant une modification de l'érodabilité des sédiments (Schéma de G. Bernard, 2013; repris par Orvain et al., 2017).

- **La bioturbation**

La bioturbation est un ensemble de processus (Figure 21) selon lesquels la faune active et mobile modifie les propriétés physiques et affecte les échanges biogéochimiques et sédimentaires. En effectuant ses déplacements, la faune mélange les particules sédimentaires et crée des structures à l'intérieur des sols comme des terriers, des galeries ou des tubes. Très localement, en pompant l'eau par leurs siphons, les bivalves peuvent accentuer les échanges en eau, permettre l'oxygénation des sédiments et favoriser la circulation des nutriments notamment pour les producteurs primaires (dont le microphytobenthos). Les activités liées à la mobilité de la faune et à la construction de structures peuvent faciliter les phénomènes d'érosion face aux mécanismes hydrodynamiques (houle et courants).

- **La biostabilisation**

Le microphytobenthos, en plus de représenter une part conséquente de la production primaire totale estuarienne joue également un rôle important dans la dynamique sédimentaire (Orvain et al., 2004 ; Orvain et al., 2006). Les communautés microphytobenthiques vivant dans les sédiments sont principalement constituées de diatomées benthiques, qui contrairement aux microalgues qui restent attachées aux grains de sables, sont capables d'effectuer des déplacements dans les sédiments pour faire face à leurs besoins physiologiques en fonction du cycle des marées. Ces déplacements sont assurés par la sécrétion de substances polymériques qui forment un biofilm qui leur permet de se déplacer. La composition de ce biofilm dépend de la nature du sédiment et de l'état physiologique des diatomées.

La compréhension des relations entre les communautés benthiques et les régimes sédimentaires est importante pour mettre en place certaines solutions écohydrologiques. Certaines actions requièrent la création d'un substrat adéquat pour permettre la colonisation par la faune benthique (restaurer certains courants peuvent favoriser la concentration de formes benthiques en certains endroits (selon les processus de colonisation et de métamorphose de larves depuis la colonne d'eau)).

5.1.2. Échelle de l'estuaire

Les habitats ne sont pas isolés au sein du paysage estuarien : ils résultent de nombreuses interactions avec les forçages hydrométéorologiques (débit, vent, vagues, marées) et les pressions anthropiques. À l'intérieur d'un estuaire, la circulation des masses d'eau et le transport des particules solides (sables et vases) dépendent des forçages extérieurs représentés par la marée, le vent, les débits amont d'eau douce du fleuve principal et de ses affluents connectés à l'estuaire. La marée est le forçage majeur. Elle se déforme au cours de sa propagation et crée selon la morphologie de l'estuaire (variations de hauteurs d'eau, de dimensions) des asymétries de courants flot/jusant auxquelles sont associées des différences de transport particulaire (par exemple, un estuaire à dominance de flot aura tendance à importer du sédiment depuis la mer, tandis qu'un estuaire à jusant dominant exportera du sédiment vers le large). La circulation d'eau et les transports sédimentaires à l'intérieur d'un estuaire ne sont pas uniformes et créent des patrons très différents d'érosion, de dépôt et de nature de sédiments. Les variations de la bathymétrie de l'estuaire influencent l'hydrodynamique et les transports de sédiments. Il existe donc un lien très fort entre l'hydrodynamique, les sédiments et la morphologie, ce qui peut rendre très complexe la compréhension des phénomènes.

Le lit majeur de l'estuaire inclut les zones latérales de la plaine alluviale qui sont partiellement recouvertes lors des marées de vives eaux et qui possèdent une végétation plus ou moins développée en fonction de l'énergie et de la quantité de sédiments déposés (créant des banquettes de vases et des plateformes aux sédiments plus consolidés et progressivement colonisés par la végétation). L'ensemble de ces gammes d'élévation définit la zonation des habitats sédimentaires intertidaux, et dont le fonctionnement a été décrit dans la partie précédente.

Comprendre la dynamique et la quantification des flux sédimentaires est un enjeu important, aussi bien d'un point de vue écologique (ex : turbidité, envasement) que financier (ex : gestion des chenaux de navigation). Par ailleurs, face aux pressions anthropiques constantes, l'évolution de l'ensemble des habitats sédimentaires se projette à large échelle spatiale et sur le long terme notamment face au changement climatique et par conséquent face à l'augmentation du niveau de la mer.

5.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION

Bien que les zones intertidales estuariennes n'occupent qu'une infime partie du total des terres émergées, elles assurent de nombreux services écosystémiques (rôle tampon face aux événements climatiques, contrôle de l'érosion, purification de l'eau, recyclage des nutriments, régulation climatique, etc.). Au sein de ces zones, les habitats intertidaux (marais et vasières) soutiennent de nombreuses fonctions écologiques liées aux processus biogéochimiques et aux organismes qu'elles abritent. La perte structurelle et fonctionnelle massive des marais et vasières pose la question de la pérennité et de l'efficacité des fonctions écologiques face aux effets à long terme du changement climatique et génère la nécessité d'enrayer leur perte ou de les restaurer.

D'un point de vue fonctionnel, les habitats intertidaux sont le siège du déroulement de processus biogéochimiques qui permettent le stockage et déstockage des nutriments tels que le carbone, le phosphore et l'azote (par ex : dénitrification), des contaminants et pathogènes et de l'accumulation de la matière organique dans les sols (Williams et Orr, 2002 ; Andrews *et al.*, 2006 ; Irving *et al.*, 2011 ; Moreno-Mateos *et al.*, 2012). La part assurée par les zones intertidales dans la transformation des flux de matière organique, de nutriments et de polluants provenant des bassins versants est aujourd'hui considérablement modifiée. Par exemple, la plupart de la transformation des flux de nutriments qui est normalement assurée par la dénitrification se déroulant au sein des habitats intertidaux est aujourd'hui entravée et des

quantités excessives de nutriments se retrouvent dans la colonne d'eau. À la base de la production totale de l'estuaire, la production primaire est assurée non seulement par la colonne d'eau mais aussi en grande partie par la végétation à la surface des zones intertidales (végétation halophile et microphytobenthos). Leur destruction contribue à la tendance générale (observée mondialement) d'un déclin important de productivité (Cloern *et al.*, 2014), bien qu'actuellement discutée (Kirwan *et al.*, 2016).

D'un point de vue structurel, la diversité des communautés végétales associées aux différentes élévations des habitats intertidaux joue un rôle fondamental dans le maintien physique des habitats en jouant sur les processus d'érosion/accrétion. De plus, en fournissant des sources, parfois uniques, d'abri et nourriture, la structure des habitats participe à l'habitat favorable pour d'autres espèces (invertébrés, poissons, oiseaux) permettant ainsi l'accomplissement d'autres fonctions écologiques liées à leur cycle de vie (partie 6.1).

En termes d'action, la plupart des mesures prises actuellement pour restaurer les fonctions écologiques associées aux habitats intertidaux visent à influencer les processus locaux impliqués dans la formation et le maintien des marais et vasières à l'aide de trois types d'actions (Capderrey *et al.*, 2016) :

- 1 - la reconnexion hydraulique (effacement d'ouvrages, mise en place de systèmes d'échanges contrôlés, etc.) ;
- 2 - la re-végétalisation ;
- 3 - l'ajustement de la topographie et de l'hypsométrie par les apports sédimentaires.

Généralement la littérature montre (Capderrey *et al.*, 2016) que les actions de restauration se concentrent sur des améliorations qui peuvent être atteintes rapidement, dès lors que les élévations des plateformes intertidales, et par conséquent l'hydropériode, deviennent favorables au développement de la végétation et probablement à celui des fonctions écologiques ayant lieu au sein de ces habitats (Borja *et al.*, 2010 ; Spencer et Harvey 2012). Cependant, de plus en plus de preuves montrent que ces habitats restaurés ne possèdent pas les mêmes caractéristiques biologiques que leurs homologues dits « naturels » avec un certain nombre d'implications pour leur fonctionnement et donc pour les services écosystémiques qu'ils peuvent fournir (Mossman *et al.*, 2012). De telles différences dans la composition et la diversité des espèces sont en effet attribuables aux conditions abiotiques comme les potentiels redox, la salinité et la disponibilité en nutriments dans les sites recréés (Andrews *et al.*, 2006 ; Mossman *et al.* 2012 ; Moreno-Mateos *et al.*, 2012 ; Spencer et Harvey, 2012 ; Tempest *et al.*, 2015, Spencer *et al.*, 2017). Parvenir à réhabiliter de telles conditions abiotiques est un exercice très compliqué. Cependant, arriver à diriger les flux sédimentaires parce qu'ils conditionnent l'élévation et la topographie, pour la germination et donc pour la production primaire est possible et réalisable (Stagg et Mendelssohn, 2010, 2011). Connaître et appliquer les outils qui permettent d'appréhender au maximum les modifications de la structure physique à effectuer pour permettre le rétablissement des processus abiotiques déterminant la structure et la composition des espèces végétales est d'autant plus capital.

5.3. OUTILS HYDRO-MORPHO-SÉDIMENTAIRES

Nous proposons dans cette partie une vue des modèles emblématiques qui permettent d'appréhender le fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire des habitats sédimentaires et qui sont applicables face à des problématiques de restauration (et ont pour la plupart d'entre eux été appliqués). Nous détaillerons leur contenu et leur principe de fonctionnement dans cette partie.

Les zones intertidales sont le résultat d'interactions écologiques et physiques complexes (entre la végétation et les processus de développement de la morphologie des zones

intertidales). Se pencher sur la prédiction de leur fonctionnement requiert par conséquent la mutualisation de connaissances interdisciplinaires. La modélisation numérique est un outil puissant pour quantifier les relations qui peuvent exister entre les écosystèmes des zones intertidales, la morphologie et les processus de transport sédimentaire (Costanza et Voinov, 2004 ; Mcleod *et al.*, 2010). Les modèles numériques employés actuellement pour appréhender ces relations, peuvent être employés pour tester des hypothèses concernant les processus se déroulant au sein des zones intertidales, quantifier les échanges de matériel sédimentaire, et pour apporter une vision long terme sur le devenir et la résilience de ces systèmes. Les modèles identifiés diffèrent selon les processus simulés et selon les échelles spatiales considérées.

À l'échelle des habitats intertidaux, des modèles permettent de simuler des processus comme la production primaire ou des changements dans l'élévation (donc dans les taux de sédimentation) à des endroits précis des plateformes intertidales (c'est à dire en 0D ; *i.e.* en un point supposé représentatif du marais). D'autres modèles permettent de simuler la morphodynamique (processus de sédimentation, érosion et développement des chenaux) sur l'ensemble de la plateforme. Ces modèles deviennent des modèles écogéomorphiques dès lors qu'ils permettent de considérer les rétroactions entre la végétation établie sur ces plateformes sédimentaires intertidales et les processus physiques tels que la sédimentation et l'érosion.

À l'échelle de l'estuaire, des modèles ajustés à l'échelle du paysage estuarien intertidal permettent de modéliser les processus sur l'estuaire entier. Ils permettent en effet de simuler des tendances générales à de grandes échelles spatiales alors que les modèles à plus petite échelle fournissent des algorithmes plus mécanistiques pour simuler les processus à l'œuvre sur une plateforme en particulier.

5.3.1. Échelle locale (dizaine-centaine de mètres)

Les types d'approches

Plusieurs types d'approches ont été identifiées pour simuler des processus sédimentaires à l'échelle locale (flux de sédiments sur les plateformes). Premièrement, des approches basées purement sur des processus physiques, permettent de modéliser les flux de sédiments sur les plateformes intertidales et de comprendre le développement des structures morphologiques à leur surface comme les chenaux. Deuxièmement, parce que la présence ou l'absence de végétation peut avoir des conséquences importantes sur l'évolution des habitats intertidaux, d'autres approches proposent de considérer les fonctions écologiques associées au développement de ce type d'habitat comme la production primaire (de surface et souterraine). L'ensemble des modèles présentés dans cette section considèrent à différents degrés les interactions entre les processus physiques au sens strict du terme et les processus écologiques inhérents à l'établissement de la végétation.

Réintroduire l'influence tidale demeure la technique de restauration la plus fréquente et se décline sous différentes formes ; créer des brèches dans les ouvrages, effacer les ouvrages voire mettre en place des échanges régulés (Capderrey *et al.*, 2016). La quantité d'eau et de sédiments délivrée *via* ces techniques de restauration a tout intérêt à être anticipée pour permettre une fréquence, une durée d'inondation, des hauteurs d'eau et des quantités de sédiments compatibles avec le développement des habitats intertidaux et des fonctions qu'ils soutiennent. Lors de l'inondation (qu'elle soit naturelle ou rétablie artificiellement), les sédiments en suspension sont transportés par le courant et déposés sur la plateforme en formant différents patrons spatiaux, qui, au long terme, forment la configuration du marais. Les processus écologiques sont aussi concernés par les phénomènes de transport et de dépôt qui définissent les flux de matière organique, de nutriments, de contaminants mais aussi de graines (Struyf *et al.*, 2007).

Tous les modèles qui simulent les flux de sédiments sur les habitats intertidaux sont basés sur des équations d'advection/diffusion. Ils supposent que l'advection tidale des sédiments suspendus et la sédimentation sont les processus dominants et considèrent comme négligeable l'érosion des plateformes (Temmerman *et al.*, 2005b ; D'Alpaos *et al.*, 2007a). À la surface des plateformes intertidales, la couverture végétale peut exercer une friction non négligeable et peut ralentir le flux d'eau. De nombreuses études ont montré que la canopée végétale à la surface des marais permettait de dissiper l'énergie en limitant les vitesses du courant et en atténuant les vagues créées par le vent en surface sur de courtes distances, de l'ordre de quelques dizaines de mètres.

Les modèles permettant de simuler les flux de sédiments à l'échelle des plateformes peuvent aussi bien relever de modèles empiriques que de modèles physiques (partie 2.7.). Les modèles empiriques sont basés sur des relations statistiques entre les patrons observés de sédimentation et les variables environnementales (principalement des variables topographiques) (Temmerman *et al.*, 2003). Les modèles physiques ont quant à eux été développés grâce aux équations hydrodynamiques et de transport sédimentaire pour simuler les écoulements d'eau et de sédiments sur les plateformes (Temmerman *et al.*, 2005b ; D'Alpaos *et al.*, 2007a).

• Modèles empiriques

Les modèles empiriques sont établis à partir de données issues des mesures des patrons spatiaux de sédimentation sur le terrain (Temmerman *et al.*, 2003 ; Van Proosdij *et al.*, 2006). L'étape suivante consiste à relier les patrons de sédimentation observés aux variables environnementales par analyse statistique. Pour comprendre comment appliquer ce type de modèle il est nécessaire de comprendre deux éléments fondamentaux :

- 1 - les taux de sédimentation diminuent avec l'augmentation de la hauteur de la plateforme (les zones les plus basses des plateformes sont inondées plus fréquemment et plus longuement ce qui permet davantage de dépôts que dans les parties plus élevées) ;
- 2 - les taux de sédimentation sur la plateforme diminuent à mesure que les distances par rapport aux chenaux et par rapport à l'entrée du marais augmentent (les sédiments se déposent progressivement le long des voies d'écoulement dirigés vers les zones plus internes à la plateforme et dans des zones où la vitesse d'écoulement est plus faible que dans le chenal). La sédimentation est aussi favorisée par la couverture végétale qui exerce une friction significative et diminue la vitesse des courants.

Par exemple, un modèle empirique de sédimentation établi par Temmerman *et al.*, (2003) permet de décrire les variations spatiales dans les taux de sédimentation à des endroits précis de la plateforme en utilisant une équation de la forme :

$$SR = k \cdot e^{l \cdot H} \cdot e^{m \cdot Dc} \cdot e^{n \cdot De}$$

Où :

- SR : taux de sédimentation (g.m⁻² par unité de temps)
- H : surface de la plateforme (m relatif au niveau de la mer)
- Dc : distance au chenal le plus proche ou bordure du marais (m)
- De : distance à la bordure du marais (m) mesurée le long du chenal le plus proche

k, l, m, n : coefficients du modèle pour lesquels $k > 0$, et $l, m, n < 0$. Les valeurs de k, l, m , et n sont estimées par des régressions multiples qui sont ajustées à l'équation en utilisant un jeu de données empiriques pour les valeurs de SR, H, Dc et De .

L'équation est ensuite spatialement implémentée dans un maillage régulier rectangulaire. Pour chaque cellule, H est calculé à partir d'un modèle numérique de terrain et D_c et D_e sont calculés à partir d'images. La plupart des SIG peuvent permettre de faire cela. La Figure 22 montre un exemple de l'implémentation spatiale de ce modèle pour un marais intertidal, illustrant que les patrons de sédimentation observés sont relativement bien reproduits par le modèle (Temmerman *et al.*, 2005a).

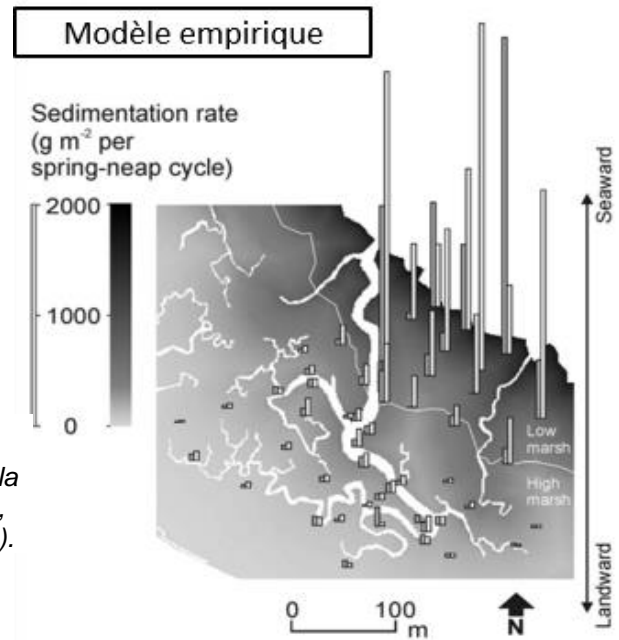


Figure 22 : Exemple de patrons de sédimentation observés (barres) et simulés (ombres de la carte) sur la plateforme intertidale sur marais intertidal de Paulina, Estuaire de l'Escaut (Temmerman *et al.*, 2003, 2005a).

- **Modèles physiques**

Les modèles physiques sont, quant à eux, basés sur des équations de conservation (de la masse, de la quantité de mouvement) qui permettent de décrire en 2 dimensions le flux arrivant sur les plateformes (c'est-à-dire qu'ils permettent de prendre aussi en compte la profondeur).

Un des premiers modèles établis par Rinaldo *et al.*, 1999a ; Rinaldo *et al.*, 1999b, suppose que la marée se propage instantanément à travers le réseau de drainage (*i.e.* les chenaux) parsemant la plateforme et que le flux sur la plateforme est dominé par un équilibre entre la pente de la surface de l'eau et la friction. Leur modèle suppose également que la surface de la plateforme est plate, que la friction est constante dans l'espace et dans le temps, que les variations spatiales dans la surface de l'eau sont plus petites que la profondeur moyenne et que la longueur de la plateforme du marais est plus petite que la longueur d'onde de la marée. Sous ces conditions, et de manière assez concise, le modèle physique proposé par Rinaldo *et al.* (1999a, 1999b), travaille en résolvant les équations de Saint-Venant (en anglais « shallow water equations » : équations de conservations intégrées sur la verticale) à une approximation de Poisson. Ce type de modèle a été utilisé ultérieurement dans plusieurs publications dans le but d'évaluer plusieurs aspects de la morphodynamique des marais intertidaux (D'Alpaos *et al.*, 2007a ; 2007b, voir paragraphe ci-après relatif aux modèles d'ontogénèse des chenaux). D'Alpaos *et al.*, 2007a, se sont notamment servi de la base de ce modèle pour simuler le transport et le dépôt des sédiments en suspension sur les plateformes intertidales de la lagune de Venise, en supposant que les chenaux sont les sources de ces sédiments en suspension. Le modèle résultant a permis de montrer que les patrons simulés de sédimentation reflètent un déclin dans les taux de sédimentation à mesure que la distance aux chenaux augmente, comme une conséquence de la sédimentation progressive le long des voies d'écoulements plus ou moins perpendiculaire aux chenaux. Le modèle de base de Rinaldo *et al.*, (1999a, 1999b) et l'utilisation qu'en ont fait D'Alpaos *et al.* (2007a), repose sur un schéma hydrodynamique assez simplifié qui suppose que toute l'eau et les sédiments arrivant sur la plateforme intertidale proviennent des chenaux. Or les données de terrains montrent d'une part que la majorité de l'eau est apportée par l'écoulement à la surface (*i.e.* « sheet flow ») et d'autre part que la quantité d'eau acheminée soit par les chenaux ou en surface est contrôlée par la profondeur d'inondation de la plateforme. Plus celle-ci est profonde (et donc plus la végétation est submergée) et plus grand est le pourcentage d'eau s'écoulant à la surface que transportée par les chenaux (Temmerman *et al.*, 2005a). Par conséquent, le

modèle de [Rinaldo et al. \(1999a, 1999b\)](#) repris par [D'Alpaos et al. \(2007a\)](#) convient davantage pour modéliser les stades initiaux de l'inondation de la plateforme intertidale et de drainage, quand la profondeur de l'eau sur la plateforme n'est pas encore trop importante.

Modéliser le couplage entre la végétation et la sédimentation

Les macrophytes des zones intertidales (par exemple *Spartina sp.* et *Salicornia sp.* présentes sur les vasières végétalisées ou *Halimione sp.*, *Sueda sp.* présentes sur les marais type schorre) permettent de maintenir l'élévation des zones intertidales *via* le piégeage (processus actif) ou le dépôt naturel (processus passif) des sédiments inorganiques et organiques (partie 5.1.). Ces deux types de dépôt sont généralement corrélés avec la biomasse végétale qui elle-même est contrôlée en partie par l'élévation de la plateforme ([Morris et al., 2002](#)). Un fort rétrocontrôle s'exerce donc entre l'élévation des plateformes et la végétation. Dans tous les modèles identifiés, ces rétrocontrôles sont exprimés *via* des équations basées sur des processus, qui peuvent être implémentées dans un code en utilisant des programmes qui ont différents niveaux d'approximation et de complexité. Cette partie propose une description des équations clés utilisées pour le couplage entre la végétation et les processus sédimentaires.

La biomasse des macrophytes est fonction d'un certain nombre de facteurs dont font partie l'amplitude tidale ([Kirwan et Guntenspergen, 2010](#)), la température ([Kirwan et al., 2009](#)), les apports sédimentaires ([Fragoso et Spencer, 2008](#)), et la concentration en CO₂ ([Langley et al., 2009](#)). Dans un estuaire, la gamme d'élévations détermine le type de végétation halophile occupant les substrats ([Morris et al., 2005](#)). Parmi cette gamme, la végétation caractéristique (macrophytes) des marais occupe des élévations situées entre le niveau moyen de la mer et le niveau moyen des marées de hautes eaux. La biomasse et la productivité des macrophytes varie donc fortement dans cette gamme d'élévations.

Dans un estuaire où l'amplitude tidale, la température et les apports de sédiments sont relativement constants, l'élévation de la plateforme est le facteur principal contrôlant la biomasse. [Morris et al., \(2002\)](#), ont par exemple démontré que le macrophyte *Spartina alterniflora* était plus productive sur des endroits localisés à 55cm en dessous du niveau moyen des marées hautes. [Stagg et Mendelssohn \(2010 ; 2011\)](#), ont pu définir des élévations intermédiaires auxquelles la production primaire était favorisée, des niveaux en dessous desquels elle était inexistante, et des niveaux en deçà desquels elle pouvait être étouffée. Les plantes sont par conséquent plus productives à des élévations optimales qui dépendent du niveau moyen de la marée. Un rétrocontrôle négatif entre la croissance des plantes, la hauteur d'eau et la sédimentation peut se produire. Sur la base de ces observations, [Morris et al., \(2002\)](#) ont justement pu décrire par une équation la relation entre la biomasse de la végétation halophile et la différence entre le niveau moyen de la marée haute et l'élévation de la plateforme :

$$B = aD + bD^2 + c$$

où :

B : biomasse de la végétation halophile (productivité)

D : différence entre le niveau moyen de la marée haute et l'élévation de la plateforme

a, *b*, et *c* : paramètres qui dépendent du type de végétation et de la localisation de la plateforme (coefficients qui déterminent les limites supérieures et inférieures de la profondeur *D* et l'amplitude de *B*).

NB : il existe des limites supérieure et inférieure d'élévation pour la productivité de la végétation (c'est pourquoi *B* est une fonction de *D*).

Cette équation, en donnant la relation quantitative entre la biomasse végétale (l'écologie) et la morphologie (élévation de la plateforme) forme la base sur plusieurs modèles d'évolution des

marais employés à travers la littérature pour prédire le devenir des marais (Mudd *et al.*, 2004 ; D'Alpaos *et al.*, 2005 ; Morris 2006 ; Kirwan et Murray, 2007 ; Mariotti et Fagherazzi, 2010).

En suivant ce modèle, une augmentation dans le taux d'élévation du niveau de la mer mènerait à l'engloutissement total du marais, ou deviendrait trop profond pour la survie de la végétation. Le modèle de Morris *et al.* (2002), prédit en effet un niveau optimal de niveau d'eau (seuil) en dehors duquel la production primaire diminuerait soit en raison des conditions anoxiques imputables aux inondations trop fortes, soit aux sols hypersalinisés dus à des conditions de sécheresse. La détermination de ce seuil de niveau d'eau est donc reliée à une élévation optimale qui résulte du rétrocontrôle entre plantes, sédiments et niveau de la mer. Fagherazzi *et al.* (2006) et Marani *et al.* (2007), concluent d'ailleurs que ce rétrocontrôle est responsable de la distribution bimodale des élévations dans les estuaires c'est-à-dire présentant des marais végétalisés situés au niveau du niveau moyen de la mer et des vasières non végétalisées en dessous.

Stagg et Mendelsshon (2010 et 2011) en appliquant le modèle de Morris *et al.* (2002) sont parvenus à identifier les gammes d'élévations (29 -36 cm au-dessus du NAVD 88^e) auxquelles la production primaire était la plus élevée, dans le cadre d'une expérience de restauration qui visait à enrichir des marais avec des sédiments pour restaurer la production primaire. Les ajouts de sédiments ont en effet permis d'augmenter l'élévation de la surface et d'alléger le stress associé à une inondation excessive.

Le modèle de Morris *et al.* (2002) a également été repris pour prendre en compte la compétition inter-spécifique pouvant exister entre les nombreuses espèces végétales halophiles. Cette compétition peut déterminer la biomasse comme une fonction de l'élévation. Comme dans tout modèle écologique limité par une ressource, la réponse de la biomasse peut être exprimée par un modèle logistique (comme établi par Marani *et al.* (2010)) :

$$\frac{dB}{dt} = \frac{r(H)B}{d} (d - B) - m(H)B$$

où la biomasse B peut être exprimée sous la forme $B = pd$ soit comme le produit de la couverture végétale p et de la capacité d'accueil du système d (« carrying capacity », en biomasse par unité d'aire) ; et où r et m sont les taux de reproduction et de mortalité des espèces halophiles, qui dépendent de l'élévation du marais H . En assignant des fonctions spécifiques à r et m , les deux tendances observées pour la biomasse végétale, elles atteignent un maximum pour une élévation H déterminée.

La présence de végétation à la surface des plateformes intertidales peut améliorer la sédimentation inorganique. Il est connu depuis longtemps que les taux de sédimentation peuvent être fonction de la densité des structures végétales et que les zones présentant une plus forte production de biomasse souterraine ont tendance à favoriser l'accrétion (Gleason *et al.*, 1979 ; cité dans Morris *et al.*, 2002). La sédimentation inorganique peut se produire *via* le dépôt naturel des particules en suspension et *via* la capture directe, active des particules par les tiges des végétaux (partie 5.1.). Le dépôt de ces particules est très lié à l'influence des plantes sur la vitesse et la turbulence des flux d'inondation (des équations existent pour décrire le dépôt des particules mais leur complexité est telle qu'elles sont très rarement employées. Nous ne les présenterons donc pas ici.

Modéliser la production organique subsurface

⁶ North American Vertical Datum de 1988 (NAVD 88)

La biomasse végétale affecte donc l'accumulation de sédiments et par conséquent l'évolution des plateformes intertidales en piégeant les particules en suspension dans la colonne d'eau. La biomasse contribue également en surface à la litière végétale, et constitue des apports directs de matière organique souterraine (ou subsurface) résultante de la production racinaire, de son turnover et de sa décomposition (Morris et Bowden, 1986 ; cité dans Fagherazzi *et al.*, 2012). Cependant, la plupart des modèles développés pour anticiper l'évolution des marais intertidaux, ignorent cette production subsurface (« belowground production » en anglais). Pourtant, cette production, et par conséquent l'accumulation de matière organique, compte pour une fraction importante dans l'accrétion des marais, parfois jusqu'à 40% du taux d'accrétion total du marais (Nyman *et al.*, 2006). Malgré le manque de données et de connaissances relatives à ce processus, il semble tout de même bénéficier d'un intérêt croissant en raison de la prise de conscience des menaces imminentes sur ces écosystèmes et du besoin de durabilité face à l'augmentation du niveau de la mer, ce qui a mené au développement de quelques modèles d'évolution qui simulent cette production subsurface.

Pour ce faire, le modélisateur doit dans un premier temps développer des algorithmes qui décrivent la production subsurface, puis simuler la distribution des racines à l'intérieur de la colonne sédimentaire et enfin développer des algorithmes qui définissent le taux et la proportion de matière organique qui provient de ces racines et qui est incorporée dans la matrice sédimentaire et qui, *in fine*, contribue à l'élévation du marais. Il existe des séries d'équations qui permettent d'évaluer cela. Par exemple, le taux auquel les racines mortes sont incorporées dans les sédiments du marais est relié à la biomasse subsurface peut être exprimé de la façon suivante :

$$M = G - \frac{\partial B_{ag}}{\partial t}$$

où :

M est le taux de mortalité (en masse par aire)

G est le taux de croissance (en masse par aire)

B_{ag} : biomasse subsurface (aboveground)

La mortalité subsurface peut être alors calculée en déterminant le ratio racine : tiges du macrophyte dominant sous une variété de conditions environnementales. Par exemple, Mudd *et al.* (2009) ont observé dans des marais de Caroline du Nord que la biomasse subsurface de *Spartina alterniflora* augmentait avec la biomasse de surface, et que par contraste sur ce même site, le ratio racines : tiges était inversement relié à la biomasse de surface (Figure 23). Cette relation entre le ratio racines/tiges et la profondeur d'eau sous le niveau moyen des marées hautes, est exprimée par une fonction linéaire de cette forme :

$$\frac{B_{bg}}{B_{ag}} = \theta_{bg}D + D_{mbm}$$

où :

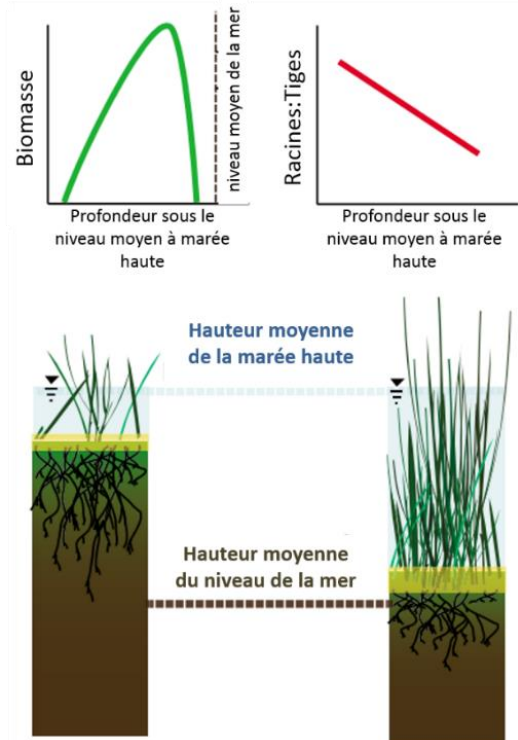
B_{bg} est la biomasse subsurface

θ_{bg} et D_{mbm} sont la pente et l'intercept de la relation entre le ratio racines : tiges et la profondeur sous le niveau moyen des marées hautes.

Cependant, comme montré par l'exemple de [Mudd et al. \(2009\)](#), cette relation est vraisemblablement site-spécifique ; d'autres auteurs montrent en effet que l'ajout de fertilisants dans des habitats à *Spartina sp.* (expérience menée en Louisiane par [Darby et Turner en 2008](#)) peut permettre d'augmenter la biomasse en surface mais peut n'avoir aucun effet sur la biomasse subsurface. C'est en effet parce que la biomasse de surface est liée à l'élévation de la plateforme que cette élévation contrôle aussi la biomasse subsurface. Dans la même idée, [Nyman et al. \(2006\)](#) ont montré par exemple, que la croissance racinaire pouvait augmenter si la profondeur d'inondation augmentait mais n'ont en revanche pas reporté la biomasse subsurface.

D'autres extensions autour de cette relation sont possibles et permettent de simuler la biomasse racinaire vivante à l'intérieur de la colonne sédimentaire verticale. Elles sont pour la plupart issues d'un modèle original décrit par [Morris et Bowden \(1986\)](#), mais n'ont pas, à notre connaissance été appliqués dans des contextes liés à de la restauration d'habitat intertidal.

Les modèles développés actuellement pour décrire l'ensemble des processus subsurface aboutissent à des résultats prometteurs mais requièrent également une très grande quantité de données, voire des microanalyses très fines de la structure du sédiment (au rayon X), pour acquérir des données jusqu'alors sous-estimées ([Spencer et al., 2017](#)).



montrant les relations entre le niveau moyen de la marée haute, la biomasse et le ratio racines:tiges. (Résultats issus des études menées par [Morris et al., 2002](#) et [Mudd et al., 2009](#) sur des marais intertidaux de Caroline du Sud, « South Inlet »).

Modéliser la formation et la dynamique des chenaux intertidaux

Il existe un volet de la littérature qui s'intéresse depuis longtemps aux mécanismes d'ontogénèse (formation et développement) des chenaux ([Yapp et al., 1916, 1917](#) ; [Pestrong, 1965](#) ; [Beefink, 1966](#) ; [French et Stoddart 1992](#) ; cités dans [Fagherazzi et al., 2012](#)) à leur hydrodynamique ([Rinaldo et al., 1999a](#) ; [Rinaldo et al., 1999b](#) ; [Temmerman et al., 2005a](#) ; [Temmerman et al., 2005b](#) ; [Fagherazzi et al., 2008](#)) et leurs caractéristiques morphométriques ([Fagherazzi et al., 1999](#) ; [Rinaldo et al., 1999a](#) ; [Rinaldo et al., 1999b](#) ; [Marani et al., 2006](#)). Malgré leur rôle clé dans l'évolution « éco-morphodynamique » des systèmes marais, c'est seulement depuis une dizaine d'années que des modèles numériques ont été développés pour décrire la morphogénèse et la dynamique à long terme des chenaux des marais intertidaux ([Fagherazzi et Sun, 2004](#) ; [D'Alpaos et al., 2005](#) ; [2006](#) ; [Kirwan et Murray, 2007](#) ; [Temmerman et al. 2007](#)).

[D'Alpaos et al. \(2005\)](#), ont proposé les premiers un modèle d'initiation et de développement (ontogénèse) des chenaux à la surface des marais (partie 5.1.). Dans ce modèle, l'hydrodynamique est résolue par un modèle de Poisson (proposé par [Rinaldo et al. 1999a](#) ; [Rinaldo et al., 1999b](#)), à partir des hypothèses :

- 1 - que la propagation de la marée sur la plateforme, de part et d'autre des chenaux, reste contrôlée par les frottements ;
- 2 - que les variations spatiales de surface libre sont très inférieures à la hauteur d'eau instantanée ;

3 - que les variations d'élévation de la plateforme sont beaucoup plus faibles que la hauteur d'eau instantanée donnant ainsi la formule suivante :

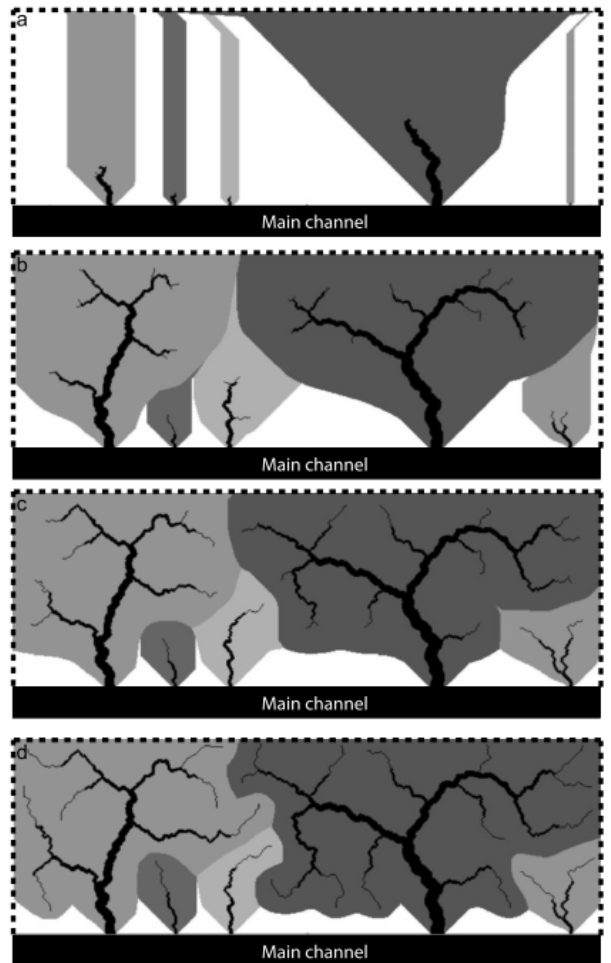
$$\nabla^2 \zeta = \frac{\lambda}{h^2} \partial \zeta / \partial t$$

où :

h est la hauteur d'eau au-dessus de la plateforme, et λ un coefficient de frottement linéarisé. La détermination de ζ permet ensuite de calculer la contrainte $\tau = -\rho g \cdot h \cdot \Delta \zeta$.

À partir d'une distribution initiale des contraintes ainsi calculées, un certain nombre de sites où cette contrainte dépasse une valeur seuil pour l'érosion τ_e sont choisis selon une loi de probabilité qui dépend de l'hétérogénéité du marais pour rejoindre le réseau de chenaux (de fait, les secteurs de contrainte maximale sont situés à proximité des chenaux existants, généralement à leur extrémité amont et là où la courbure est maximale). Des lois géométriques simples reliant la largeur d'un chenal à sa profondeur moyenne et à la surface drainée (loi de Jarrett) sont ensuite appliquées. Le processus, itéré jusqu'à ce que la contrainte de cisaillement reste inférieure au seuil d'érosion, conduit à la formation d'un chevelu de chenaux, qui progressent par érosion régressive de leurs extrémités amont, comme on l'observe dans la nature.

Figure 24 : Évolution temporelle du réseau de chenaux et de leurs surfaces de drainage associées (surfaces grisées), dans un domaine rectangulaire limité par un chenal principal (main channel) et des frontières imperméables (lignes en pointillés). Les instantanés représentent l'évolution au cours du temps du réseau de chenaux obtenues après (a) 20, (b) 200, (c) 600 et (d) 1000 itérations du modèle (adapté de D'Alpaos et al., 2005 ; 2009 ; cité dans Fagherazzi et al. 2012 ; Copyright Elsevier 2009).



À titre d'exemple, la Figure 24 montre quelques instantanés du développement progressif des chenaux obtenus sur la base du modèle morphodynamique de [D'Alpaos et al. \(2005\)](#) qui se base sur le modèle hydrodynamique simplifié proposé par [Rinaldo et al. \(1999a, 1999b\)](#). Les chenaux se développent à travers un domaine rectangulaire idéalisé, limité par des frontières imperméables et un chenal. De petites incisions sont initiées et grandissent progressivement en raison des débits et des turbulences créées.

[D'Alpaos et al., \(2007b\)](#) ont ensuite validé leur modèle en monitorant le développement d'un réseau de chenaux à l'intérieur d'un marais artificiel de la lagune de Venise et en le modélisant. Les comparaisons entre observations en milieu naturel et les simulations montrent que le modèle est en effet capable de reproduire les caractéristiques principales du réseau de chenaux. Sur la même base, [Vandenbruwaene et al., \(2011, 2012\)](#) étudient la dynamique de création sur 3-4 ans au sein d'un marais restauré. Les auteurs parviennent à montrer que les chenaux se développent d'abord dans des zones de faible élévation qu'il y ait ou non de la végétation. Leurs observations confirment la corrélation entre le débit de la marée à assurer et la section des chenaux, la relation entre la largeur et la profondeur de ces chenaux et la réduction au cours du temps de la distance d'écoulement non chenalisé. Le taux d'accrétion dans le marais, supérieur dans les secteurs végétalisés, augmente avec la hauteur d'inondation, alors qu'aucune relation n'est établie avec la distance au chenal le plus proche ou à l'entrée du marais.

Les modèles présentés proposent de modéliser de façon très exhaustive l'ensemble des processus à l'origine de la formation et du maintien des chenaux de drainage des zones intertidales. À l'origine développés pour expliquer l'ontogénèse du réseau de drainage à la surface des marais, leur application sur les zones intertidales de moindre élévation comme les vasières fournit de bons résultats, compatibles avec les observations menées sur les réseaux se développant sur les vasières ([D'Alpaos et al., 2007b](#)). En revanche, s'ils proposent de modéliser la dispersion des sédiments à partir des chenaux et permettent de montrer qu'effectivement leur répartition est différente selon la proportion de surface végétalisée, le lien avec les processus écologiques s'arrête là. C'est à l'utilisateur de faire ce lien avec la mise en place de topographies et granulométries particulière et avec le développement du type de végétation (halophile), de microphytobenthos (et donc du rétablissement de la production primaire) ou l'utilisation par d'autres taxons (poissons) pour lesquels les chenaux ont une très grande importance écologique.

Utiliser les principes de géométrie hydraulique et/ou d'allométrie comme appui supplémentaire au design de restauration

Dans une étude parue en 2002, portant sur des marais de la baie de San Francisco, [Williams et al., \(2002\)](#), proposent les premiers de travailler sur les relations empiriques de géométrie hydraulique pour prédire la profondeur, l'aire des sections des chenaux comme fonctions de l'aire totale du marais ou du prisme tidal. Ils avancent que les corrélations empiriques basées sur l'aire du marais et de l'amplitude de la marée permettent de prédire les réponses morphologiques des marais à des modifications telles que la création de brèches. La Figure 25 illustre le principe.

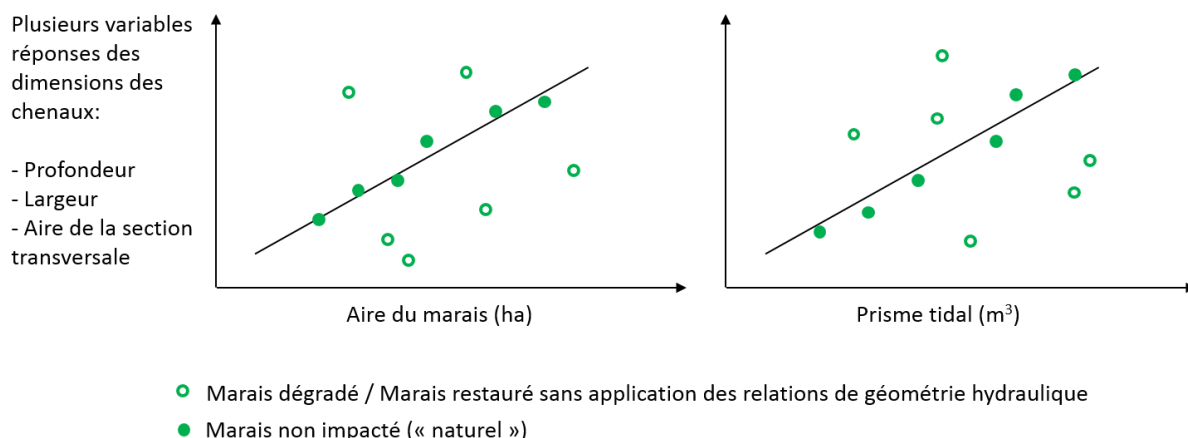


Figure 25 : Relations conceptuelles entre les dimensions des chenaux et l'aire du marais ou l'amplitude de la marée (D'après Williams et al., 2002).

Se baser sur l'observation des dimensions des marais et de leur conformation à des relations entre les différents éléments qui les composent pour mieux définir les projets de restauration, est aussi le postulat publié à différentes reprises par Hood (2002a, 2002b, 2007a, 2007b, 2014, 2015). Les modèles de géomorphologie du paysage montrent que les formes du paysage sont souvent allométriques ou fractales (voir Mandelbrot et al., 1983) et qu'elles peuvent être vues comme un système de taux de changement connexe entre différentes caractéristiques géomorphiques. Cela signifie que l'on peut potentiellement s'attendre à des taux corrélés de changement entre différents patrons et processus (biologiques) associés à ces caractéristiques géomorphiques. En d'autres termes, cela signifie que les frontières des différents compartiments d'un écosystème peuvent être décrits par des modèles allométriques analogues à ceux utilisés dans la biologie des organismes (croissance différentielle d'organes, tissus, activité, dans la mesure où ces phénomènes de croissance sont régis par une loi mathématique).

Dans cette idée, les marais intertidaux présentent des formes allométriques concernant les rapports entre la largeur de leur ouverture vers l'estuaire, leur profondeur, la longueur de leur chenal principal, leur périmètre et leur aire. Par contraste, les marais artificiels ne se conforment pas à cette allométrie naturelle, ce qui a pour résultat une plus forte rétention des apports allochtones et accumulation de sédiments. L'approche se base sur cet écart de conformité à des relations linéaires entre éléments de marais naturels.

Un premier exemple d'application à une problématique de restauration (Hood, 2002a) porte sur la comparaison de chenaux d'un marais artificiel (créé comme mesure de compensation à des activités de dragage et de destruction d'habitat pour les saumons) à une série de marais naturels dans l'estuaire de la rivière Chehalis (Washington, USA). L'acquisition de photos aériennes permet de mesurer la longueur du marais, sa largeur, son périmètre et son aire et mesure sur le terrain de la profondeur à divers endroits du marais. Le but étant, ensuite, de comparer si les relations entre ces différentes variables du marais restauré s'écartent de celles, linéaires, des marais naturels.

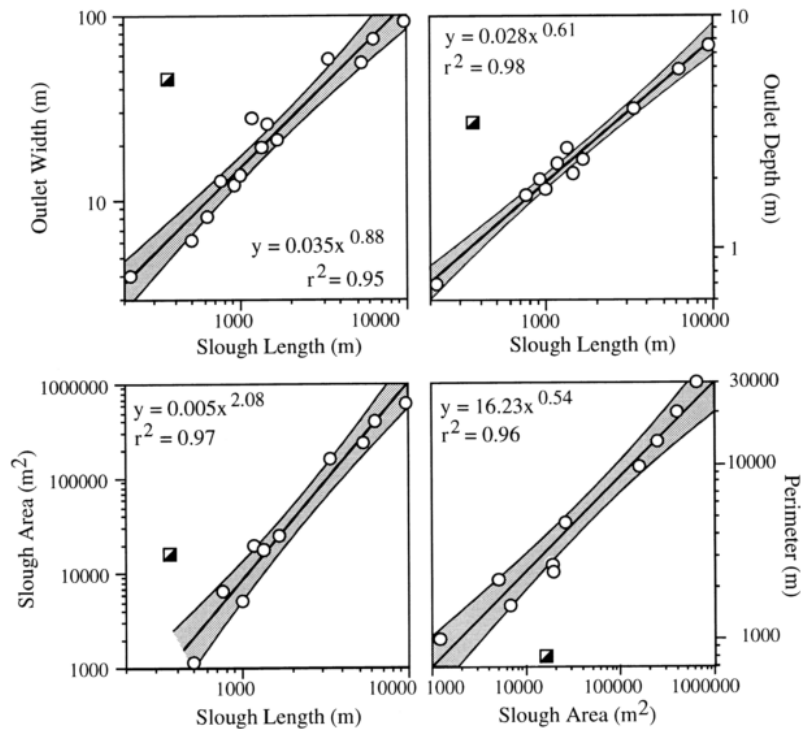


Figure 26 : Illustration du principe d'allométrie. Comparaison de marais naturels (ronds blancs) avec un marais restauré (carrés noir et blanc). Les bandes grisées correspondent aux intervalles à 95 %.

Dans l'exemple repris dans la Figure 26, la largeur (width), la profondeur (depth) et l'aire (area) de tous les marais naturels est positivement corrélée avec la longueur du marais (length) ($n = 14, 11$ et 10 respectivement et $p < 0,0001$ dans chaque cas) avec des coefficients de corrélation allant de $0,95$ à $0,98$. Le périmètre (perimeter) du marais et l'aire sont fortement corrélés avec un r^2 de $0,96$ ($n=10$, $p < 0,0001$). Similairement, l'analyse de régression des autres combinaisons des autres paramètres met en évidence des r^2 élevés et des faibles p value. En revanche, le marais restauré tombe complètement à l'extérieur des bandes matérialisant l'intervalle de confiance à 95 % qui comprend les autres marais naturels de l'estuaire. Le marais créé possède en effet une surface plus importante, mais est aussi plus large et plus profond sur ses homologues de même longueur et est même en réalité plus large et profond que les marais naturels les plus longs. Dans cette étude, l'auteur a également comparé le marais à des homologues appartenant à un autre système estuarien et les patrons observés sont sensiblement les mêmes.

Hood postule donc que les marais restaurés ne se conforment pas au patron naturel allométrique et que par conséquent, ils peuvent être morphologiquement instables. Ce sont les apports de sédiments, à la fois par la marée et le débit fluvial qui prennent le pas et remodelent ensuite les marais artificiels de telle sorte qu'ils peuvent suivre une trajectoire imprévisible vers une autre forme. L'instabilité des marais restaurés a plusieurs implications pour le design et la planification de la restauration. Par exemple, le marais restauré (créé) dans l'estuaire de la Chehalis l'a été pour répondre à une politique de compensation face aux impacts du dragage sur l'habitat saumon. Dans ce contexte, la mesure prévoyait que ce marais devait contenir une partie d'habitat subtidal. Pour mener à bien ce genre de projet, le volet foncier est bien entendu une préoccupation importante, mais dans ce cas, il a majoritairement défini le design de restauration et a entraîné la sous-prise en compte et la sous-estimation des contraintes allométriques. Dès lors, le but de recréer de l'habitat sur un espace aussi restreint que celui fourni par le choix foncier, était irréaliste étant donné les contraintes allométriques sur la forme du marais. L'habitat subtidal initial a rapidement disparu en raison d'une sédimentation rapide. Les patrons allométriques observés dans les marais naturels indiquent

qu'un marais possédant une partie d'habitat subtidal doit au minimum être de 3 km de long, soit huit fois plus long que le marais créé. L'auteur conclut que les principes d'allométrie du paysage peuvent être utilisés pour informer sur les contraintes spatiales nécessaires pour permettre le développement et le maintien des marais.

Dans un exemple plus récent, [Hood \(2015\)](#) utilise ces principes pour prédire le nombre, l'orientation et l'espace entre les brèches à créer pour aider à la restauration. L'analyse des relations allométriques de marais naturels dans le détroit du Puget Sound et de l'estuaire de la rivière Columbia (USA) a permis de montrer que l'ouverture des marais s'échelonne avec celle de leur aire et que les projets de restauration mis en place dans ces zones avaient créé des ouvertures cinq fois plus petites que celles des marais naturels. Or l'ouverture d'un marais sur l'estuaire est un critère essentiel pour permettre l'accès aux organismes tels que les poissons. De la même façon, l'analyse des relations allométriques a permis d'identifier l'orientation dans l'espace que les brèches devraient avoir et de combien elles devraient être espacées les unes des autres. Les résultats obtenus en comparant statistiquement un grand nombre de marais naturels (espacement des ouvertures des chenaux et orientation des réseaux dans les marais) montrent par exemple que les ouvertures des marais sont naturellement orientées vers l'aval et parallèlement au chenal le plus proche.

Bien qu'une telle méthodologie puisse fournir des indications sur la forme et l'orientation des chenaux à recréer si l'on souhaite être conforme aux patrons naturels dominants, elle ne fournit aucun lien avec les conséquences écologiques de la forme de ces chenaux. L'auteur lui-même émet des mises en garde, après avoir testé d'éventuelles relations avec des variables biologiques au sein de ces habitats, en soulignant que les patrons biologiques ne sont pas eux, corrélés fortement à la géométrie du paysage. L'abondance des saumons ne s'échelle pas avec la taille du marais car rentrent en compte d'autres processus écologiques comme les interactions de compétition, prédation, le comportement etc., qui eux jouent un rôle dans les patrons de structuration des communautés de poissons. En revanche, pouvoir prédire l'aire totale de chenaux ou leur longueur, permet d'établir une première base pour appréhender la capacité d'accueil pour les poissons. Cet exemple d'approche se base sur des ensembles de corrélations entre quelques variables et ne fournit pas de modèle prédictif au sens modèle mécanistique, mais l'exemple est suffisamment repris pour être mentionné comme éventuel appui au design de restauration.

Modéliser l'impact biologique sur la dynamique sédimentaire (relations avec les communautés benthiques)

Les habitats intertidaux des estuaires semblent poser des défis récents en termes de modélisation de l'hydrodynamique et du transport sédimentaire. Habituellement, les phénomènes d'érosion et d'accrétion sont seulement décrits sur la base de la composition physique des sédiments (densité, forme, granulométrie). Cependant, les interactions entre la faune et la flore vivant dans le sédiment des zones intertidales peuvent changer les propriétés des sédiments et donc leur dynamique (partie 5.1.). Ce phénomène est particulièrement vrai pour les vasières intertidales.

Plusieurs études ont mis en évidence le contrôle combiné des processus abiotiques et de quelques petites espèces clé dans le développement de différents écosystèmes ([Lawton et Jones, 1995](#) ; [Widdows et al., 1998](#) ; [Widdows et al., 2002](#)). Par exemple, la présence de fortes densités du bivalve *M. balthica* permet d'augmenter la masse de sédiment érodé. Sur cette base, [Widdows et al., \(1998\)](#) ont formulé un modèle conceptuel décrivant l'impact des biofilms et de la bioturbation sur le transport sédimentaire des vasières vers les marais intertidaux dans l'estuaire de l'Humber (Royaume-Uni). Bien plus récemment, [Le Hir et al., \(2007\)](#) ont utilisé une version simplifiée de modèle tridimensionnel sur l'estuaire de la Seine (SiAM3D, [Cugier et Le Hir, 2002](#)), incluant les vagues et les courants pour simuler le profil d'une vasière intertidale avec et sans effets biologiques. Ce travail a permis de conclure que les simulations

menées dans ce travail ne permettaient pas de capturer toute la représentation du développement morphologique des vasières simulées mais que les efforts de modélisation apportent de nouvelles informations sur l'importance des processus biologiques dans la dynamique sédimentaire. Borsje *et al.*, (2008) ont également utilisé un modèle tridimensionnel (courant et vagues inclus) pour étudier la dynamique des sédiments cohésifs et l'effet des organismes stabilisants et déstabilisants en mer des Wadden. Les résultats de leur étude montrent qu'à l'échelle d'une année, les zones peu profondes où les simulations ont été menées avec une activité biologique (dans l'espace et dans le temps) subissent une accumulation de sédiments alors que les zones correspondant aux chenaux de marée sont propices au déclin dans l'accumulation des sédiments lorsque la biologie est incluse dans le modèle.

Lumborg *et al.*, (2006) ont mené une étude dans une zone intertidale au Danemark qui visait à modéliser les impacts du microphytobenthos, du microzoobenthos et d'un mollusque bioturbateur *H. ulvae* sur le processus d'accrétion en utilisant le modèle hydrodynamique bidimensionnel MIKE 21. Les auteurs définissent dans leur étude quatre situations standard décrivant l'état physique de la vasière intertidale. Ces situations sont définies en s'appuyant sur des mesures *in situ* de l'érodabilité et sur le contenu de *H. ulvae* dans la vasière et de biofilms en surface. Quatre scénarios ont été définis 1) : situation avec une influence biologique limitée ; 2) situation avec influence majeure de biofilms ; 3) situation avec *H. ulvae* et peu de pelotes fécales ; 4) situation avec *H. ulvae* et beaucoup de pelotes fécales. Les auteurs ont appliqué le modèle numérique MIKE21 avec ces scénarios et ont regardé leurs effets respectifs sur l'accrétion. Les résultats des simulations présentés dans la **Figure 27** montrent que lorsque les mêmes conditions météorologiques et hydrodynamiques sont appliquées à la dynamique des sédiments contenant différentes communautés biologiques, la dynamique des sédiments devient différente. Les taux d'accumulation durant la période de modélisation deviennent très différents d'une modélisation à l'autre. La différence étant seulement imputable à la communauté biologique et aux effets stabilisateurs des pelotes fécales de *H. ulvae*.

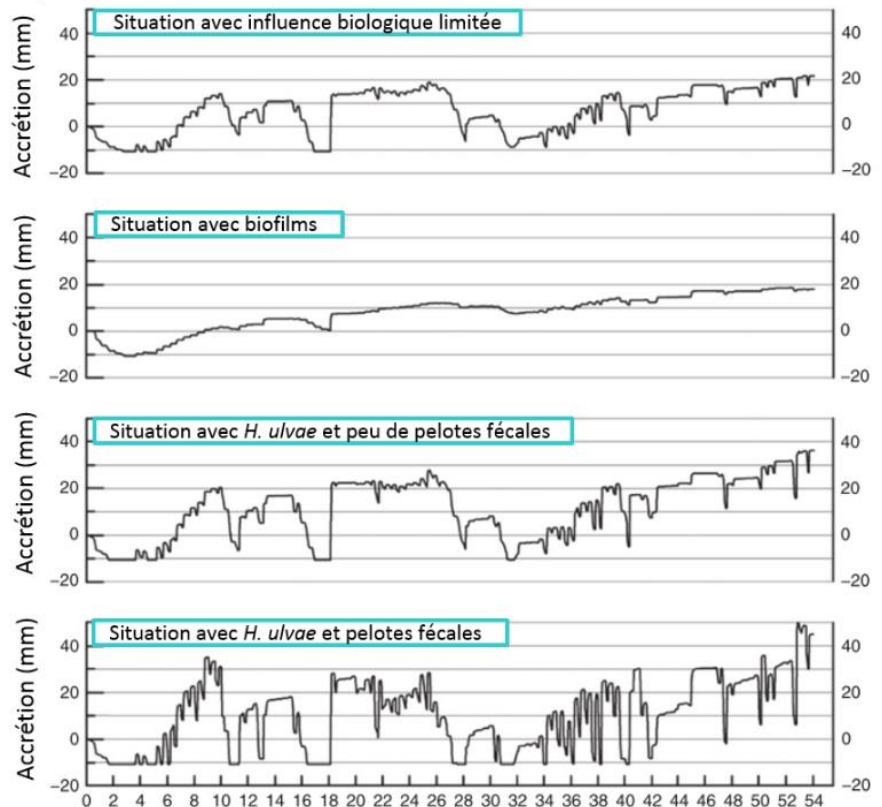


Figure 27 : Accrétions modélisées pour les quatre situations (modifié d'après Lumborg *et al.*, 2006; cité dans Andersen et Pejrup, 2012).

À notre connaissance, il n'y a pas à l'heure actuelle (ou du moins dans la littérature analysée) d'exemple probant dans un contexte de restauration, d'application de modèles permettant d'anticiper le rôle des différents compartiments biologiques benthiques des habitats intertidaux dans le développement et le maintien sédimentaire des habitats et leur productivité.

En revanche, nous pouvons donner des exemples d'approches actuellement développées en vue de restauration de vasières. En effet, à l'échelle des estuaires français, les programmes d'acquisition de connaissance scientifique tels que les programmes Seine-Aval 5 et 6 (Orvain *et al.*, 2017a, BARBES (Associations biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d'un modèle de bioturbation par les ingénieurs d'écosystèmes en estuaire de Seine ;) et Orvain *et al.*, 2007b, Phare-See (Productivité microphytobenthique des Habitats intertidaux : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la Seine Estuarienne)) ont d'ores et déjà permis et continuent d'analyser en détails le rôle majeur des compartiments benthiques dans la production primaire et des processus sédimentaires se déroulant à la surface d'habitats sédimentaires comme les vasières intertidales. Plus précisément l'objectif de ces études est de développer un modèle d'érosion incluant les structures spatiales créées par les espèces ingénieurs (macrozoobenthos et microphytobenthos) des vasières et de développer de nouvelles lois d'érosion qui prennent mieux en compte les effets de la bioturbation et de la biostabilisation. Les connaissances écologiques issues de ces programmes doivent permettre à terme d'envisager sérieusement le rôle ingénieur des communautés benthiques comme une solution de restauration et de maintien des vasières intertidales, et ce d'autant plus face aux perturbations des forçages hydrodynamiques prévues dans un contexte de changement climatique que vont subir les zones intertidales.

Les résultats de ces projets s'appuient sur la modélisation tridimensionnelle (emploi de MARS3D) qui résulte du niveau de connaissances sur un grand estuaire comme la Seine. En revanche, des expériences pilotes d'interactions communautés benthique/ sédimentation/ érosion ont d'ores et déjà été menées sur des estuaires et baies sur lesquels l'outil MARS3D n'a pas été calibré ni validé (expériences dans le Cotentin, projet tuteuré de licence professionnelle génie biologique, expériences en Baie des Veys [Orvain *et al.*, com. pers.]) ; Les résultats de ces expériences (réalisées sous la forme de mise en place de quadrats sur vasières et contenant ou non des organismes ingénieurs) ont d'ores et déjà permis de corroborer à plusieurs reprises des patrons de sédimentation ou d'érosion en fonction des espèces introduites dans les quadrats. Sur de courtes échelles de temps (de l'ordre d'une semaine), des accrétions ont été notées dans des zones où des filtreurs très efficaces, comme les myes (*Mya arenaria*), ou des espèces stabilisatrices (comme *Hediste diversicolor*) ont été introduites. À l'inverse, des érosions significatives ont pu être mises en évidence dans les zones où des espèces qui la favorisent, comme *Scrobicularia plana*, ont été introduites. Globalement, les facteurs de bioturbation que représentent les organismes ingénieurs, peuvent contribuer jusqu'à 50 % de l'évolution locale sédimentaire, et voire parfois même plus que les facteurs physiques seuls. Ces expériences locales et empiriques ont été corroborées à plus grande échelle par les résultats issus des modèles (projet Seine-Aval 5, BARBES). À l'échelle des vasières d'un estuaire, le type de résultat issu de ces expériences, implique de considérer ce fort rétrocontrôle par l'échelle locale (organismes benthiques locaux) et joue en faveur de la mise en place d'expériences pilotes de ce type comme premier compromis de restauration afin de tester les tendances locales. Attention toutefois, ceci implique la considération des facteurs physiques et biologiques qui peuvent expliquer la variation sédimentaire locale. En effet, certaines zones ont des tendances physiques naturelles à favoriser l'érosion ou la sédimentation. La connaissance des effets physiques naturels à l'œuvre localement (vasière qui a tendance à s'éroder ou au contraire à s'envaser) doit permettre d'orienter le choix des organismes ingénieurs, dont l'activité peut aller dans le sens des processus physiques à l'œuvre sur la zone considérée ou au contraire favoriser l'effet inverse. Ce type de connaissance est un requis pour prévoir au mieux la contribution de la biologie à favoriser ou empêcher le déroulement des processus sédimentaires.

5.3.2. Échelle de l'estuaire

L'objectif des modèles permettant de simuler des processus à l'échelle du paysage est généralement de minimiser les calculs des processus physiques dans le but d'étendre la résolution de ces modèles et de projeter les effets potentiellement résultants sur les systèmes biologiques (effets des modifications de la salinité par exemple). Étant donné leur relative simplicité, ces modèles, spatialement explicites, peuvent être appliqués à haute résolution et sur de larges échelles pour étudier les interactions spatiales entre les différentes unités d'écosystème du paysage. Ils couplent des organismes, principalement les végétaux, avec leur environnement en considérant directement ou indirectement l'hydrodynamique et les paramètres reliés à la qualité de l'eau (e.g., quantités de sédiments, nutriments, etc.).

Modéliser l'évolution des zones intertidales face au changement climatique

L'échelle d'application de ces modèles fait qu'ils sont généralement utilisés comme outils décisionnels face à la problématique de mise en œuvre des actions de restauration dans un contexte de changement climatique notamment pour projeter la pérennité des habitats intertidaux. Dans un contexte environnemental incertain, on peut en effet attendre des changements importants dans les forçages traditionnellement considérés (modification de la fréquence et de l'intensité des événements extrêmes, modification du niveau moyen de la mer, modification des apports liquides et solides sableux et vaseux, variation saisonnière).

Ces modèles permettent de mettre en évidence les mécanismes et interactions à l'œuvre avec des résultats rapidement disponibles à chaque pas de temps en travaillant par des **calculs directs**. Ils requièrent généralement des éléments de calcul de taille similaire, ce qui peut entraîner des temps de calcul assez longs. Un exemple pionnier de ce type de modèle est celui du **Coastal Ecological Landscape Spatial Simulation model (CELSS)** (Sklar *et al.*, 1985) qui inclut plusieurs forçages environnementaux comme le niveau d'élévation de la mer, les débits et la variabilité climatique. Le modèle fonctionne en utilisant des sous-modèles géomorphiques et hydrologiques pour analyser la distribution des flux d'eau et de sédiments sur des maillages raster dans le but de calculer les probables changements dans l'étendue des zones humides. Il consiste précisément en un maillage de plus de 2000 cellules, chacune d'elle mesurant 1km² et contenant une simulation hydrodynamique et connectée à une autre par les échanges d'eau et de matériaux en suspension (sédiments organiques et inorganiques). Ce modèle a été développé pour le complexe marais/estuaire Atchafalaya/Terrebonne dans le sud de la Louisiane. Des efforts ultérieurs utilisant la même approche de calcul direct ont permis de construire le **Barataria-Terrebonne Ecological Landscape Spatial Simulation model (BTELSS)** (Reyes *et al.*, 2000) qui se concentre cette fois sur les tendances historiques de la perte et le changement dans les habitats, pour toute la zone côtière de la Louisiane. Le modèle BTELSS est composé d'un module hydrodynamique explicite contenant les flux d'eau et de particules et des algorithmes écologiques permettant de modéliser les paramètres environnementaux les plus critiques

D'autres modèles, plus simples à utiliser, présentent des temps de calculs diminués car ils travaillent par méthode de **calcul indirect**. Cela signifie qu'ils calculent d'abord l'hydrodynamique et les paramètres de qualité de l'eau qui sont ensuite utilisés dans un deuxième temps pour simuler les processus biologiques. Un exemple de ce modèle est bien représenté par le **Sea Level Affecting Marshes Model (SLAMM)** (Clough *et Park*, 2008 ; <http://www.warrenpinnacle.com/prof/SLAMM>.) largement repris à travers de nombreuses études menées aux Etats-Unis visant à investiguer les potentialités de restauration et servant de socle pour prédire les habitats favorables pour de nombreuses espèces (partie 6.3., Zhang *et Gorelick*, 2014, Fiche exemple d'application). SLAMM est un modèle spatial qui simule les processus dominants dans les changements des zones humides intertidales et les modifications du trait de côte sous effets à long terme de l'augmentation du niveau de la mer. SLAMM travaille en simulant les cinq processus majeurs qui affectent le devenir des zones

intertidales au fur et à mesure que le niveau de la mer augmente, à savoir ; l'inondation, l'érosion, la salinité, la saturation du sol et « l'overwash » (définis comme un franchissement / submersion de l'eau sur la zone). Les entrées à fournir pour ce modèle sont un MNT de la zone considérée, les données relatives à la marée, les taux d'accrétion verticale des zones intertidales, la carte de distribution de la végétation et des données de prédiction d'augmentation du niveau de la mer. En plus du risque d'être totalement submergées sur le long terme et de disparaître, les zones intertidales peuvent subir une conversion *via* la remontée du front de salinité qui peut transformer des zones précédemment saumâtre et d'eau douce en zones plus salées. L'intrusion saline peut être prise en compte par le modèle SLAMM (une fonction « salt wedge » permet de faire cela) en se basant sur les débits à long terme du fleuve. SLAMM a entre-autres été utilisé pour simuler les effets de l'augmentation du niveau de la mer sur les fonctions écologiques de stockage de l'azote et du carbone et de dénitrification (Estuaire de la rivière Altamaha, Georgie) ([Craft et al., 2009](#)). Les simulations, sous un niveau de scénario d'augmentation du niveau de la mer IPCC A1B⁷, prédisent que les marais intertidaux situés en zone d'eau douce devraient décliner de 38 % à l'horizon 2100 (Figure 28), les marais intertidaux salés de 8 % et la proportion de marais intertidaux saumâtres de 4 %. Les fonctions écologiques de stockage d'azote et carbone et de dénitrification déclinent au fur et à mesure que les marais intertidaux salés deviennent submergés et que les marais intertidaux d'eau douce deviennent saumâtres. Les résultats issus de l'application de SLAMM montrent une diminution de 12 % des zones intertidales et une dénitrification et un stockage de carbone réduite de 10 % et 19 % respectivement (le déclin fort de la dénitrification étant attribuable à la proportion de zones intertidales à végétation boisée qui ont généralement des plus forts taux de dénitrification).

⁷ Scénario A1B défini par le panel des experts du GIEC (Groupe d'experts Intergouvernemental sur l'Évolution du Climat) ou IPCC en anglais (Intergovernmental Panel on Climate Change). Parmi la famille de six scénarios SRES (Special Report on Emissions Scenarios) définis par le GIEC, le scénario A1B correspond à un scénario d'augmentation de la température de 2,8°C (avec une vraisemblance d'étendue de 1,7 à 4,4 °C) et d'augmentation du niveau de la mer de 21 à 48 cm.

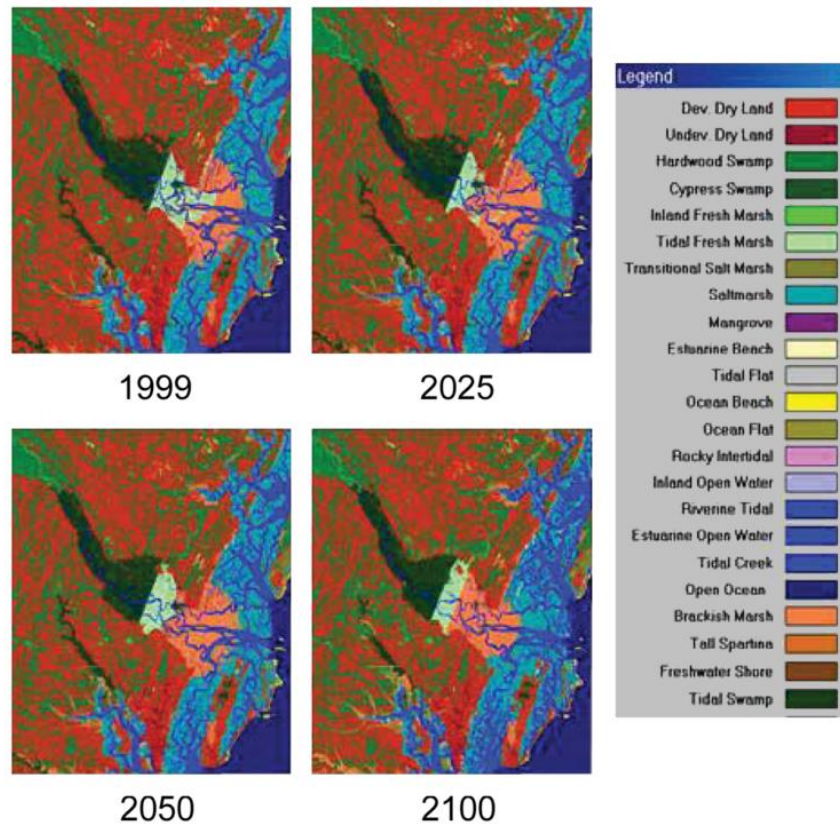


Figure 28 : Simulations issues de SLAMM des effets d'une augmentation du niveau de la mer accélérée sur les marais intertidaux dans l'estuaire de la rivière Altamaha (Georgie, USA). La simulation a été effectuée sous le scénario SRES A1B, scénario qui suppose une augmentation du niveau de la mer jusqu'à 48 cm à l'horizon 2100. (De Craft et al., 2009).

Dans une autre version de son application, le SLAMM a servi d'outil de gestion permettant de prédire, sous différents scénarios de réponse et d'augmentation du niveau de la mer, le coût économique de la perte de zones humides et par conséquent le coût éventuel des actions de restauration requises pour maintenir le niveau existant des services écosystémiques fournis par les zones humides (Kassakian et al., 2017).

Dans une étude visant également à projeter la pérennité des habitats intertidaux de la baie de San Francisco, Stralberg et al. (2011) ont cherché à identifier la gamme des conditions hydro-morpho-sédimentaires déterminantes de ce maintien à long terme. Les auteurs ont simulé l'accrétion dans la baie sur une période couvrant les 100 prochaines années, et ce pour différentes combinaisons, de sédiments en suspension, de matière organiques et d'augmentation du niveau de la mer. Une telle approche permet d'identifier les seuils de sédiments, d'apports de matière organique et d'intensité d'augmentation du niveau de la mer qui vont déterminer le maintien à long terme des marais intertidaux (Figure 29). En identifiant précisément certaines combinaisons, il devient alors possible d'anticiper comment la composition en habitats intertidaux va varier au sein du paysage. Plus particulièrement les scénarios construits par les auteurs reposent sur une combinaison des facteurs suivants : (1) différents niveaux de concentrations de sédiments en suspension et de taux d'accumulation de matière organique (qui varient à l'intérieur de la baie) et (2) deux taux d'augmentation du niveau de la mer vraisemblable pour la baie de San Francisco (0,5 et 1,65m/siècle). Le modèle

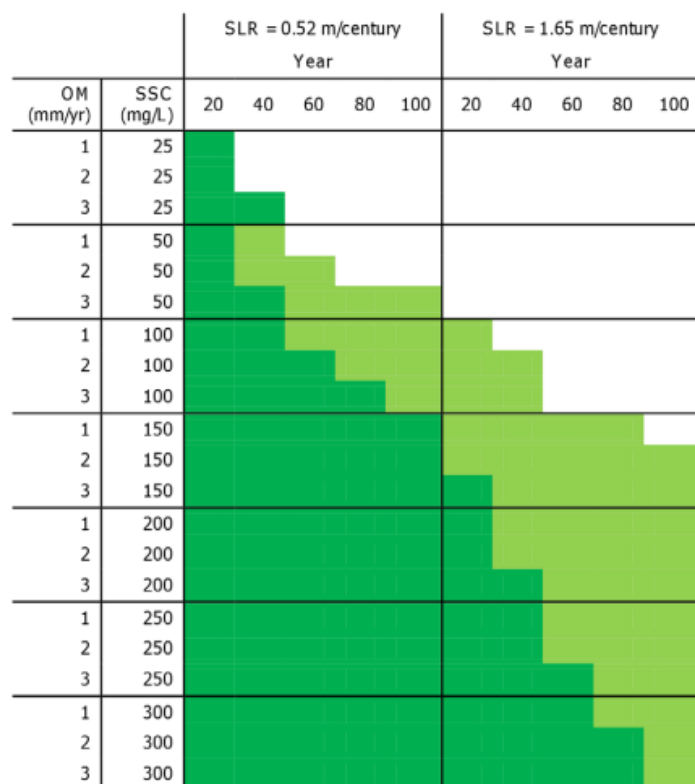


Figure 29 : Durabilité (au sens pas de perte d'élévation du marais, ni d'envolement) des bas-marais (vert clair) et moyens-hauts-marais (vert foncé) sous différents scénarios d'augmentation du niveau de la mer (SLR, en m/siècle), de concentrations de sédiments en suspension (SSC, en mg/L) et de contribution de matériel organique (OM, en mm/an). Schéma de Stralberg et al., 2011.

d'accrétion employé par les auteurs s'appuie sur l'hypothèse que l'élévation de la surface des plateformes augmente à un taux qui dépend notamment de la quantité de sédiments en suspension. Le modèle requiert par conséquent les paramètres suivants : l'élévation initiale des plateformes intertidales, des scénarios d'augmentation du niveau de la mer, les concentrations des sédiments en suspension dans plusieurs endroits de la zone étudiée, les données relatives aux matériaux organiques (différents carottages dans la zone d'étude qui donnent accès aux taux d'accrétion de la matière organique), données hydrodynamiques (marée).

Les marais maintiennent leur élévation par rapport au niveau de la mer grâce à l'accumulation de matière organique et non organique. Ce mécanisme d'accumulation est directement susceptible d'être modifié par l'augmentation du niveau de la mer. Dans un contexte de restaurations à mener, il est particulièrement important de pouvoir anticiper comment la distribution des zones intertidales va évoluer avec le changement

climatique pour déployer des stratégies de restauration compatibles avec ce changement. Le **Marsh Equilibrium Model (MEM)**, (Morris et al., 2002 ; Morris et al., 2012, actuellement disponible en interface web et en version 5.41 <http://marsh.baruch.sc.edu/> et <http://129.252.139.114/model/marsh/mem.asp>, Fiche outil) est un modèle mécanistique développé pour projeter les changements dans l'élévation des plateformes intertidales (surtout celles des marais intertidaux) et dans leur réponse biologique par rapport à l'augmentation du niveau de la mer. En s'appuyant sur des données de productivité végétale, le modèle fait le lien entre la sédimentation et les réponses biologiques sous des scénarios de changement climatique. La théorie derrière ce modèle suppose qu'il existe un équilibre dynamique, et que les marais intertidaux évoluent spontanément et continuellement vers cet équilibre. Le MEM utilise une formulation de la productivité végétale des marais et prend en compte les apports de sédiments en suspension et les apports in situ de matière organique dans l'accrétion totale de la plateforme.

Pour prédire la productivité des marais intertidaux sur une certaine durée, le MEM nécessite des données de biomasses en fonction de l'élévation, les ratios racine/tiges, le turnover de la biomasse subsurface, la portion de biomasse subsurface réfractaire, l'élévation de la plateforme intertidale par rapport au niveau moyen de la mer, l'amplitude tidale, le taux d'augmentation du niveau de la mer, les concentrations de sédiments en suspension et les coefficients de piégeage sédimentaire.

Dans une étude menée par [Schile et al., \(2014\)](#), l'emploi du MEM a permis de simuler des accrétions sous différents scénarios sur une période de 100 ans pour identifier les changements potentiels dans la distribution de zones intertidales à l'échelle de la baie de San Francisco (comme des changements vers des conditions vasière, des migrations de la végétation vers des plus hautes élévations, etc.). Les auteurs ont ciblé quatre marais pour lesquels ils ont simulé l'accrétion sur 100 ans sous plusieurs scénarios d'augmentation du niveau de la mer (52, 100, 165 et 180 cm) et plusieurs concentrations de sédiments en suspension (100 %, 50 %, et 25 % des concentrations actuelles). Ils ont ensuite projeté les résultats grâce à des modèles numériques de terrain haute résolution pour quantifier les changements potentiels dans la distribution des marais. Les auteurs montrent qu'à de faibles niveaux d'augmentation du niveau de la mer et des niveaux de sédimentations moyennement forts, tous les marais de la baie maintiennent des élévations similaires à aujourd'hui. En revanche sous une augmentation de 100 et 165 cm, les marais devraient perdre de leur élévation et sous une augmentation maximale, ils devraient complètement évoluer vers des typologies vasières (Figure 30).

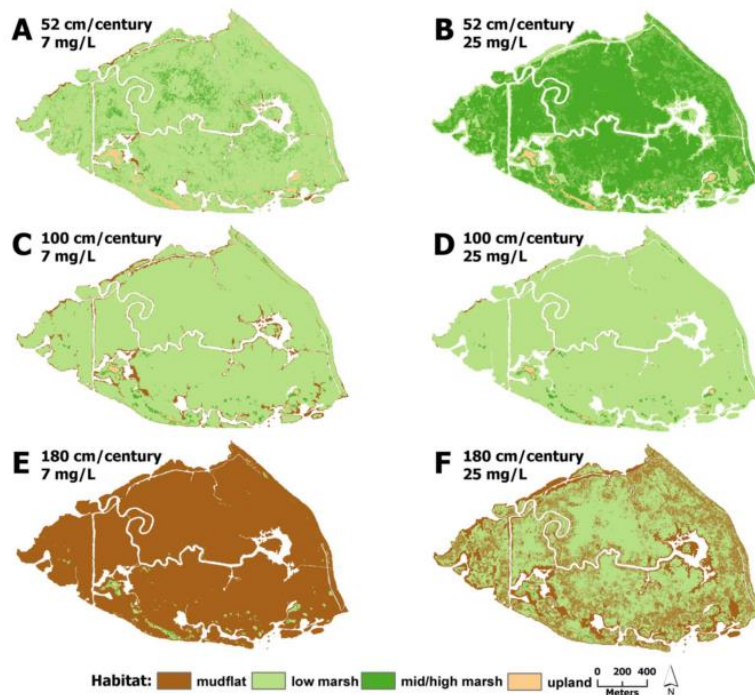


Figure 30 : Représentations de la distribution des types d'habitat (pour un marais de la baie de San Francisco) à l'horizon 2110 pour des augmentations du niveau de la mer de 52 cm, 100 cm et 180 cm au cours du siècle prochain et des concentrations de sédiments en suspension faibles (A, C, E) et fortes (B, D, F). Mudflat : vasière, low-mid-high-upland : élévations croissantes des marais intertidaux. (Schéma de Schile et al., 2014).

L'étude menée par [Alizad et al. \(2016\)](#) sur des marais de Floride (Timucuan marsh) présente une nouvelle utilisation du MEM en le couplant cette fois à un modèle hydrodynamique plus complexe ; le modèle Hydro-MEM ([Alizad et al., 2016](#) ; [Alizad et al., 2018](#)). Ce modèle prend en compte les coefficients de friction qui peuvent jouer dans l'accrétion ainsi que les changements périodiques dans l'hydropériode. Il permet ainsi de coupler les marées astronomiques et la dynamique végétale (de *Spartina alterniflora*) pour permettre de simuler plus précisément les effets de l'augmentation du niveau de la mer sur la productivité des marais intertidaux. La composante hydrodynamique rajoutée permet de simuler de façon plus rigoureuse l'hydropériode à la surface du marais lorsque celle-ci est déterminée par les marées astronomiques, mais aussi la topographie de la plateforme (introduction des coefficients de friction). Comme vu dans [la partie 5.1.](#), les plateformes accumulent de la matière organique et inorganique avec un taux qui dépend de la quantité de sédiments arrivants, de la densité de

la biomasse (ce qui est déjà bien simulé par le MEM), eux même conditionnés par l'hydropériode. Les auteurs ont simulé deux projections d'augmentation du niveau de la mer à l'horizon 2050 ; une faible (11 cm) et une forte (48 cm). Ils démontrent que la densité totale de biomasse augmente sous scénario de faible élévation (plus 54 %) et décline sous le scénario de forte augmentation (moins 21 %). La différence notable entre cette extension du MEM et le MEM original réside dans l'amélioration de la prise en compte des patrons spatiaux de la distribution de la biomasse qui elle-même dépend de l'hydrodynamique.

Une récente méta-analyse menée par [Kirwan et al. \(2016\)](#), a permis d'émettre quelques réserves sur l'emploi de ces différents modèles pour projeter le devenir des habitats face à l'augmentation du niveau de la mer. Les résultats de leur analyse montrent que la vulnérabilité des habitats intertidaux aurait tendance à être surestimée en raison des méthodes d'évaluation qui ne prennent pas en compte (1) certains processus de rétrocontrôle biophysiques qui seraient pourtant connus pour accélérer la construction des sols à mesure que le niveau de la mer augmenterait, et (2) le potentiel de migration de végétation des marais vers l'intérieur des terres. Assez schématiquement, les modèles présentés précédemment évaluent la vulnérabilité des habitats intertidaux en projetant l'élévation du niveau de la mer dans une représentation topographique de la zone étudiée et supposent que le paysage ne s'ajustera pas à l'augmentation du niveau de la mer. Ce type de pensée mène inévitablement à la conclusion que les habitats intertidaux vont être ennoyés et donc qu'ils vont disparaître de façon catastrophique. Par exemple, le principal défaut du SLAMM (Sea Level Affecting Marshes Model), (et peut être d'autres modèles similaires travaillant à l'échelle du paysage) est qu'il ne simule pas le rétrocontrôle entre l'écologie et la morphologie qui permettrait au marais d'éventuellement s'adapter à l'augmentation du niveau de la mer en accélérant les changements dans son élévation. Les modèles de réponse des habitats intertidaux à l'augmentation du niveau de la mer gagneraient donc en réalisme et par conséquent en fiabilité s'ils intégraient davantage les rétrocontrôles qui peuvent exister entre l'inondation, l'accrétion de sédiments organiques et inorganiques et le développement de la végétation ([Stralberg et al., 2011](#) ; [Schile et al., 2014](#)).

Modéliser les réponses hydrodynamiques à grande échelle

D'un point de vue purement et strictement hydrodynamique, plusieurs modèles sont utilisés dans la modélisation en milieu côtier et estuarien (non présentés ici car relevant d'un autre type de littérature axée sur la modélisation des processus hydrodynamiques en milieu côtier estuarien, voir la revue de [O'Callaghan et Stevens, 2012](#)). Parmi ces modèles, **le Finite Volume Coastal Ocean Model (FVCOM)** ([Chen et al., 2006](#)), couramment utilisé pour modéliser la circulation dans les estuaires, a été mobilisé dans l'optique d'investiguer les potentialités de restauration, pour permettre de répondre à des questions sur les effets potentiels cumulables de projets de restauration hydrologique menés à très grande échelle ([Diefenderfer et al., 2011](#) ; [Khangahonkar et Yang, 2011](#) ; [Yang et al., 2010](#)), car le plus souvent, les processus hydrodynamiques agissant à grande échelle sont négligés dans la définition des objectifs de restauration. FVCOM est un modèle hydrodynamique travaillant en trois dimensions (modèle 3D en volume fini, appliqué sur un maillage non structuré). Il permet de simuler l'élévation de la surface de l'eau, la vitesse, la température, la salinité, les mouvements de sédiments et les composants de la qualité de l'eau dans un maillage triangulaire non structuré.

Yang *et al.* (2010) ont appliqué le modèle FVCOM pour évaluer les réponses hydrodynamiques de sites (projets 1 à 4, **Figure 31**) présentés comme habitat favorable aux saumons, et de leurs effets potentiellement cumulables dans l'estuaire de la Snohomish (état de Washington, USA) au niveau des différents chenaux qui le constituent (chenaux 1 à 4, **Figure 31**). Le maillage employé pour projeter le modèle hydrodynamique présente une résolution allant de mailles de 300m aux limites de l'estuaire à 20m à l'intérieur de l'estuaire et ses tributaires. Le modèle a été calibré avec des données de hauteur d'eau, de vitesse et de salinité pour les 4 sites de l'estuaire pour marée haute et basse (avec un pas de temps de 5 s). Le modèle ainsi calibré a été appliqué pour simuler les conditions de restauration de chaque projet (en termes de taille et nombre des brèches) et ainsi évaluer la réponse hydrodynamique de chaque projet et leurs effets cumulatifs (lorsque les quatre projets sont combinés). Les résultats de la modélisation montrent que les projets individuels menés dans l'estuaire influent non seulement sur l'hydrodynamique du chenal circulant dans le site, mais aussi sur l'hydrodynamique des autres chenaux de l'estuaire. La réponse hydrodynamique d'un projet dépend donc de la taille de la zone restaurée mais aussi de la configuration géométrique des chenaux. Dans un estuaire à la géomorphologie complexe, comme celui de la Snohomish, l'influence hydrodynamique d'une restauration a des répercussions sur l'hydrodynamique d'autres branches du système. L'emploi d'une telle approche de modélisation permet de comprendre que pour caractériser les effets des actions de restauration, les projets peuvent difficilement être envisagés comme des entités isolées dans l'estuaire.

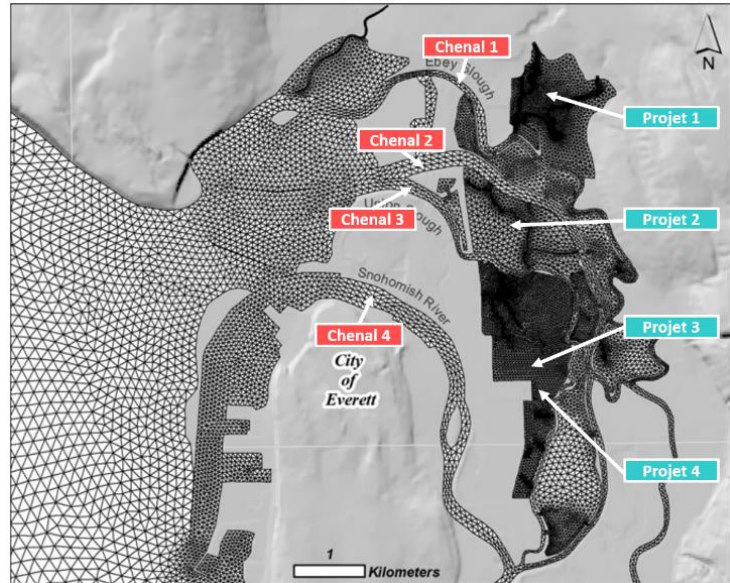


Figure 31 : Maillage employé pour l'application du FVCOM. Localisation des projets de restauration et chenaux concernés (Yang *et al.*, 2010).

Pour mieux prendre en compte les processus de circulation d'eau et de transport sédimentaire dans la restauration des habitats, Khangaonkar et Yang (2011) ont adapté le modèle FVCOM (précédemment appliqué par Yang *et al.*, 2010) au détroit du Puget Sound (Washington, USA) en le paramétrant à nouveau avec les conditions de la zone. Le modèle a permis d'analyser différentes alternatives de restauration proposées pour recréer de l'environnement saumâtre perdu ou altéré pour les juvéniles de saumons. Les alternatives proposaient de jouer sur la salinité en créant des apports d'eau douce soit par des diversions de portions d'eau douce, soit par la mise en place de structures de contrôle, soit par la création de brèches. Les résultats du modèle montrent que la création d'environnement à salinité réduite favorable aux juvéniles serait davantage favorisée par les effets cumulés de brèches, que par une ou deux grandes diversions.

5.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES

En résumé :

Les modèles présentés permettent tous d'appréhender la dynamique de transport sédimentaire à **différentes échelles, et prennent parfois en compte l'écologie mais à un niveau très simplifié**. Le couplage entre la géomorphologie et l'écologie est certes souvent quantifié, et décrit par les équations processus-basées, mais les approches présentées sont, somme toute récentes et leur application à des problématiques de restauration encore partielle. Les auteurs reconnaissent régulièrement le **besoin pressant de recherche pour évaluer plus précisément l'influence de la biologie** (végétale et animale) sur la morphologie et le transport sédimentaire, les processus d'érosion et de dépôts liés aux sédiments cohésifs, la sédimentologie de la matière organique et les effets de la granulométrie sur l'érosion et le dépôt. Cela n'empêche pour autant pas leur utilisation, à condition de mettre surtout l'accent sur **l'acquisition des données** comme les taux de sédimentation et traduire le plus précisément possible ce que la restauration implique pour les compartiments végétation halophile et phytobenthique (et donc pour la production primaire) d'un point de vue hydro-morpho-sédimentaire.

La première génération de modèles de l'évolution des habitats intertidaux simulait les processus de sédimentation sur une dimension verticale et étaient finalement assez simples voire plutôt conceptuels. Il y a, depuis eu une grande avancée ; les chercheurs ont introduit dans la modélisation la distribution spatiale des flux mais aussi le lien avec les caractéristiques de la végétation et ce, à des échelles plus larges comme en témoigne la grande quantité de modèles hydrodynamiques dans la littérature.

Leur aptitude à répondre aux questions écologiques semble dépendre de la capacité à les paramétrer puisqu'ils fonctionnent tous sur des **bases relativement communes** ; il s'agit d'ajouter ou non des modules qui permettent de mieux cibler certains phénomènes comme la répartition de la biomasse, les gradients de salinité (par exemple, le MEM modifié, la fonction « salt wedge » de SLAMM, la version « muddy » du LOICZ (comme vu dans la partie 4.3. sur les outils du fonctionnement biogéochimique), ou encore le FVCOM capable d'être calibré avec des données de biomasse.

Les modèles recensés permettent de simuler des tendances sur de longues échelles de temps (de quelques années à plusieurs siècles). Dans ce cas, il semble important de prêter attention aux erreurs d'intégration qui peuvent s'accumuler dans les résultats et donc les prédictions. Pour cela, les cadres de travail empiriques, basés sur des données collectées aux échelles de temps d'intérêt, sont souvent plus adaptés que l'emploi de modèles mécanistiques qui se basent sur une description détaillée de la physique à court terme et qui peuvent créer des erreurs à long terme ([Fagherazzi et al., 2012](#)).

Mettre en place des modélisations de grande emprise a bien entendu un coût et peut empêcher de regarder dans le détail géographique. Il y a donc intuitivement une **obligation de compromis**. Soit l'utilisateur peut travailler avec un modèle qui accepte des variations de maillage qui sont importantes (ce qui est notamment le cas avec les modèles finis) soit il est possible de mettre en place d'autres modèles, de type gigogne (= emboîtés). Les modèles gigognes permettent l'imbrication d'un modèle de détail haute résolution dans un modèle de plus grande emprise qui lui est à basse résolution. Ce type de modèle présente l'intérêt de pouvoir adapter le pas de temps aux petites mailles de l'ordre de dizaines de secondes (alors qu'un modèle utilisé sur de grosses mailles nécessite d'accepter des gros pas de temps et donc de perdre de l'information). Les modèles qui ont une résolution finie permettent d'avoir des mailles toutes petites pour les centre d'intérêts et des mailles plus larges à l'extérieur.

Les couplages permettent d'améliorer la résolution, c'est le cas notamment pour le Marsh Equilibrium Model (MEM, [Morris et al., 2012](#)) qui a ensuite été étendu avec un modèle hydrodynamique plus poussé (Hydro-MEM, [Alizan et al., 2016](#)) qui a permis de prendre en compte de façon plus précise la distribution spatiale de la biomasse végétale, ce qui peut améliorer la précision dans la prédiction de l'accrétion sous des scénarios d'augmentation du niveau de la mer.

L'estimation des flux et bilans sédimentaires d'un estuaire (et par conséquent leur évolution à long terme) représente une forte attente de la part de la communauté scientifique et des gestionnaires. Cela nécessite une connaissance de la vitesse des courants et des concentrations en matières en suspension (MES) le long de nombreuses sections de l'estuaire. Ceci est accessible grâce aux modèles numériques hydro-sédimentaires tridimensionnels (ex. [Le Hir, 2011](#)). Il existe des mesures *in situ* des MES réalisées sur les estuaires (réseaux de mesures en continu sur les estuaires français : par exemple SYNAPSES sur l'estuaire de la Seine, MAGEST sur l'estuaire de la Gironde ou encore SYVEL sur l'estuaire de la Loire) qui permettent une meilleure compréhension de la dynamique sédimentaire. Des travaux récents ([Grasso et al. 2018](#), [Programme Seine Aval 5](#) ; [HYMOSED](#) ; [Modélisation du fonctionnement HYdro-MORpho-SEDimentaire de l'estuaire de la Seine](#)) ont permis d'analyser par modélisation tridimensionnelle la dynamique des sédiments en suspension dans l'estuaire de Seine, afin de quantifier les flux et bilans sédimentaires à différentes échelles caractéristiques de temps et d'espace. Ce travail a permis de compléter les rares simulations de flux sédimentaires en estuaire de Seine avec un modèle hydro-sédimentaire plus avancé, qui permet désormais une meilleure description des processus physiques, et une appréhension de la dynamique sédimentaire plus fine. Ce type d'exemple s'appuie sur un jeu de données très riche issu des réseaux de mesures en continu sur des grands estuaires (mesures en continu de l'élévation de la surface (suivis altimétriques), courant, salinité, turbidité), absent sur la plupart des autres estuaires.

Toutefois, **utiliser ces types de modélisations (modélisation 3D) est loin d'être inaccessible**. Outre **s'entourer des compétences scientifiques**, la principale difficulté consiste à **acquérir les données** relatives aux matières en suspension et des données topographiques fines pour implémenter ces modélisations 3D en routine. Dans ce sens, le verrou pourrait être levé en mettant l'accent sur l'observation et l'acquisition de données bathymétriques.

Localement, les approches de modélisation développées (voir partie 5.3.1., par exemple, [Temmerman et al., 2003, 2005a ; 2005b](#)) reposent sur des taux de sédimentation. Les données relatives aux taux de sédimentation sont dans la majorité des cas mesurables localement pour des sites bien documentés. Si ce n'est pas le cas, souvent par manque fréquent d'informations précises sur le passé, alors leur mise en œuvre peut être compliquée voire compromise. **L'acquisition de ce type de données est tout de même facilitée aujourd'hui en raison des récents développements techniques de mesures** (utilisations des données GPS et Lidar) qui apportent un gros grain de précision dans les données d'élévation des zones intertidales.

Etant donné que **les processus hydrosédimentaires sont fondamentaux pour le développement des zones intertidales et in fine de la végétation** à leur surface, il est crucial de définir au moins qualitativement le type de zone intertidale ciblée par la restauration. Accepter a posteriori le type de végétation ou de caractéristiques morphologiques (chenaux, topographie) qui résultent des processus hydro-morpho-sédimentaires qui se sont mis en place après une restauration n'est pas une bonne solution. En revanche, définir dès le début dans les objectifs de restauration le type de végétation ou de morphologie ciblé par la restauration (des roselières ? de la vasière ? des chenaux ? quel type de schorre ?) permet de **traduire ce que cela implique d'un point de vue hydro-morpho-sédimentaire**. Si on

raisonne dans ce sens, alors les modèles que nous venons de présenter se prêtent particulièrement à traduire cela.

Très fréquemment les projets sont menés avec la conviction que si des conditions de base sont recréées, c'est à dire en restaurant par exemple, seulement l'hydropériode, alors la nature fait le reste et la végétation devrait à nouveau coloniser les habitats et présenter des patrons similaires à ceux de marais dit naturels. **La réduction de la complexité morphologique est en réalité quasiment inéluctable dans les zones intertidales restaurées** (Mossman *et al.*, 2012 ; Moreno-Mateos *et al.*, 2012 ; Spencer *et al.*, 2017) et bien que des caractéristiques morphologiques telles que les chenaux peuvent se développer rapidement, les sites restaurés montrent moins de variation dans leur topographie que les marais dits « naturels » et que de nombreux sites demeurent faiblement drainés (Crooks *et al.*, 2002 ; Elsey-Quirk *et al.*, 2009 ; Mossman *et al.*, 2012) ce qui peut avoir un impact sur les réactions biogéochimiques à l'intérieur des sites restaurés (impacts sur la séquestration du carbone, la dénitrification, le cycle des nutriments, voire la régulation du climat) (Tobias et Neubauer, 2009 ; Wolf *et al.*, 2011)

Les outils présentés montrent que **faire le lien entre hydrologie, sédiments, activité biologique et production primaire est possible. En revanche, le lien entre les propriétés physicochimiques du sol et la granulométrie semble toujours difficile à appréhender** (Spencer et Harvey 2012 ; Tempest *et al.*, 2015) en raison du manque de connaissances sur

la dégradation irréversible des sédiments. La restauration des habitats sédimentaires a souvent lieu à des endroits qui historiquement ont été endiguées, drainés, parfois pour des usages agricoles et souvent sur de très longues périodes. Les sédiments ont par conséquent été significativement (et irréversiblement) altérés par rapport à leur état naturel (Figure 32) et présentent désormais une granulométrie différente, de faibles élévations (dus à la compaction des argiles et à l'oxydation de la matière organique) (Hazelden et Boorman, 2001 ; Spencer et Harvey, 2012 ; Spencer *et al.*, 2017). Généralement, les sédiments nouvellement déposés lors de restaurations ont une masse volumique et un contenu en eau plus importants, une porosité plus faible que les sédiments de marais non altérés et la plupart des études concluent que la récupération de caractéristiques sédimentaires similaires à celles de marais non altérés peut prendre jusqu'à des dizaines d'années (Craft *et al.*, 2001 ; Boorman *et al.*, 2002 ; Craft

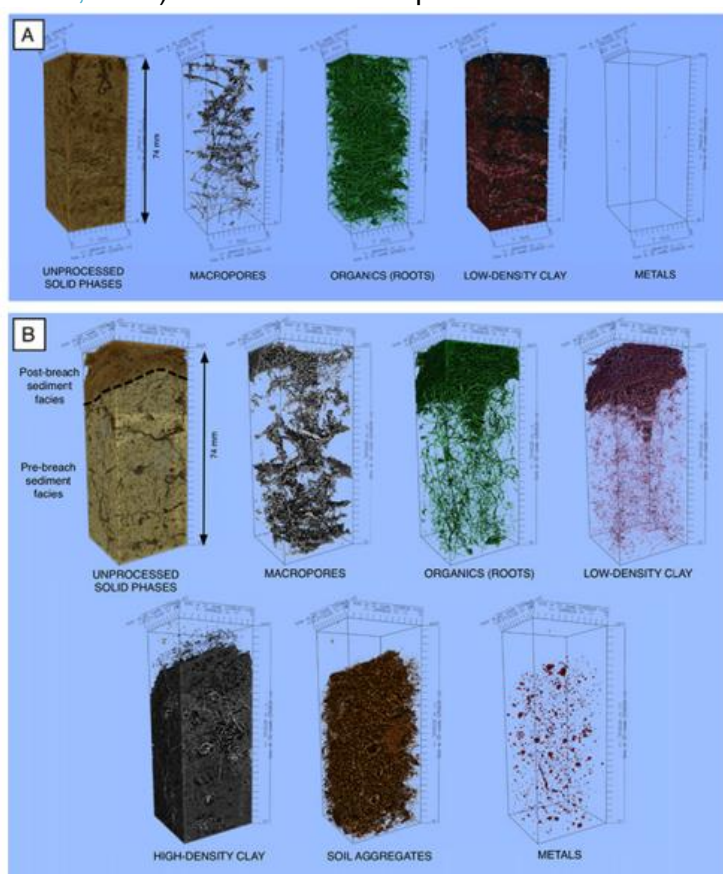


Figure 32 : Représentation 3D d'une carotte de sol de marais naturel, non impacté (A) et d'un marais restauré par suppression de digue (B). Schéma de Spencer *et al.*, 2017.

et al., 2009). Après restauration, les sédiments peuvent devenir soit saturés soit subir des cycles d'assèchement/trempage. Cela dépend du type d'amplitude de restauration du prisme tidal, comme par exemple dans le cas des échanges contrôlés par des structures (*Beauchard et al.*, 2011). Ces cycles peuvent changer la salinité et les concentrations en oxygène dissous dans l'eau capable de circuler dans les sédiments. Plusieurs études ont mis en évidence le relargage de nutriments et métaux dans la colonne d'eau, suggérant qu'à court terme la restauration pourrait avoir des conséquences négatives sur la qualité globale de l'eau (*Boorman et al.*, 2002 ; *Blackwell et al.*, 2010). Les surfaces compactées dans les sites restaurés peuvent favoriser des sédiments détremés et limiter le mouvement vertical de l'eau dans les pores (*Spencer et al.*, 2008) et engendrer de l'anoxie et de l'hypersalinité à la surface des sédiments. La germination étant très sensible à la salinité et à la rétention d'eau, le développement de la végétation caractéristique peut être retardé voire rendu impossible. Par ailleurs, les processus subsurface ont des implications importantes pour le développement de la végétation et l'immobilisation des polluants. Malgré cela, les caractéristiques clé des zones intertidales restaurées telles que l'hydrologie subsurface, la texture et la structure des sédiments qui contrôlent le drainage et l'anoxie restent largement sous-considérées (*Silverstri et al.*, 2005 ; *Spencer et Harvey*, 2012). L'anoxie de surface et le manque de mouvement d'eau dans les sédiments peuvent avoir des effets sur le recyclage biogéochimique des nutriments, du carbone et des contaminants car ceux-ci dépendent du potentiel redox vertical dans les sédiments ou encore de la structure des sédiments et de l'hydrologie subsurface (*Taillefert et al.*, 2007).

Le tableau 5 rappelle quelques exemples d'application des différents modèles présentés.

| À l'échelle de l'habitat intertidal (de l'ordre d'une dizaine – centaine de mètres) | | | | |
|---|---------------------------------|--|--|---|
| Étude | Zone | Caractéristique modélisée | Détail | Requis (données / compétences) |
| Temmerman <i>et al.</i> 2003 | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Mouvements des flux (sédiments à la surface des plateformes) | Modèle de la croissance verticale des marais (élévation) en prenant en compte la relation entre les concentration de sédiments en suspension et la profondeur de l'inondation | -Taux d'accrétion -Hydropériode (fréquence et durée d'inondation) -Hauteurs d'eau -Élévations du site/plateforme -Variations temporelles de la concentration en sédiments |
| Cox <i>et al.</i> 2006 | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Mouvements des flux (eau, hydropériode) | Modélisation de l'hydrologie à la surface d'un marais pour identifier les combinaisons des paramètres d'écluses permettant une hydrologie similaire à une hydrologie naturelle et permettant par conséquent le développement d'habitat intertidal. | -Hydropériode (fréquence et durée d'inondation) -Débits, volumes d'eau -Hauteurs d'eau |
| Morris <i>et al.</i> , 2002 | | Couplage végétation / sédimentation | Modèle qui permet de déterminer les élévations et les profondeurs d'inondation optimales pour la croissance de la végétation halophile, et donc pour la productivité | -Élévations du site/plateforme -Niveau moyen de la mer (voire si possible taux d'augmentation du niveau de la mer) -Mesures de la production de surface par unité d'aire |
| Mariotti <i>et Fagherazzi</i> , 2010 | | Couplage végétation / sédimentation | Modèle permettant d'anticiper le devenir à long terme des marais et vasières (propagation ou régression) sous différents scénarios d'apports sédimentaires et | -Taux d'accrétion/érosion -Hydropériode (fréquence et durée d'inondation) -Hauteurs d'eau -Hydrodynamique (vagues et vent ; nombres et fréquences) |

| | | | | |
|---|---------------------------------|--|--|---|
| | | | d'augmentation du niveau de la mer | -Végétation : mesures de la production de surface et souterraine / unité d'aire |
| Temmerman <i>et al.</i> 2005b | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Couplage végétation / sédimentation | Modèle de transport sédimentaire en 3D qui permet de prendre en compte l'impact de la végétation de la microtopographie et des variations des niveaux d'eau à la surface sur les flux sédimentaires et les patrons de sédimentation des marais | -Elévations du site/ plateforme à résolution fine pour avoir accès à la topographie (coefficient de friction nécessaire) -Végétation : nombre et diamètre moyen des tiges/feuilles par unité d'aire et pour différentes élévations -Séries temporelles des niveaux d'eau -Séries temporelles des concentrations de sédiments en suspension (mesures temporelles de la turbidité d'échantillons répartis sur la zone) |
| Williams <i>et al.</i> , 2002 | Baie de San Francisco (USA) | Développement et formation des chenaux | Modèle numérique de prédiction de l'atteinte de l'équilibre des chenaux des marais (géométrie hydraulique) en réponse aux changements dans les flux Relations de géométrie hydraulique pour prédire la profondeur, la largeur, la section transversale des chenaux | -Données sur la morphologie des chenaux (témoins naturels, données historiques, chenaux anciens à restaurer) : pour chaque section transversale de chenal : aire de la section, profondeur, largeur, aire de drainage associée au chenal -Hydropériode (fréquence, durée) -Amplitude de la marée (ou prisme tidal) -Débit -Aire totale du marais |
| Vandenbruwaene <i>et al.</i> , 2011, 2012 | Estuaire de l'Escaut (Belgique) | Développement et formation des chenaux | Modèle numérique de prédiction de l'atteinte de l'équilibre des chenaux des marais (géométrie hydraulique) en réponse aux changements dans les flux Modèle employé pour mesurer la formation et l'évolution spontanée d'un réseau de chenaux de drainage au sein d'un marais nouvellement construit | -Données sur la morphologie des chenaux : aire de la section, profondeur, largeur, aire de drainage associée au chenal -Hydropériode (fréquence, durée) -Amplitude de la marée (ou prisme tidal) -Débit -Aire totale du marais |
| D'Alpaos <i>et al.</i> , 2007a | Lagune de Venise (Italie) | Développement et formation des chenaux | Modèle simulant la formation du réseau de chenaux à la surface des marais intertidaux | -Elévations du site/plateforme soit des données fines pour accéder à la topographie (coefficient de friction nécessaire) -Données sur la morphologie des chenaux : aire de la section, profondeur, largeur, aire de drainage associée au chenal -Hydropériode (fréquence, durée) -Hauteurs d'eau -Amplitude de la marée (ou prisme tidal) -Débit -Aire totale du marais |
| Lumborg <i>et al.</i> , 2006 | Danemark, mer des Wadden | Couplage activité biologique / sédimentation | | -Données liées à la biologie des organismes bioturbateurs -Données hydrodynamiques (marée, etc.) -Taux de sédimentation |

| À l'échelle du paysage estuarien (grande échelle) | | | |
|---|---|---|---|
| Étude | Zone | Détail | Requis (données / compétences) |
| Yang <i>et al.</i> , 2010 | Estuaire de la Snohomish - Puget Sound - Washington | FVCOM Modèle hydrodynamique haute résolution 3D permettant de simuler les réponses hydrodynamiques à des projets de restauration proposés et d'évaluer leurs effets cumulatifs sur l'hydrodynamique globale de l'estuaire. | Requiert de large jeux de données (séries temporelles) et compétences en modélisation |
| Khangaonkar et Yang 2011 | Estuaire de la Snohomish - Puget Sound - Washington | FVCOM Modèle hydrodynamique haute résolution 3D permettant de simuler les réponses hydrodynamiques à des projets de restauration proposés et d'évaluer leurs effets cumulatifs sur l'hydrodynamique globale de l'estuaire. | |
| Brand <i>et al.</i> , 2012 | Baie de San Francisco (USA) | Modèle digital d'élévation (SIG) et de connectivité hydrologique ("Breach Conveyance Ability" - BCA) permettant d'obtenir une cartographie de l'élévation du substrat, les mesures bathymétriques et de mettre en lien avec la colonisation par <i>Spartina foliosa</i> . | -Données bathymétriques, élévations (création d'un MNT), surfaces, prisme tidal -Données biologiques : abondance, étagement |
| Schile <i>et al.</i> , 2014 | Baie de San Francisco (USA) | MEM | -Données relatives à la végétation (biomasse de surface et souterraine, ratio racine/pousses) |
| Alizad <i>et al.</i> , 2016 | Timucuan, St Johns (Floride) | Hydro-MEM (couplage avec un modèle hydrodynamique) | -Données nécessaires à l'analyse des processus de sédimentation (élévation des zones intertidales, taux de sédimentation, concentration en sédiments en suspension, coefficient de piégeage des sédiments) -Hydropériode, amplitude tidale -Données nécessaires au paramétrage d'un modèle hydrodynamique si couplage avec le MEM |
| Das <i>et al.</i> , 2012 | Mississippi / Golfe du Mexique (USA), estuaire de Barataria | Modèle hydrodynamique 2D pour prédire les variations de salinité sous différents scénarios de diversion de rivière (donc différents apports d'eau douce) | -Données spatiales haute résolution (maillage), bathymétrie -Données nécessaires au paramétrage du modèle hydrologique (précipitations, évaporation, vent, salinité) |
| Stralberg <i>et al.</i> , 2011 | Baie de San Francisco (USA) | Modèle numérique de prédiction de l'accrétion sédimentaire basé sur uG. | -Jeux de données long terme de l'élévation des marais (élévation initiales, taux d'accrétion) - Scénarios d'augmentation du niveau de la mer -Concentrations des sédiments en suspension -Données relatives aux matériaux organiques |
| Brennan <i>et al.</i> , 2008 | Elkhorn Slough (USA) | Exemple d'application du modèle hydrodynamique DELFT3D. Modèle prédictif d'aide au choix de la meilleure alternative de restauration: modèle hydrodynamique couplé à un taux d'érosion utilisé pour évaluer les alternatives proposées de restauration pour atténuer l'érosion dans l'estuaire (via la réduction de l'échange tidal - 4 alternatives proposées). | -Données spatiales haute résolution (maillage) -Tous les paramètres nécessaires au calibrage du modèle hydrodynamique (marée, salinité, vitesses courant, bathymétrie, etc.) |

Tableau 5 : Exemples d'applications des différentes approches de modélisation du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire des habitats à l'échelle locale et à l'échelle de l'estuaire.

6. Fonctionnement support au cycle de vie des espèces estuariennes

6.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES

Un estuaire peut être perçu comme un ensemble d'écotones, du lit du fleuve à la colonne d'eau de l'estuaire, de la colonne d'eau à la surface, de la colonne d'eau aux limites latérales, de la colonne d'eau au milieu marin et à l'eau douce. Cette structure reflète également des changements en termes de surface (à l'échelle de quelques mètres à quelques kilomètres), des changements dans l'énergie (hydraulique et d'ordre trophique) et dans la distribution des espèces. Pour les espèces mobiles comme les poissons, la base du fonctionnement estuarien repose sur la connectivité entre les habitats qui composent l'estuaire et sur la probabilité de pouvoir y accéder (Basset *et al.*, 2013). Les estuaires doivent garantir pour les espèces la connectivité longitudinale (amont-aval) et latérale (intra-estuarienne) des habitats. Avant de décrire plus précisément les mécanismes sous-jacents à la connectivité en milieu estuarien, il convient de définir plus précisément le rôle des habitats pour les espèces et le rôle que remplissent les habitats à différents stades de la vie des organismes. En raison des principales problématiques de restauration rencontrées et de la quantité de littérature sur le sujet, l'accent est volontairement mis sur le cycle de vie des poissons⁸.

6.1.1. La niche et les habitats

La distribution des espèces est organisée dans l'espace et dans le temps et résulte des conditions environnementales et/ou de conditions intrinsèques à l'espèce (cycles de vie particuliers). L'ensemble des conditions environnementales au sein desquelles les individus peuvent survivre et se reproduire constitue la niche écologique de l'espèce. La niche⁹ écologique, au sens défini par Hutchinson (1957) est un hypervolume de dimension n (n étant le nombre de facteurs pertinents pour l'espèce considérée) au sein duquel une espèce peut se maintenir indéfiniment. La projection géographique de cette niche correspond à l'habitat de l'espèce considérée. De plus, les différentes phases du cycle de vie d'un organisme possèdent souvent des structurations spatiales distinctes et le déplacement entre ces zones est assuré par des déplacements (allant de passifs pour des larves marines par exemple à actifs et journaliers pour des espèces estuariennes résidentes).

Ceci résulte en une spatialisation et temporalisation des facteurs nécessaires à la présence, la survie, la croissance d'une ou plusieurs espèces. L'ensemble de ces combinaisons constitue l'habitat qui remplit des fonctions pour les espèces estuariennes.

⁸ Nb : voir partie 6.3. : des modèles ont été spécifiquement développés pour travailler sur les relations caractéristiques de l'habitat et réponse biologique d'autres espèces que les poissons (espèces végétales, oiseaux, invertébrés etc.).

⁹ La niche écologique, au sens défini par Hutchinson (1957) est un hypervolume de dimension n (n étant le nombre de facteurs pertinents pour l'espèce considérée) au sein duquel une espèce peut se maintenir indéfiniment
La niche écologique (au sens défini par Hubbell, 2001) est l'aire fondamentale qui peut être occupée avec succès par un organisme.

La niche, au sens défini par Grinnell (1917), entend tout ce qui conditionne l'existence d'une espèce à un endroit donné, ce qui inclut des facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, les précipitations et des facteurs biotiques comme la présence de nourriture, de compétiteurs, de prédateurs, d'abris, etc.

Spatialement, il est possible de distinguer trois types d'habitats pour une fonction donnée (Le Pape *et al.* 2014, Planque *et al.*, 2007); l'habitat potentiel, l'habitat réalisé et l'habitat efficace (Figure 33) :

- l'habitat potentiel représente les zones favorables à la fonction étudiée ;
- l'habitat réalisé correspond à la portion d'habitat qui est occupée à un moment donné ;
- l'habitat efficace correspond à la portion de l'habitat réalisé qui apporte une contribution avérée efficace pour le cycle de vie de l'espèce.

Il est important de distinguer conceptuellement ces trois types d'habitat dans la restauration. La présence d'un habitat en un endroit donné du paysage n'est pas une garantie quant au gain écologique qu'il peut apporter pour les organismes. Par exemple un poisson qui atteint un habitat ne l'utilise pas forcément efficacement si on ne prend pas en compte, en plus de sa position au sein du paysage (Figure 33) sa qualité trophique pour lui (selon ses besoins journaliers ou au cours de sa vie) ainsi que sa contribution plus globale au réseau trophique de l'écosystème. Ceci peut poser problème, car les retours montrent souvent que l'aspect bioénergétique dans la fréquentation des habitats par les organismes est négligé.

La diminution de la quantité d'habitats, la diminution de leur connectivité/ accessibilité et la diminution de leur qualité posent de sérieux problèmes pour les espèces rencontrées dans les estuaires, mais qui sont différents selon l'espèce et le stade de vie considérés car la diversité des cycles de vie et leurs exigences sont très différentes. La diversité des cycles de vie des poissons est très importante (Figure 34), mais la fréquentation ou/et l'utilisation du milieu estuarien reste un point dominant pour l'accomplissement du cycle de vie.

6.1.2. Le rôle de l'estuaire pour différentes espèces de poissons et différents stades du cycle de vie

Parmi tous les groupes d'organismes, les estuaires jouent un rôle majeur pour les poissons en tant que lieux de nurserie, de ponte, d'alimentation, de refuge et de voies migratoires pour les espèces vivant, effectuant leur croissance et se reproduisant entre l'eau douce, l'estuaire et la mer (Ray, 2005 ; Elliott et Hemingway, 2008; Blaber 2013) (Figure 34).

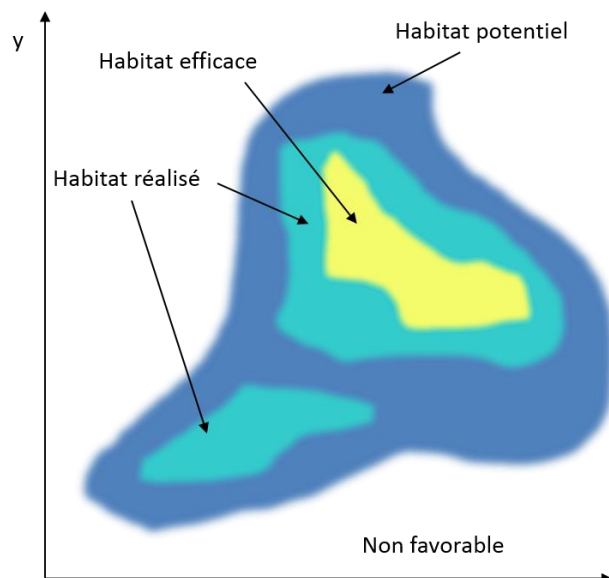


Figure 33 : Représentation conceptuelle fréquente de l'habitat spatialisé favorables aux organismes (potentiel, efficace, réalisé).

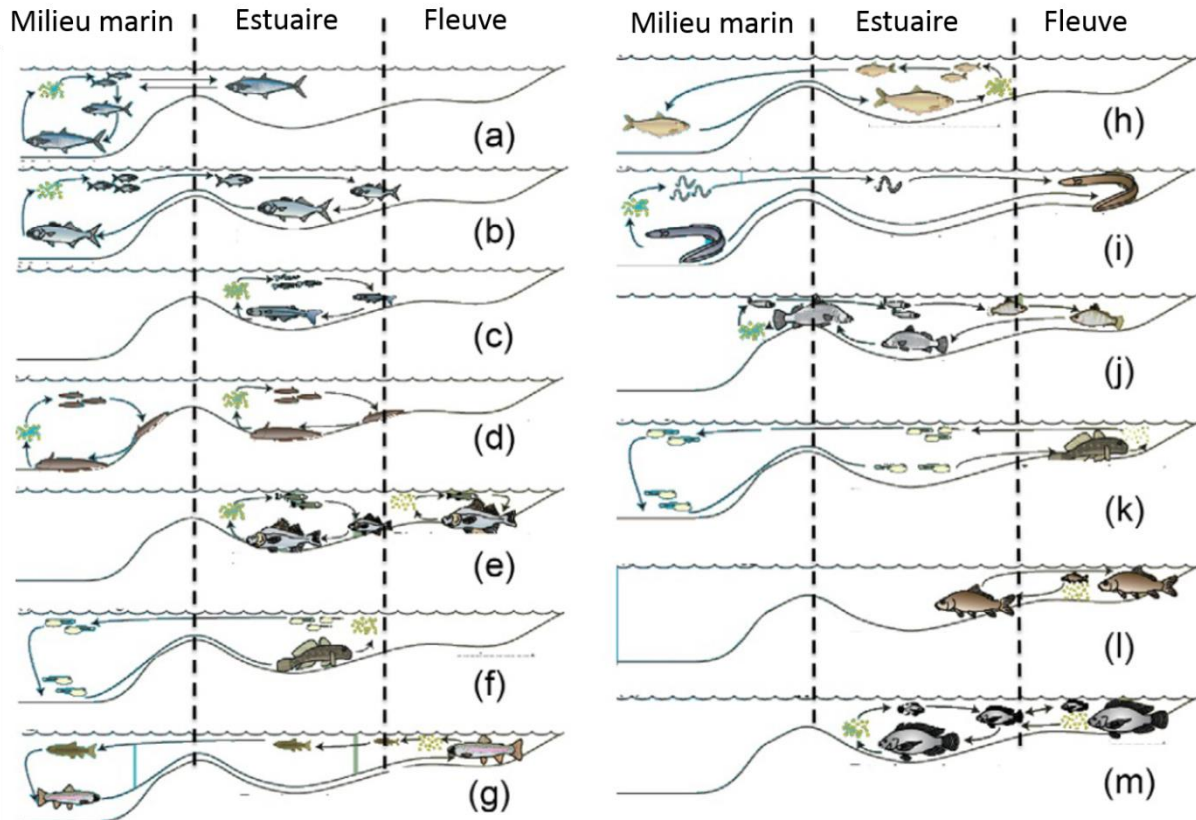


Figure 34 : Cycle de vie de plusieurs espèces de poissons utilisant le milieu estuarien. (a) marins de passage occasionnel ; (b) marins estuariens-opportunistes ou marins estuariens dépendants ; (c) estuariens stricts ; (d) estuariens et marins ; (e) estuariens et fluviaux ; (f) migrants estuariens ; (g) anadromes ; (h) semi-anadromes ; (i) catadromes ; (j) semi-catadromes ; (k) amphidromes ; (l) fluviaux de passage occasionnel ; (m) fluviaux estuariens opportunistes (Adapté de Elliott et Wolanski, 2016 ; Issu de Potter et al., 2015).

Pour les espèces marines dépendantes du milieu estuarien et dont la reproduction a lieu en mer (par exemple, plie, sole), les estuaires jouent un rôle très important dans le recrutement larvaire. Les vasières et marais intertidaux sont utilisées comme substrat de nourricerie par les juvéniles dont les larves ont atteint l'estuaire (McLusky et Elliott 2004 ; Vasconcelos et al., 2011). Le problème principal qu'elles rencontrent est celui de la diminution de la quantité des habitats et de la diminution de la qualité de ces surfaces restantes. Pour les espèces amphihalines (anadromes, catadromes, amphidromes), qui utilisent principalement l'estuaire comme un passage, le problème majeur qu'elles rencontrent est celui de la connectivité amont/aval en se heurtant surtout à des barrières à la fois physiques et chimiques (zones hypoxiques à traverser). Enfin, pour les espèces estuariennes résidentes, qui effectuent des migrations journalières en fonction de la marée, la connectivité et l'accessibilité des habitats dans la dimension latérale sont fondamentales pour qu'elles puissent se réfugier et s'alimenter plusieurs fois par jour.

6.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION

Face à la perte et à la dégradation des habitats essentiels au cycle de vie des organismes estuariens, les préoccupations et les problématiques écologiques sont nombreuses et diverses selon les espèces considérées et leur stade de vie. Ces problématiques se traduisent en questions de restauration qui se situent sur tout un gradient telles que : « augmenter la surface des habitats ? », « améliorer localement la qualité des habitats résiduels ? », « améliorer la qualité globale de l'eau ? », « améliorer la connectivité entre les habitats existants et leur accessibilité ? », etc.

Ces questions, totalement légitimes, se posent surtout pour les organismes estuariens mobiles avec par ordre d'importance dans la littérature ; les poissons, les oiseaux, les invertébrés, et dans une moindre mesure pour les organismes immobiles (la végétation aquatique submergée et la végétation des marais). Parmi les modèles présentés dans la partie 6.3., la plupart ont été développés puis appliqués à des problématiques concernant les poissons, c'est pourquoi nous développerons davantage sur ce taxon.

Pour les poissons, les habitats estuariens jouent des rôles différents dans l'accomplissement des fonctions écologiques, selon les espèces considérées (marines, transitant par le milieu estuarien ou estuariennes) et selon le stade du cycle de vie (migrations journalières par exemple). La perte des surfaces intertidales, de leur hétérogénéité, leur connectivité et la diminution de la qualité des surfaces restantes ont notamment pour effet de réduire les tailles de populations, les dynamiques et les aires de certaines espèces de poissons, marines, résidentes et migratrices, dont certaines sont commercialisées (Beck *et al.*, 2001 ; Elliott et Hemingway, 2008). Les questions posées ci-dessus ont donc plus ou moins d'importance selon l'espèce considérée et son stade (requis pour une espèce en particulier et dans le temps).

Pour les espèces marines dont les larves atteignent l'estuaire et dont les juvéniles utilisent les habitats estuariens comme nourricerie, la diminution de la quantité de surfaces et la mauvaise qualité des surfaces restantes pose un problème. Les altérations multiples peuvent avoir des conséquences possibles à une très grande échelle allant jusqu'à des altérations des stocks de populations d'espèces marines (Beck *et al.*, 2001 ; Fodrie et Levin, 2008 ; Vasconcelos *et al.*, 2011, van de Wolfshaar *et al.*, 2011).

Pour les espèces estuariennes, l'altération de la mosaïque des habitats pose un problème pour l'accomplissement des fonctions d'alimentation, refuge/repos, transit et ce, à différents moments de la journée et en fonction de la marée (migrations journalières). Pour ces espèces, l'habitat doit « être au bon endroit au bon moment » pour qu'elles puissent l'utiliser. Cela implique donc que la connectivité entre les habitats et entre les habitats et le chenal est maintenue pour garantir l'accessibilité.

Pour les espèces amphihalines de passage (migrations saisonnières), la connectivité entre le chenal et les habitats latéraux est moins problématique étant donné que certains stades critiques de leur cycle de vie se jouent à l'amont du fleuve ou en milieu marin.

Néanmoins en toile de fond, la question de la qualité globale de l'eau est fondamentale, le premier impact direct sur la survie des poissons étant le déficit en oxygène. La qualité locale de l'habitat est aussi importante dans le sens où, outre l'oxygène, elle est directement dépendante de la ressource trophique. Lorsqu'on restaure des habitats qui sont censés soutenir des fonctions vitales, l'identification des conditions qui définissent les requis des espèces est indispensable pour s'assurer à minima d'une qualité qui en fera un habitat efficacement utilisé. Cela peut paraître évident mais le plus souvent la condition bioénergétique des organismes qui doivent utiliser ces habitats est négligée, comme en témoignent les nombreuses évaluations portant sur les attributs structurels et non pas fonctionnels (voir Capderrey *et al.*, 2016). Choisir la meilleure action (« augmenter la surface des habitats ? », « améliorer localement la qualité des habitats résiduels ? », « améliorer la qualité globale de l'eau ? », « améliorer la connectivité entre les habitats existants et leur accessibilité ? ») est par conséquent chose délicate. Être capable de mobiliser les outils qui vont permettre de connaître les réponses des espèces (en termes d'abondance, de présence, de condition corporelle etc.) à la modulation des variables environnementales de l'habitat est un avantage certain.

6.3. OUTILS HABITATS-ESPÈCES

Les modèles présentés dans cette section ont tous pour but d'établir des relations entre la réponse biologique des espèces et les facteurs environnementaux. Ils ont été employés pour simuler des améliorations dans les effectifs, cibler des espèces candidates à la restauration et proposer des leviers dont on sait qu'ils entraîneront une bonne réponse biologique. Ces outils vont de relations linéaires « simples » à des modèles plus complexes qui travaillent en trois dimensions en utilisant les forçages environnementaux. C'est notamment ce qui permet de faire le couplage entre des modèles d'analyse spatiale de la connectivité et des modèles hydrodynamiques qui permettent de prendre en compte l'aspect dynamique spatial et temporel de la marée. L'ensemble des modèles utilisés peuvent être couplés à un système d'informations géographique (SIG) pour projeter visuellement les résultats des modèles et constituer des interfaces utiles pour la gestion. Nous proposons une vision générale des approches les plus couramment employées pour prédire la réponse biologique aux conditions environnementales et par conséquent à la modification de ces conditions environnementales.

6.3.1. Approche « statique » : modèles et indices d'habitat favorable

Actuellement, il existe de nombreuses approches de modélisation prédictive de la distribution spatiale des espèces (soit à l'échelle de l'espèce, soit à l'échelle de la population, soit à l'échelle d'une phase du cycle de vie). Les méthodes présentées dans cette section permettent de fournir une estimation numérique de la réponse biologique des espèces (soit en terme d'abondance, de probabilité de présence, de ratio de qualité écologique, voire de variable physiologique). Il existe plusieurs techniques statistiques de modélisation pour prédire la distribution des espèces. Le premier critère qui détermine le choix d'un modèle d'habitat plutôt qu'un autre est celui de la donnée disponible (selon qu'on dispose de données de présence/absence ou de densité/abondances).

Modèles d'habitat favorable statistiques

Le champ des modèles développés pour décrire et prédire la distribution des habitats à partir des **données de densité/abondance et de présence/absence** est vaste et grandissant. Elles ne seront pas toutes présentées. Nous nous focaliserons sur celles qui ont été appliquées (dans le cadre de notre analyse) à des problématiques du milieu estuarien. Parmi ces modèles :

- les régressions multiples ordinaires, les modèles linéaires et les **modèles linéaires généralisés** (*Generalized Linear Models*, GLM) sont largement utilisés pour modéliser la distribution des espèces ([Vasconcelos et al., 2013](#) ; [Le Pape et al., 2014](#)) et utilisent des données de densité/abondance ;
- les **modèles additifs généralisés** (*Generalized Additive Models*, GAM) qui sont des extensions non paramétriques des GLM utilisant des fonctions de lissage non linéaires. Ils possèdent la même structure, excepté que certains prédicteurs peuvent être modélisés non paramétriquement en plus des termes linéaires et polynomiaux. En d'autres termes cela permet d'obtenir des courbes de réponses qui sont entièrement déterminées par les données. Ils requièrent des jeux de données un peu plus extensifs mais permettent de décrire des réponses non linéaires et un peu plus complexes aux descripteurs de l'habitat ([Le Pape et al., 2007](#) ; [Vasconcelos et al., 2010](#) ; [Zucchetta et al., 2010](#)). Ils peuvent travailler sur la base de données présence / absence, c'est par exemple ce qu'on fait [Zucchetta et al., 2010](#). Dans une étude menée sur la lagune de Venise, les auteurs ont établi des relations entre la présence/absence des juvéniles de soles et différentes variables environnementales grâce à des modèles additifs généralisés (Figure 35).

Cela a permis d'identifier les descripteurs de l'environnement les plus pertinents (turbidité, salinité et contenu sableux) qui rentrent en compte dans la probabilité de présence de juvéniles de soles. Les auteurs ont ensuite importé le modèle dans un Système d'Information Géographique (SIG) pour obtenir des cartes de distribution prédictive de l'espèce ;

- les **modèles boostés généralisés** (*Generalized Boosted Models*, GBM), (Elith *et al.*, 2008) sont des méthodes basées sur la construction de multiples modèles simples (par exemple, régression, arbres de décision, ...) combinés en un algorithme d'optimisation (*i.e.* « boosting ») permettant d'accroître le pouvoir de prédiction (Froeschke *et Froeschke*, 2011 ; Radinger *et al.*, 2015). Parmi eux, les modèles d'arbres de régression boostés ou *Boosted Regression Trees* (BRT) combinent les principes des arbres de régression ou de classification avec une technique de « Machine Learning ». Cette technique permet d'optimiser les performances de prédiction en combinant les réponses d'une large série de modèles relativement simples plutôt qu'en se basant uniquement sur les prédictions d'un seul arbre. L'idée de base est de se dire qu'il est plus facile de trouver et moyenner plusieurs règles grossières plutôt que de chercher à avoir une seule règle de prédiction de haute précision. Un avantage des techniques de « Machine Learning » est lié au fait que le modèle se construit à partir des données, sans a priori sur les relations unissant les variables réponses et les variables prédictives (par exemple, linéarité, interactions). NB : les arbres de régression et de classification (Classification Tree Analysis, CTA) sont des méthodes de classification non paramétriques.

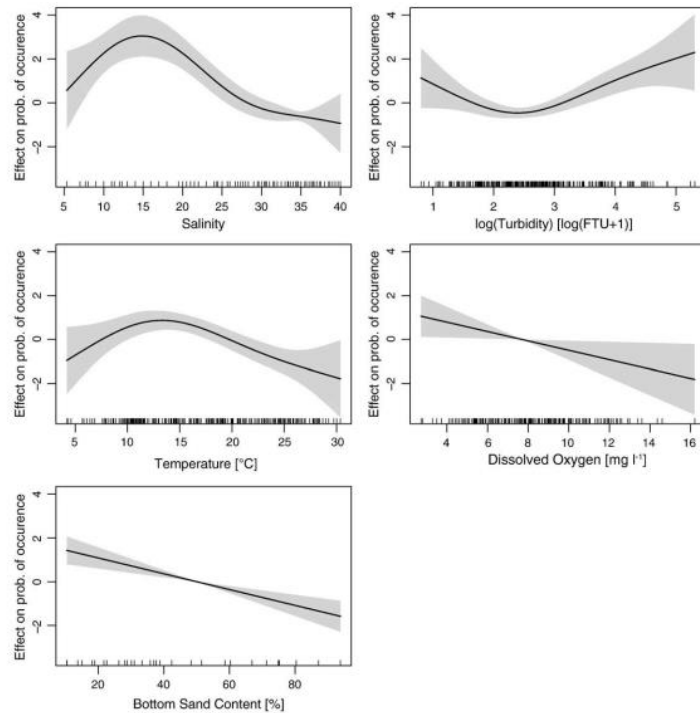


Figure 35 : Effets des variables environnementales sur la probabilité de présence des juvéniles de soles, mesurés comme la contribution sur les termes linéaires du modèle. Les bandes grisées indiquent les intervalles de confiance à 95 %. Les marques sur l'axe des x montrent les observations le long de l'étendue de la gamme des variables. (Schéma de Zucchetta *et al.*, 2010).

Dans une étude menée sur une dizaine d'estuaires du Golfe du Mexique, Froeschke *et Froeschke* (2011) ont utilisé les BRTs pour établir les relations entre les prédicteurs environnementaux et la distribution de juvéniles de truites de mer. Les variables environnementales pertinentes sélectionnées pour expliquer leur distribution sont le mois, l'année, la distance à l'ouverture sur la mer, l'oxygène dissous, la turbidité, la température, la salinité, la profondeur. Les individus ont été échantillonnés mensuellement et les données biologiques retenues concernent les abondances et les fréquences de tailles. Après avoir évalué les performances du modèle, les auteurs ont pu déterminer les contributions relatives des variables prédictives de la présence/absence des juvéniles et ont projeté ces résultats sur des maillages spatiaux. Les résultats obtenus grâce à l'utilisation des BRT montrent que la probabilité de capture augmente mensuellement de mai à octobre avec un déclin en novembre (Figure 36).

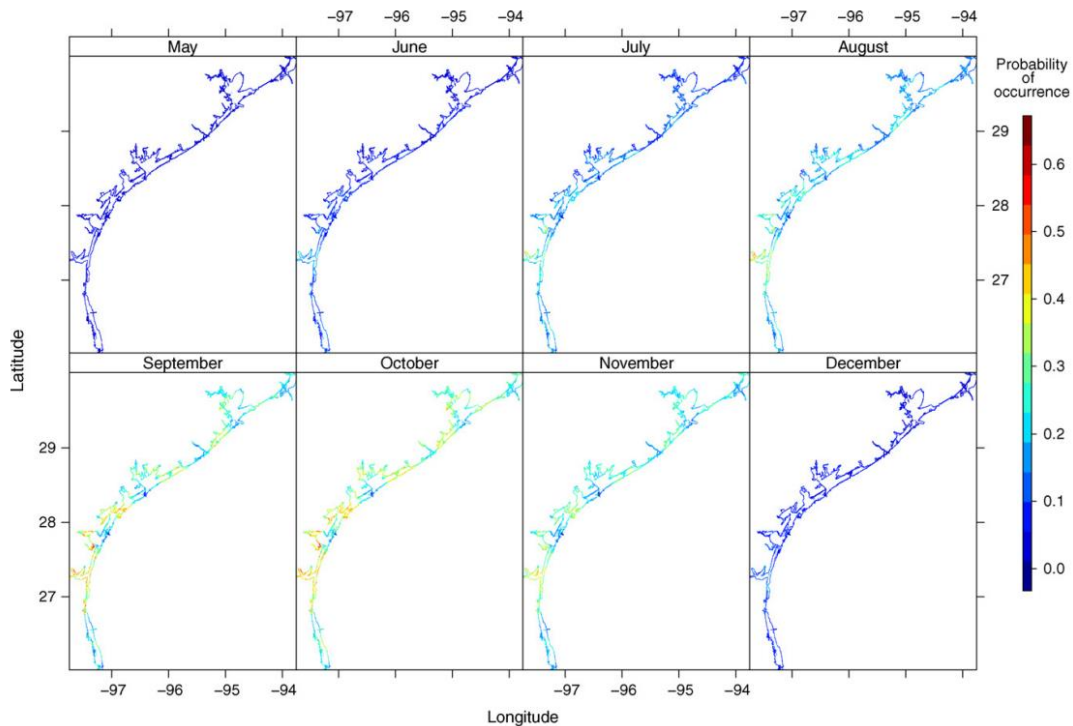


Figure 36 : Cartes de probabilité d'occurrence des juvéniles de truite de mer (*Cynoscion nebulosus*) prédite par le modèle BRT (Boosted Regression Trees) pour chaque mois, de mai à décembre. La zone représentée correspond aux 10 estuaires étudiés sur le Golfe du Mexique. (Schéma de Froeschke et Froeschke, 2011).

Indices d'habitat favorable (HSI, « Habitat Suitability Index ») et cartographie

Généralement, la modélisation d'habitat passe le plus souvent par la prédiction de la distribution des espèces basée sur les relations environnement-espèces. A l'aide des systèmes d'information géographique (SIG), la modélisation d'habitat représente un outil de support décisionnel très utilisé pour formaliser des mesures de gestion.

La production de la cartographie des habitats favorables consiste à choisir, parmi de nombreuses approches statistiques existantes, une méthode permettant de construire des modèles solides d'adéquation des habitats, qui relie la répartition spatiale de la présence ou de la densité des espèces à des descripteurs pertinents de l'environnement. Lorsque ces descripteurs sont connus de manière exhaustive (c'est-à-dire que des cartes sont disponibles pour chacun d'entre eux), les prédictions géo-référencées issues de ces modèles peuvent être importées dans un système d'information géographique (SIG) afin d'identifier de manière quantitative et de caractériser les sites clés pour les espèces considérées.

Développer des cartes quantitatives pour la distribution des espèces en se basant sur les descripteurs de l'environnement requiert plusieurs étapes (Le Pape *et al.*, 2014). La première étape consiste à identifier les espèces d'intérêt. La seconde doit permettre d'ajuster et évaluer des modèles d'habitat favorable pour relier les espèces ou leur distribution aux facteurs environnementaux. La troisième étape permet d'utiliser les indices d'habitat favorable (HSI) fournis par les sorties du modèle pour créer des cartes de distribution dans un SIG pour enfin combiner ces cartes dans le but d'orienter les décisions de restauration.

Les approches HSI sont majoritairement utilisées pour les espèces mobiles. Pour de nombreuses espèces végétales faisant l'objet de restauration (lits de végétation aquatique

submergée comme les zostères ou les espèces des habitats intertidaux comme les spartines), des indices PTSI (Preliminary Transplant Suitability Index) sont couramment développés (de Jonge *et al.*, 2000 ; van Katwijk *et al.*, 2000 ; Short *et al.*, 2002 ; Barnes *et al.*, 2007 ; Leschen *et al.*, 2010 ; Tanner *et al.*, 2010 ; Lillebo *et al.*, 2012, Valle *et al.*, 2015).

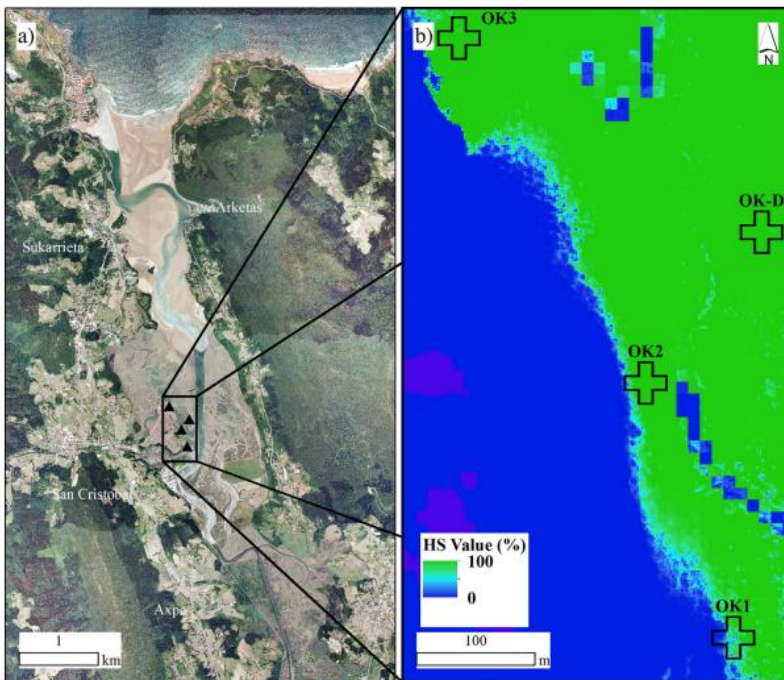


Figure 37 : À gauche : carte de l'estuaire de l'Oka (Pays Basque). Les triangles noirs indiquent les sites donneurs et de transplantation. À droite, carte des habitats favorables établie sur la base de GAM. Zoom fait sur les sites de transplantation (OK 1, 2, 3) et site donneur (OK D). Valle *et al.*, 2015.

Par exemple, dans l'étude menée par Valle *et al.*, 2015 sur plusieurs estuaires du Pays Basque, les auteurs ont cherché à développer une cartographie prédictive basée sur un modèle additif généralisé pour identifier les sites les plus favorables à la transplantation (et au maintien) de *Zostera nottii*. Le GAM développé incluait les variables topographiques, sédimentologiques et hydrographiques dont on sait qu'elles influencent la distribution de *Z. nottii*. Les auteurs ont retenu ce modèle étant donné sa précision à expliquer la distribution de *Z. nottii* dans les estuaires (au moins 97 % de variance expliquée), (Figure 37). Ce type d'approche présente un intérêt très important dans des contextes de restauration de

végétation aquatique submergée où les mesures visent souvent à aller récupérer des individus dans des lits donneurs et à les transplanter dans les sites à restaurer. Employer une telle cartographie prédictive permet de minimiser les sources d'échec et évite de retourner prélever des individus dans les lits donneurs et permet de mieux les protéger.

Estimer la probabilité d'occurrence : la méthode MaxEnt (Maximum Entropy)

Les méthodes basées sur les régressions ont généralement un bon pouvoir prédictif (Elith *et al.*, 2006 ; Elith *et al.*, 2008), parmi elles, les GLM, GAM, BRT (précédemment vues qui reposent sur des données abondance/densité). Lorsque ce type de donnée n'est pas disponible ou accessible pour plusieurs raisons (design d'échantillonnage, difficultés de capture de l'espèce, etc.), l'approche MaxEnt (Maximum Entropy, Philipps *et al.*, 2006 ; Phillips *et Dudlik*, 2008) est une bonne alternative. MaxEnt donne une estimation relative de la distribution spatiale, donc de la probabilité d'occurrence (de présence) en se basant sur des **données de présence et sur les caractéristiques des milieux (descripteurs)**. Pour aller plus loin dans la description, Maxent estime la probabilité d'occurrence relative, c'est-à-dire qu'il permet d'effectuer des comparaisons entre sites. Autrement dit, une probabilité d'occurrence de 0,95 ne signifie pas nécessairement que l'espèce sera retrouvée à 95 % de chances mais qu'on a des probabilités très fortes de la retrouver par rapport à un site où les probabilités sont plus faibles (par ex., 0,25).

Nota bene : les approches GLM, GAM et GBM (dont BRT) peuvent aussi être développées avec des données de présence. Un exemple de l'application de Maxent est présenté comme exemple d'approche couplée avec un modèle hydrodynamique (Elaßer *et al.*, 2013).

Identifier les variables pertinentes pour prioriser les actions de restauration

C'est notamment l'approche proposée par [Teichert et al. \(2016\)](#) qui, dans un cadre de travail pressions-impacts, ont cherché à évaluer l'effet de plusieurs types de stressseurs d'origine anthropiques sur la réponse écologique des poissons (combinaison de plusieurs métriques en un EQR : ratio de qualité écologique). Les auteurs ont réalisé des simulations d'atténuation de pressions pour caractériser les réponses biologiques et identifier les meilleures pistes d'amélioration de la qualité écologique. Ils ont modélisé les évaluations écologiques (EQR)

issues des indicateurs poissons de la DCE en fonction de 16 différents stressseurs opérant à l'échelle des estuaires européens ; (1) degré d'anthropisation du trait de côte, (2) intensité de développement des marinas, (3) dragages d'entretien et zones de dépôts, (4) dragages d'entretien et quantités déposées, (5) aquaculture, (6) pêche, (7) modifications des régimes hydrographiques, (8) interférence de ces modifications avec les voies de migration des poissons, (9) perte des zones intertidales, (10) eutrophication, (11) affaiblissement des teneurs temporelles en oxygène, (12) affaiblissement des teneurs spatiales en oxygène, (13) intensité de développement portuaire, (14) qualité chimique de l'eau, (15) qualité biologique de l'eau, (16) pollutions de l'eau.

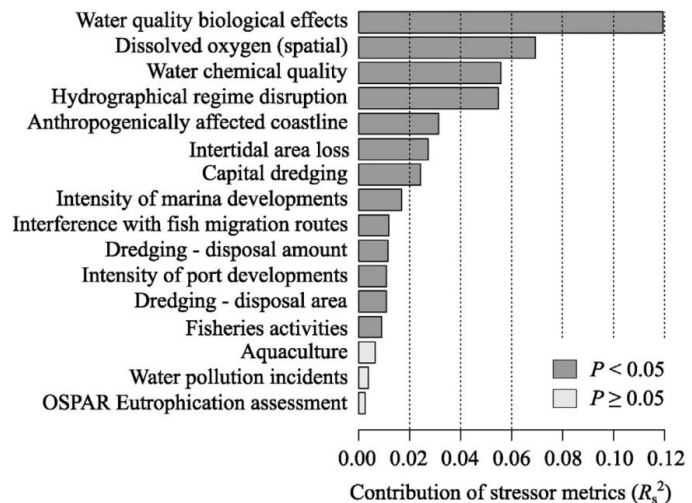


Figure 38 : Contribution des différentes catégories de stressseurs dans la prédiction de la réponse biologique (statut écologique des poissons, EQR) (Schéma de Teichert et al., 2016).

Pour modéliser la réponse des EQR selon les effets des stressseurs (qui, pour ajouter à la difficulté de l'exercice, peuvent le plus souvent être combinés, voir paragraphe ci-après), les auteurs ont employé une analyse basée sur les Random Forest Analysis¹⁰ (package R, « randomForestSRC », [Ishwaran et Kogalur, 2014](#)). Cette méthode permet de générer un grand nombre d'arbres de décisions pour construire une valeur médiane de l'EQR en utilisant les différents stressseurs comme prédicteurs. Le grand nombre d'arbres ainsi générés permet de s'assurer que chaque stressseur a une chance d'être inclus dans les prédictions. L'importance relative des stressseurs est ensuite estimée par des méthodes de permutations qui fournissent une valeur R²_s (contribution des stressseurs à la précision du modèle) (Figure 38). Enfin, les auteurs ont à nouveau utilisé un modèle Random Forest pour tester des scénarios de restauration pour les différentes catégories de stressseurs, en prenant en compte les effets d'interactions qui peuvent exister entre les différents stressseurs c'est-à-dire :

¹⁰ NB : Random Forest Analysis, ou forêts d'arbres décisionnels, sont des méthodes basées sur la construction d'un très grand nombre d'arbres de classification de façon aléatoire (tirage aléatoire des observations et des prédicteurs), avant d'être agrégés par moyenne). Les arbres de décision sont une catégorie d'arbres utilisée dans l'exploration de données et en statistique décisionnelle. Ils emploient une représentation hiérarchique de la structure des données sous forme des séquences de décisions (tests) en vue de la prédiction d'un résultat ou d'une classe. Chaque individu (ou observation), qui doit être attribué(e) à une classe est décrit(e) par un ensemble de variables qui sont testées dans les nœuds de l'arbre. Les tests s'effectuent dans les nœuds internes et les décisions sont prises dans les nœuds.

- des effets **additifs** : c'est-à-dire que la somme des stresseurs est égale à la somme de leurs effets individuels ;
- des effets **synergiques** : c'est-à-dire que l'effet combiné des stresseurs est plus grand que celui de leurs effets individuels additionnés ;
- des effets **antagonistes** : c'est-à-dire que l'effet combiné des stresseurs est moindre que celui de leurs effets individuels additionnés.

Les auteurs ont observé des effets additifs pour au moins 14 couples de catégories de stresseurs parmi les 28 combinaisons possibles (Figure 39). Les résultats obtenus à l'issue de cette dernière modélisation permettent de montrer que l'interaction la plus commune parmi tous les stresseurs est l'antagonisme. Le dragage, la diminution en oxygène et les modifications des régimes hydrologiques sont fréquemment impliqués dans les interactions non additives alors que les autres catégories de stresseurs sont fréquemment impliquées dans les effets additifs. De fortes interactions antagonistes sont donc observées entre les modifications des régimes hydrologiques et l'urbanisation et entre la pollution de l'eau et le déficit en oxygène. Les bénéfices potentiels les plus importants proviendraient donc de l'amélioration de la qualité de l'eau et de la teneur en oxygène (ce qui est à la fois prédit par les approches individuelles et combinées).

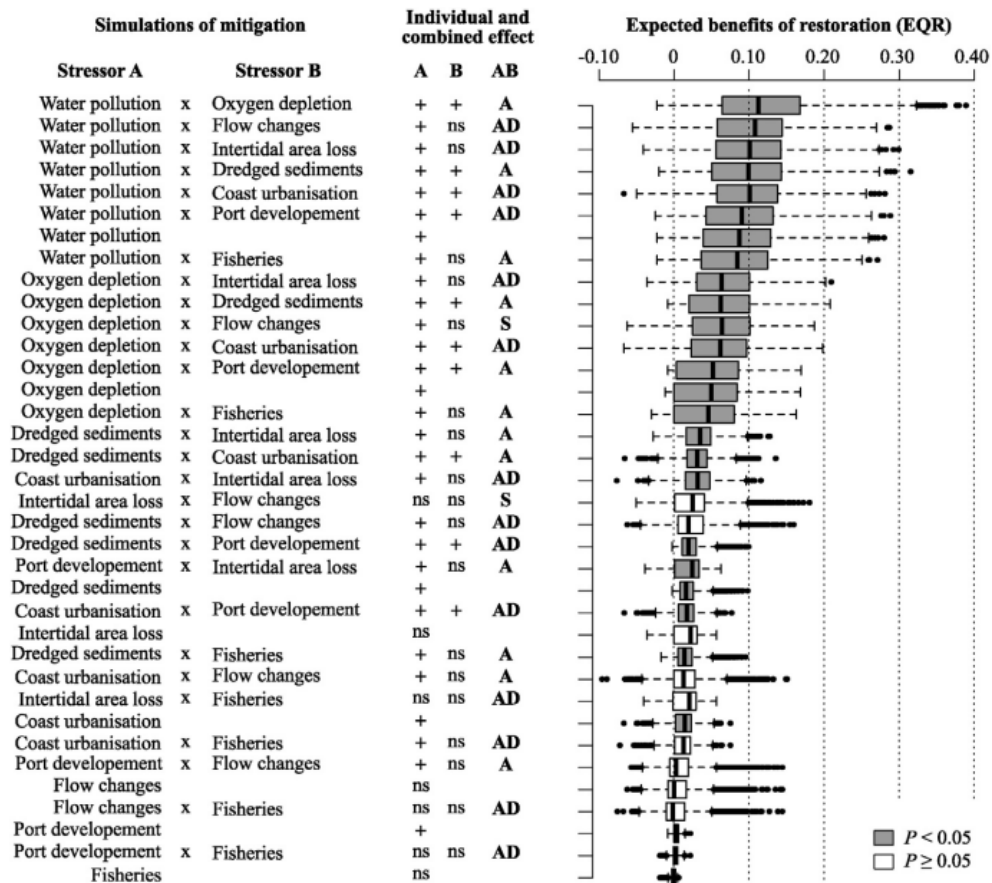


Figure 39 : Boxplots représentant les bénéfices de la restauration prédits (bénéfices attendus sur la variable biologique de qualité écologique ou EQR : Ecological Quality Ratio) pour chaque action individuelle et combinée de diminution des stresseurs. L'effet individuel de la restauration est présenté pour chaque catégorie de stresseurs (« + » effet positif ; « ns » effet non significatif ». Le type d'effet combiné des stresseurs est indiqué par « AD » : effet additif, « A » : effet antagoniste, « S » : effet synergique) (Schéma issu de Teichert et al., 2016).

Les stressés sont multiples en milieu estuarien et leurs effets difficiles à évaluer. Ceux-ci peuvent avoir des effets combinés (additifs, antagonistes ou synergiques) sur les organismes, les populations et les communautés (Crain *et al.*, 2008 ; Noges *et al.*, 2016). Dans ce contexte compliqué, pouvoir identifier les meilleurs leviers d'amélioration est particulièrement intéressant. Cette approche donne des informations sur le sens de variation des réponses biologiques, et représente donc un appui certain pour la restauration. L'approche n'est pas une méthode pour modéliser un « retour à l'état initial » des réponses biologiques mais elle est importante pour identifier les forçages les plus importants voire identifier l'ordre dans lequel agir. Ce type d'approche est particulièrement intéressant en termes de conservation pour permettre d'identifier des valeurs seuils de pressions à ne pas dépasser. L'approche peut être adaptée à d'autres variables réponses que celles des EQR.

Sur la même base de réflexion, Archambault *et al.*, 2015 ont développé une approche permettant de quantifier l'influence relative des menaces pesant sur les différents stades de vie des populations de sole commune en Manche (stades d'éclosion, de larve, de survie) telles que la diminution de la qualité et de la surface des habitats, les disruptions hydrographiques ou encore la pêche. Ils ont ainsi construit un modèle Bayésien hiérarchique structuré dans l'espace qui intègre pleinement les composantes d'âge et de stade de cycle de vie de l'espèce.

Pour cela, les auteurs ont dû se baser dans un premier temps sur la structure des populations existantes en Manche. En effet, il existe trois sous-populations sont distribuées en Manche dont les individus ne proviennent pas tous des mêmes nourriceries (Riou *et al.*, 2001). Ainsi, 5 nourriceries principales ont été identifiées (Baie des Veys, Baie de Seine, Baie de Somme, Baie du Rye (Angleterre) et côte est de l'Angleterre). En s'appuyant sur des jeux de données conséquents, les auteurs ont pu construire un modèle complexe de cycle de vie (ci-après) en décrivant les processus qui structurent chaque étape. Ils ont ensuite simulé les effets de plusieurs scénarios (ci-après) sur ces étapes pour quantifier les effets de différents stressés (disruptions hydrographiques, perte de quantité/qualité d'habitat et pêche) et de leurs interactions sur le renouveau des populations.

Un des résultats issus de la simulation montre notamment que la restauration de surface et de qualité d'habitat nourricerie de la Seine a un impact important sur la biomasse de reproduction (6/) d'une des trois sous-populations de la Manche (Figure 40).

Néanmoins les résultats issus d'une telle modélisation montrent que la pêche reste la principale pression entraînant les diminutions dans les effectifs des populations et permettent d'identifier quantitativement des seuils de pêche. Fixer la mortalité à un rendement durable (ICES, 2013) permettrait de doubler la biomasse et d'augmenter les prises de 33 % à l'échelle de la Manche.

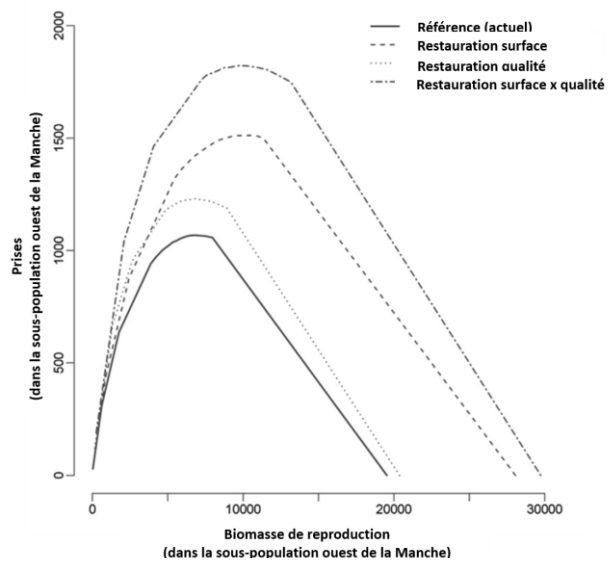


Figure 40 : Effet des différents scénarios de restauration d'habitat de l'estuaire de la Seine sur les prises (y) et sur la biomasse des reproducteurs (x) pour la sous-population ouest de la Manche. (Modifié d'après Archambault *et al.*, 2015).

Description des étapes du cycle de vie :

- 1 - le transport des œufs et larves atteignant un des secteurs de nourricerie ;
- 2 - l'installation des larves dans les nourriceries jusqu'à la fin de l'âge 0 (prise en compte de la capacité d'accueil de la nourricerie en termes de surface) ;
- 3 - le taux de mortalité des juvéniles d'âge 0 et des juvéniles d'âge 1 ;
- 4 - le départ des nourriceries des poissons d'âge 2 vers un des trois stocks principaux de la Manche ;
- 5 - la population adulte répartie en trois stocks (les classes d'âge qui la composent, les prises de pêche par âge)
- 6 - la biomasse de reproduction (d'âge 2 à 15) dans laquelle les sous-populations contribuent annuellement aux pools d'œufs.

Scénarios :

- 1 - simuler à l'horizon 200 ans, les modifications hydrographiques dues au changement climatique qui devraient influencer à terme le transport des œufs et des larves ;
- 2 - simuler trois cas de restauration d'habitat nourricerie sur l'estuaire de la Seine (car le plus dégradé) considérant une augmentation des surfaces (comme au XIXème siècle), une augmentation de surface couplée à une amélioration de leur qualité et une restauration immédiate et irréaliste de la surface et de la qualité des habitats ;
- 3 - simuler la pression de pêche (en appliquant différents taux de mortalité).

Modèles individu-centré

Les modèles individu-centré représentent le cycle de vie des individus de façon discrète à l'intérieur d'une population et leurs cycles de vie. Outre le domaine de la recherche fondamentale, les modèles individus centrés ont été employés dans des contextes de restauration et de gestion ; par exemple, programme de restauration des Everglades ([De Angelis et al., 1998](#)), problématiques de pêche ([Rose 2000](#)). En contexte de restauration strictement estuarienne, les modèles individu-centrés ont surtout été appliqués pour prédire les changements dans les habitats sur la physiologie et le comportement des oiseaux marins, échassiers ([Durell et al., 2005](#) ; [Durell et al., 2006](#) ; [Stillman et al., 2005](#) ; [Kaiser et al., 2005](#) ; [Stillman et al., 2008](#) ; [West et al., 2011](#) ; [Mander et al., 2013](#) ; [Stillman et al., 2016](#)).

Le modèle individu-centré, MORPH ([Stillman et al., 2008](#)) prédit comment les changements environnementaux (perte d'habitat, perturbations d'origine anthropique, changement climatique et changements dans les tailles de population) affectent le comportement de recherche de nourriture (ou « foraging ») des oiseaux d'une population. MORPH se base sur les suppositions que les individus se comportent dans le but de maximiser leur fitness, mais que celle-ci n'est pas toujours positivement corrélée aux chances de survie et de reproduction (décisions sous-optimales de la part des oiseaux). MORPH permet de décrire la physiologie, le comportement de recherche de nourriture et la distribution et l'abondance des ressources. Le modèle (disponible sous interface graphique) permet de simuler des processus tels que :

- des changements dans la ressource causés par la consommation ou d'autres facteurs ;
- des changements dans la densité des composants de la ressource ;
- l'immigration ;
- l'émigration ;

- la prise alimentaire de l'oiseau (le transfert de la ressource vers l'oiseau lors de la consommation) ;
- la physiologie de l'oiseau (changements dans les réserves de l'oiseau reflétant l'équilibre entre la consommation et le métabolisme) ;
- la mortalité de l'oiseau.

Le modèle MORPH a par exemple, été utilisé sur l'estuaire de la Seine par [Durell et al., \(2005\)](#) pour explorer les effets de l'extension de Port 2000 et les effets des mesures de compensation proposées sur la mortalité et la condition corporelles de trois espèces d'oiseaux. L'emploi de ce modèle a notamment permis de montrer qu'une diminution de 20 % de l'aire des vasières dans la zone concernée a des effets potentiellement délétères sur la condition corporelle et sur la mortalité, selon l'espèce considérée. [Kaiser et al., \(2005\)](#) ont utilisé MORPH pour prédire les effets d'un projet d'éoliennes offshore sur le taux de mortalité d'une espèce d'oiseau. Le modèle a permis de mettre en évidence une forte diminution de la survie si l'intégralité du projet est mise en place, mais aussi d'identifier la combinaison d'éoliennes qui aurait le plus faible effet sur l'espèce.

Bien que les applications de MORPH ont généralement été restreintes aux oiseaux estuariens et côtiers, le modèle peut être étendu à d'autres systèmes et espèces qui recherchent de la nourriture (c'est-à-dire montrant un comportement de foraging). Pour être applicable, les paramètres clés à mesurer sont (1) la distribution de la ressource et les changements saisonniers dans sa qualité et sa répartition, (2) le taux auquel les individus en recherche sont capable de consommer la nourriture compte tenu de l'abondance de la ressource et des autres compétiteurs, (3) la quantité journalière de nourriture dont l'individu en recherche a besoin pour ne pas mourir, (4) la distribution et les changements saisonniers dans les autres facteurs qui peuvent influencer le comportement de recherche et la survie. A noter par exemple, qu'une récente extension en rivière de la base de MORPH ; FishMORPH ([Phang et al., 2016](#)) a permis de prédire la croissance de poissons (truite de mer) et leur distribution en réponse à différents régimes de débits en rivière.

6.3.2. Approche dynamique : prédire la probabilité d'atteindre les habitats favorables

Les modèles de connectivité couplés à l'hydrodynamique

L'approche de modélisation « moindre coût » via le modèle/logiciel Anaqualand

L'agencement spatial des habitats au sein de paysage et leur connectivité (structurelle et fonctionnelle) sont les aspects fondamentaux à prendre en compte pour quantifier la structure spatiale des habitats et prédire les réponses à la restauration. Le modèle et programme d'analyse de la connectivité en cours d'eau Anaqualand ([Le Pichon et al., 2006](#) ; [Roy et Le Pichon, 2017](#)) a été développé en milieu fluvial pour proposer un outil d'analyse spatiale mobilisable face à la restauration. L'outil final est une cartographie spatiale des habitats basée sur un SIG représentant les habitats les plus à même d'être atteints compte tenu des requis de l'espèce et de ses potentialités de dispersion.

Encart n° 6 : le fonctionnement d'Anaqualand

<https://www6.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Outils-informatiques/Anaqualand>

Le Pichon *et al.*, 2006

Intégration de la connectivité :

La modèle Anaqualand a été développé pour intégrer la connectivité des paysages aquatiques est définissable selon ses deux composantes ; structurelle et fonctionnelle.

(1) La connectivité structurelle dépend de la forme, de la taille et de la position relative des éléments dans le paysage. Elle est estimée par la distance hydrographique entre deux points (à la place de la distance euclidienne qui n'a pas de réalité pour les espèces qui ne se déplacent qu'en milieu aquatique).

(2) La connectivité fonctionnelle décrit le paysage en intégrant les coûts de dispersion pour une espèce et un stade donnés en lien avec les spécificités de comportement, la capacité de dispersion et les risques de mortalité (Adriaensen *et al.*, 2003)

Ces deux aspects de la connectivité sont intégrés dans des cartes (rasters) du paysage, où des valeurs de résistance sont attribuées à chaque maille. Les valeurs de résistance entre 0 et 1 reflètent une facilitation de mouvement (par exemple, grâce aux vitesses de courant qui accélèrent la dispersion). Les valeurs >1 correspondent à un ralentissement du mouvement (par exemple, dans le cas de dispersion contre courant). Finalement, les hautes valeurs de résistances caractérisent des barrières au déplacement (qui peuvent être des barrières physiques ou chimiques).

Les cartes de résistance et d'habitats servent de base à la modélisation de moindre coût réalisées par Anaqualand : le logiciel calcule pour chaque maille de la carte la distance fonctionnelle (résistance cumulée minimale ou RCM) pour atteindre la tache d'habitat la plus proche, exprimée en mètres fonctionnels. Les sorties de ce modèle permettent donc d'identifier les taches d'habitats potentiels connectés à des zones d'intérêt ainsi que (en inversant la perspective) d'identifier les zones (non-habitat ou autres types d'habitats) connectées aux taches d'habitats potentiels.

Données nécessaires :

Le logiciel utilise des cartes au format ascii raster, exportées à partir d'un SIG et représentant soit les habitats potentiels, soit la résistance du milieu au déplacement. Ces cartes sont établies sur la base des :

- préférences d'habitats des espèces considérées (voir les approches décrites dans la **partie 6.3.**)
- paramètres environnementaux (hauteurs d'eau, substrats, vitesse du courant ou autres paramètres) sélectionnés selon les spécificités des traits biologiques / comportements liés à la dispersion de l'espèce en question.

Le logiciel est disponible en libre accès (<https://www6.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Outils-informatiques/Anaqualand>). Anaqualand nécessite le système d'exploitation Windows et le logiciel Java.

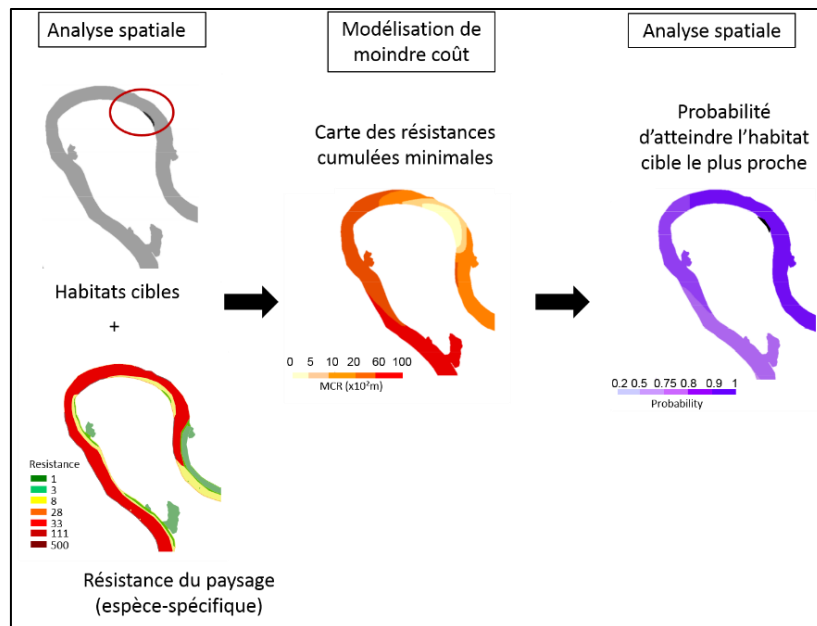


Figure 41 Illustration de la démarche de modélisation effectuée par Anaqualand dans le projet ANACONDHA (Projet Seine-Aval 5). Avec l'autorisation de M. Alp.

Récemment, ce modèle a été étendu et adapté en milieu estuarien ([Projet de recherche Seine-Aval 5, ANACONDHA](#) ; [ANALYSE spatiale de la CONnectivité Des HABitats fonctionnels pour les poissons à l'échelle de l'estuaire, mené par C. Le Pichon et M. Alp, IRSTEA](#)) pour évaluer comment les changements dans la connectivité peuvent affecter l'accessibilité aux habitats (i) de nurserie pour les juvéniles de bar (*Dicentrarchus labrax*) et (ii) aux frayères pour les adultes de truite de mer (*Salmo trutta trutta*). Ce projet avait en effet pour but de tester cette approche de modélisation géomatique de la connectivité fonctionnelle dans le cas de l'estuaire de la Seine et d'explorer le potentiel de cet outil cartographique pour comparer les conditions hydrologiques différentes (plusieurs coefficients de marée et débits) et des scénarios de restauration de la continuité écologique (et pas nécessairement des habitats).

- La première étape du travail concerne la caractérisation des besoins en habitat pour les juvéniles au cours d'une marée (préférences en termes de salinité, vitesses, débits, substrats, hauteurs d'eau). Les habitats concernés sont (i) les habitats de nurserie surtout localisés dans les zones intertidales et utilisés pendant le flot (à substrats vaseux et sableux et à faibles profondeurs) et (ii) les habitats de refuge utilisés pendant le jusant (peu profonds et où les vitesses des courants sont faibles).
- La deuxième étape consiste à préparer les cartes de résistance représentant les dynamiques spatio-temporelles de la distribution d'habitats (liés aux niveaux d'eau et donc aux profondeurs) et de résistance du milieu estuarien à la dispersion principalement influencée par l'émersion et les vitesses de courant. Les données suivantes ont été utilisées dans ce cas d'étude pour produire des cartes d'habitat et de résistance du milieu :
 - un modèle hydrodynamique (en l'occurrence dans cette étude, il s'agit de MARS 3D) qui donne accès aux vitesses des courants, niveaux d'eau) ;
 - un modèle numérique de terrain basé sur des données acquises par Lidar (qui, en combinaison avec les niveaux d'eau permet de cartographier les profondeurs à chaque moment de la marée) ;
 - des données supplémentaires sur les vitesses de courant dans les zones intertidales non couvertes par le modèle hydrodynamique ;
 - des données spatialisées de la distribution des substrats.

- Pour réaliser une modélisation chronologique de l'ensemble du cycle de marée, celui-ci a été divisé en 10 pas de temps basés (1) sur la submersion de digues qui représentent une barrière pour les poissons et (2) l'accessibilité des filandres (un habitat de nurserie essentiel) depuis le chenal principal. Ainsi, pour chaque pas de temps de la marée, une carte de distribution d'habitats et une carte de résistance du milieu aux déplacements peut être produite (Figure 42). La modélisation débute à base mer dans l'embouchure et la connectivité des habitats au prochain pas de temps est réalisée successivement permettant de quantifier la connectivité des habitats à l'échelle de l'estuaire et sur l'ensemble du cycle de la marée. Une gamme des mobilités des juvéniles a ainsi été testée.

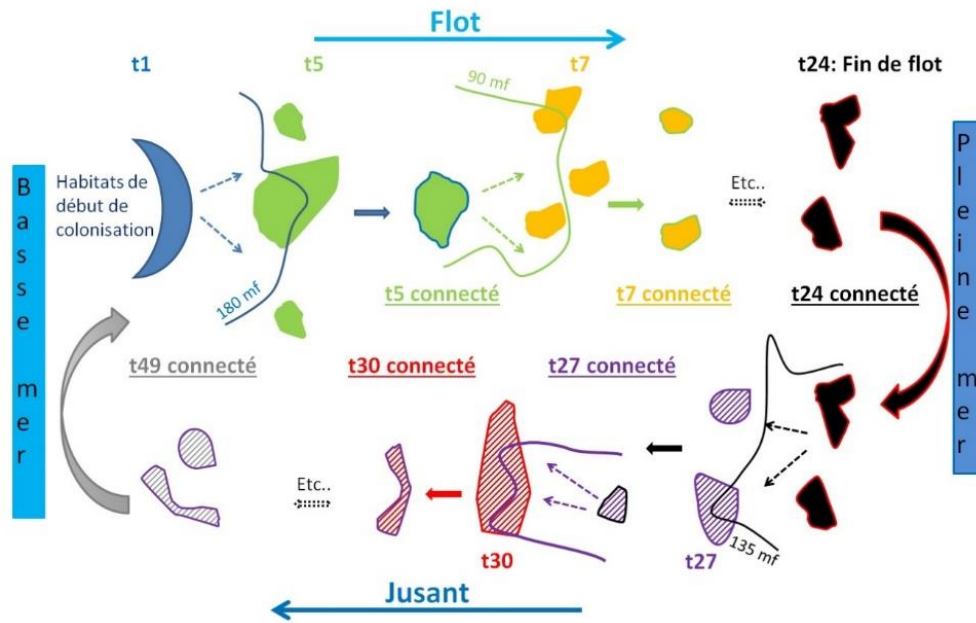


Figure 42 : Schéma de principe de la modélisation chronologique de la connectivité des habitats au cours d'une marée. En plein, les habitats de nurserie, en hachuré les habitats de repos. (Source : Le Pichon & Alp 2018, Rapport GIP SA ANACONDHA).

Le résultat de ces simulations permet de visualiser la disponibilité spatio-temporelle des habitats et la résistance qui peut être associée à leur accessibilité pour les poissons (Figure 43).

L'outil de modélisation géomatique de la connectivité fonctionnelle Anaqualand est un outil dont l'opérationnalité en rivière a été testée (voir encart n° 6 [Le Pichon et al., 2006](#) ; [Roy et Le Pichon, 2017](#)) mais encore au stade expérimental en estuaire. Cependant, les premiers résultats obtenus, pour une espèce nécessitant d'inclure un aspect hydrodynamique tidal, indiquent des potentialités d'utilisation pour la restauration des habitats et de la connectivité.

Son utilisation en estuaire dépend de certains éléments notamment (1) de connaissances suffisantes sur la biologie de l'espèce considérée (poisson ou autre) et sur l'identification des paramètres clés ; (2) de l'accès à des données spatiales de l'hydrodynamisme de l'estuaire (modélisations par pas de temps de la marée) ; (3) de compétences solides en géomatique pour effectuer un travail préliminaire de préparation des cartes pour produire les rasters nécessaires à l'utilisation d'Anaqualand. En fonction de la résolution des cartes, de l'étendue de la zone d'étude et de la puissance informatique utilisée, les temps de calculs peuvent fortement varier et atteindre des temps assez longs. A titre d'exemple, pour le cas du bar, avec une résolution de cartes 5m x 5m et une zone d'étude de 46 km entre l'embouchure (point

kilométrique 367) et le point kilométrique 321, une semaine est nécessaire pour modéliser un scénario du cycle de la marée.

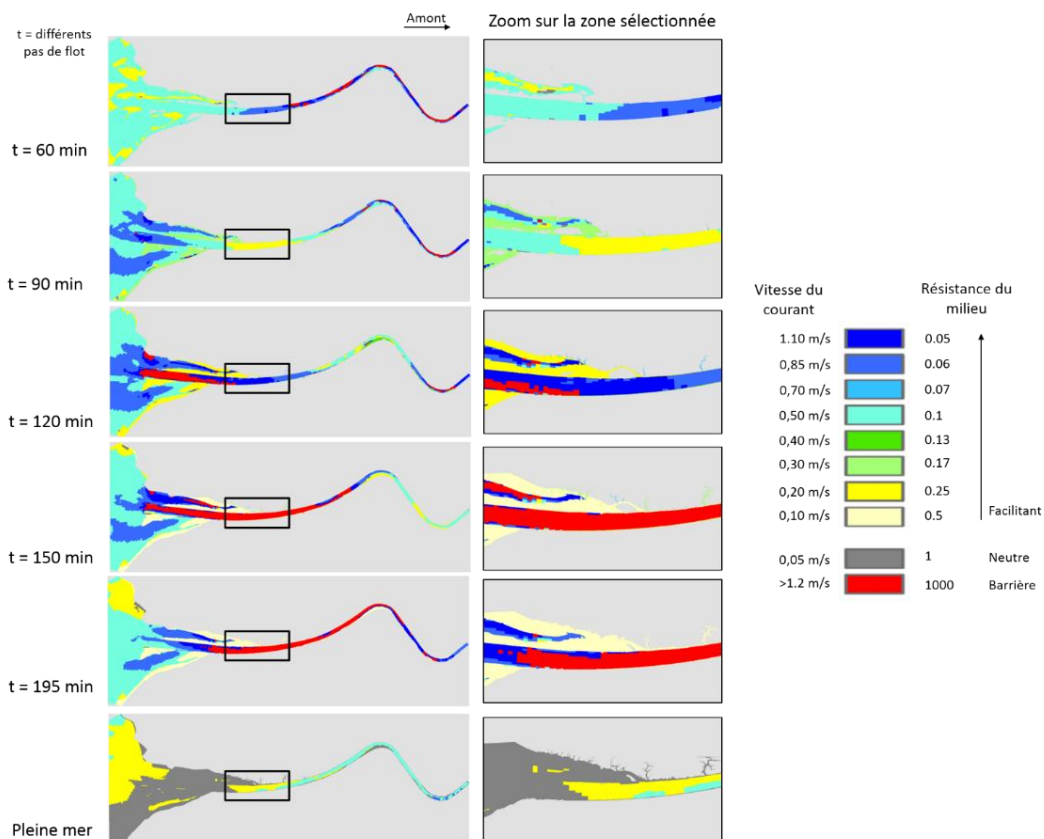


Figure 43 : Disponibilité et résistance associée à l'accessibilité des habitats pour les juvéniles de bar selon le découpage de la marée en différents pas de temps (Source : M. Alp).

Une approche similaire développée dans le cadre du CEERP (Columbia Estuary Ecosystem Restoration Program) par [Coleman et al., \(2015\)](#) permet de prédire et d'évaluer les disponibilités des habitats hydrologiquement connectés dans les estuaires. L'approche repose sur un couplage entre un SIG et un modèle hydrodynamique. Le modèle ainsi créé : ATIIM (« Area Time Inundation Index Model ») a pour vocation d'être un outil d'évaluation rapide de l'opportunité et de la possibilité de restauration d'habitat pour les juvéniles de saumons. Attention toutefois. En l'état, le modèle ne prend en compte aucune donnée biologique, mais sa rapidité et facilité d'utilisation en font un exemple qui mérite probablement d'être cité.

[Lett et al., 2008](#) ont développé un outil lagrangien pour la modélisation des dynamiques de dispersion de l'ichtyoplancton (« ICHTYOP », Java tool). Cet outil, peut aussi dans s'apparenter à une approche individu-centrée (partie 6.3.1.5.), dans le sens où il peut faire office de tracking pour une particule. ICHTYOP permet d'étudier comment les paramètres physiques (courant et température) et les paramètres biologiques (comme par exemple la flottabilité des œufs et la croissance des larves) affectent la dispersion des œufs et des larves de poisson. Le modèle travaille en utilisant la vitesse du courant, la température et la salinité des résultats générés par des modèles 3D comme MARS (Model for Application at Regional Scale) ou encore ROMS (Regional Oceanic Modelling System) ou OPA NEMO (Nucleus for European Modelling of the Ocean). Jusqu'à présent ce modèle a été appliqué en milieu océanique et nous avons peu d'illustration d'application en milieu estuarien (mais voir l'étude menée par [Tanner et al., 2017](#) qui met en évidence les zones de recrutement préférentielles (dont estuariennes) des larves de soles le long de la côte ouest ibérique). En revanche, cette

approche présente de très fortes similitudes avec celle employée par [Elsaßer et al., 2013](#) qui ont couplé un modèle hydrodynamique et un modèle de dispersion des particules pour évaluer la dispersion des larves de bivalve (MIKE 21) pour étudier les potentialités de restauration (voir partie 6.3.1., et Fiche application d'outil).

La dispersion est un processus clé dans la structuration et la dynamique des communautés. La dispersion ne concerne pas seulement les mouvements physiques des organismes d'un point A à un point B à un instant t. Elle intègre aussi leur comportement et une dimension spatio temporelle. Ceci est particulièrement important en milieu estuarien, où les variations de la disponibilité d'habitat sont dépendantes de la marée et de son interaction avec le débit.

En milieu fluvial [Radinger et al. \(2014\)](#) ont développé un modèle de dispersion (FIDIMO) particulièrement adapté à la variation spatiale dans la disponibilité de l'habitat rencontrée dans la structure dendritique des rivières. Même si la marée ne rentre pas en compte dans cette approche, elle permet tout de même de simuler les patrons temporels de la dispersion des poissons au sein de ces réseaux en tout en l'intégrant dans une interface SIG. D'un point de vue technique, le modèle repose sur un code Python développé pour GRASS, disponible pour un SIG en Open Source, comme QGIS.

Les modèles qui intègrent la connectivité, la capacité de dispersion des organismes et la dimension hydrodynamique sont un appui important pour prédire la probabilité d'atteindre les habitats et l'extension des surfaces atteignables. Ainsi, en prédisant et en évaluant la disponibilité d'habitats hydrologiquement connectés au sein du système des habitats estuariens, ils permettent d'identifier les zones les plus à même de faire l'objet de réflexions sur leur restauration.

Encart n° 7 : Couplage d'approches

Un exemple intéressant de couplage de méthode peut être rencontré dans l'étude menée par [Elsaßer et al., 2013](#). Les auteurs ont notamment utilisé l'approche MaxEnt (présentée dans la partie 6.3.1.) pour étudier des potentialités de restauration des populations de moules (par création de récifs) dans une baie en Irlande du Nord. Lorsqu'on s'intéresse à la restauration de populations dont le cycle de vie implique une dispersion larvaire, il est capital de mobiliser des outils qui permettent d'appréhender au mieux la dispersion et les requis en habitat de l'espèce considérée. Dans leur étude, les auteurs ont dans un premier temps couplé un modèle hydrodynamique (pour représenter la dynamique de la zone étudiée) avec un modèle de dispersion des particules simulant la dispersion larvaire (MIKE 21 modelling software, DHI pour les deux modèles). La dispersion des larves a été simulée à partir de points de relargages (points de « pontes ») situés dans le milieu marin pélagique et à partir de sites de restauration candidats (pour évaluer leur potentielle contribution à la dispersion larvaire dans la zone à plus grande échelle). Le but de cette étape était d'identifier les zones a priori favorables pour la survie du bivalve jusqu'à l'âge adulte.

Dans un deuxième temps, les auteurs ont développé un modèle d'habitat favorable grâce à la mise en lien de la distribution géographique de l'espèce de bivalve (échantillonnage de type présence / absence parmi les spots naturels restants de l'espèce) et les variables environnementales à chaque point d'observation (substrats, profondeur). Les auteurs ont employé l'approche MaxEnt (MAXENT 3.2.1, [Phillips et Dudlik, 2008](#) ; [Phillips et al., 2006](#)) pour vérifier si les larves dispersantes sont capables d'atteindre l'habitat favorable pour les adultes. L'intérêt de cette approche réside dans sa capacité à modéliser la distribution des espèces en se basant sur des données de présence mises en lien avec les variables de l'habitat. A ce titre, il semble important de considérer l'état de la distribution spatiale de l'espèce sur laquelle on se concentre. Dans le cas présent, l'espèce présente des distributions plutôt restreintes. Les auteurs ont pour cela formulé des hypothèses sur le fait que les associations de l'espèce à l'habitat formeraient comme des bandes étroites de tolérance et que par conséquent ces associations ne seraient pas des relations linéaires. C'est la raison pour laquelle ils ont maximisé la flexibilité de leur modèle (en lui indiquant par exemple, certaines fonctions seuils pour les paramètres de l'habitat, [Phillips et Dudlik, 2008](#)). Les auteurs ont ensuite adopté une analyse de ré-échantillonnage basée sur une méthode Jackknife

pour estimer les contributions relatives de chaque variable dans la probabilité de présence de l'espèce. Enfin, ils ont évalué la performance du modèle d'habitat en utilisant une analyse courante pour ce type de modèle ; le calcul de la surface (AUC, Area Under the Curve) située sous la courbe ROC (Receiver Operating Characteristics), (Elith *et al.*, 2006 ; Elith *et al.*, 2008)¹¹. Cette approche (non paramétrique), permet de mesurer l'association entre une variable continue (celle de l'habitat) et une variable binaire (celle de présence/absence).

En combinant ces deux approches, les auteurs ont pu prédire la probabilité d'occurrence de l'espèce à une taille de pixel de 40 mètres et identifier avec précision la contribution relative des types de substrats et de la profondeur dans la présence de l'espèce. L'emploi d'une telle démarche a permis d'analyser la connectivité entre les populations naturelles restantes de l'espèce afin de mieux l'utiliser dans le cadre d'une restauration des récifs de/pour cette espèce. En effet, la meilleure approche pour accélérer la récupération (et la restauration) des récifs serait dans ce cas axée sur une totale conservation des sources larvaires et de créer des patchs additionnels de moules dans les zones où les modèles ont permis de prédire des distances de dispersion maximales.

Théorie des graphes

La théorie des graphes (Harary, 1969), initialement développée pour maximiser l'efficacité des flux d'information dans les réseaux et circuits, est une approche de plus en plus utilisée dans de nombreuses disciplines (téléphonie, internet, communication) et notamment en écologie (Minor et Urban, 2007). La théorie des graphes intègre à la fois des indices d'habitat spatialement explicites et des données sur la dispersion des espèces, permettant l'étude de la connectivité potentielle. L'habitat de l'espèce est représenté par un ensemble de nœuds qui sont reliés entre eux par des liens. Ces liens sont modélisés de différentes manières selon le niveau d'information sur la dispersion qu'ils intègrent. La vision adoptée est celle d'un réseau d'habitats pour une région donnée dont on cherche à mesurer la connectivité pour une espèce, c'est-à-dire la quantité d'habitat atteignable par l'espèce. De plus en plus fréquemment utilisée en dehors du milieu terrestre (Rayfield *et al.*, 2011), la théorie des graphes peut par ailleurs se montrer flexible pour incorporer des informations additionnelles sur les aspects de la biologie des espèces (Dale et Fortin 2010).

Un exemple de cette approche en estuaire a permis de contribuer à la prédiction de la survie de populations d'oiseaux marins face à l'augmentation du niveau de la mer. Dans une approche très intégrée, Zhang et Gorelick (2014) (Fiche application d'outil) ont utilisé la théorie des graphes (Urban et Keitt, 2001 ; Minor et Urban 2007) comme un module permettant d'évaluer la connectivité du système d'habitat de l'estuaire et d'identifier leur importance relative dans la survie. L'utilisation d'une interface informatique (Sensimode 2.2., voir Saura et Torna, 2009), permet de fournir des indices pour évaluer la connectivité globale sous différents scénarios d'augmentation du niveau de la mer. Il s'agit du F index ; qui résume la somme des probabilités de dispersion pour toutes les paires d'habitats, et du ECA (Equivalent Connected Area) qui indique la taille d'un patch qui serait maximale connecté dans le paysage sous différents scénarios.

6.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES DES OUTILS

La variété des différentes approches, la complexité des modèles et le manque de conseils clairs à l'issue de certaines études compliquent souvent le choix d'une méthode pertinente pour évaluer les effets d'actions sur la réponse biologique. L'analyse a permis de mettre en avant un panel d'outils allant de modèles travaillant de façon statique (indices, représentations cartographiques de l'habitat potentiel dans l'instantané) à des approches plus dynamiques intégrant la connectivité des habitats dans le temps (poussant vers l'analyse de l'habitat qui

¹¹ L'évaluation de la performance de tous les modèles présentés dans cette section s'effectue grâce à la méthode Area Under Curve (AUC) of the Receiver Operating Characteristic (ROC) (Elith *et al.*, 2006 ; Elith *et al.*, 2008). Cette méthode permet de mesurer la précision des modèles de prédiction.

peut être effectivement atteint). En ciblant précisément les variables environnementales qui déterminent en grande partie les réponses biologiques, **les outils permettent de couvrir un vaste champ de questionnement autour des fonctions écologiques (alimentation, reproduction, refuge, nourricerie, etc.)**.

Les approches « statiques »

La modélisation de la distribution des espèces et l'approche SIG qui y est couramment associée sont des outils clés qui permettent une bonne compréhension des relations espèces-environnement et fournissent des moyens directs pour l'analyse des potentialités de restauration. Ce type d'outil fréquemment rencontré sous l'appellation « SIG des habitats favorables / habitats fonctionnels / Indice d'habitat favorable « HSI » » est **souvent la première carte de base** dont disposent les gestionnaires et sur laquelle il est essentiel de s'appuyer avant de débiter tout projet de restauration. Le recours au « SIG habitat fonctionnels » semble être une approche banalisée. Il est désormais disponible au sein de plusieurs structures (par exemple, GIP Seine Aval, GIP Loire Estuaire et probablement d'autres). **Ce type d'approche est tout à fait accessible**. Modéliser un habitat favorable passe le plus souvent par la réalisation de modèles linéaires généralisés. Ceci reste simple et gérable par des logiciels d'analyse statistique classique. Le principal élément déterminant demeure la **qualité de la donnée densité/abondance** sur les espèces et les données environnementales qui doivent être suffisantes pour implémenter le modèle dans un SIG. Les principaux avantages d'une telle approche est qu'elle évite de devoir modéliser la dynamique des populations et des communautés souvent soumise à débat dans ses formulations et gourmande en données. Les modèles de ce type ont des sorties géomatiques visuelles qui sont **simples à comprendre et à expliquer à condition de consacrer du temps à l'interprétation des sorties des modèles qui, elles, peuvent être un peu plus complexes à interpréter**. Le désavantage majeur de ces approches est qu'elles quantifient l'habitat qui peut être ou non directement corrélé aux abondances des espèces et fournissent **peu d'information dans la capacité d'accueil de l'habitat** pour certains stades de vie.

Il est fréquent que les **données de densité/abondances ne sont pas toujours disponibles** pour des raisons multiples comme la rareté des données, la rareté de l'espèce, les difficultés d'observation ou la nature de l'observation (par exemple, en science participative). Dans ce cas, d'autres méthodes de modélisation peuvent prendre le relais, en travaillant sur des données de présence uniquement. Elles permettent de fournir de **bonnes estimations de sur la probabilité de présence de l'espèce** parmi des zones géographiques combinant des conditions environnementales favorables (ex : approche MaxEnt). Cette méthode présente l'avantage de pouvoir fonctionner uniquement avec des données de présence d'une espèce et permet aussi bien l'utilisation de variables explicatives quantitatives que qualitatives. Contrairement aux modèles linéaires généralisés, elle **demande moins de ressources**. En revanche, MaxEnt induit parfois une trop forte autocorrélation spatiale dans les données d'observation, ce qui peut entraîner un certain **biais dans ses prédictions**. Un autre inconvénient lié à cette approche est que, bien que reposant sur des méthodes de ré-échantillonnage solides, l'aspect qualitatif peut ne pas être suffisant pour estimer des effets. **D'un point de vue opérationnel**, les estuaires français sont couverts dans la mesure du possible par les données DCE où des données de densités / abondances sont disponibles. On peut donc penser qu'il est possible et voire préférable dans certains cas de travailler avec ces données plutôt qu'avec des données de présence, qui restent **toutefois une bonne alternative** lorsque peu de données sont disponibles ou difficiles à acquérir. Attention toutefois à la méthode d'échantillonnage DCE. Il est vrai que les données DCE sont disponibles et abondantes mais elles peuvent dans certains cas ne pas permettre d'étudier les dynamiques de populations pour différentes raisons :

- 1 - les engins utilisés pour les échantillonnages DCE sont souvent des chaluts à perche, ils sont initialement été utilisés pour l'étude des zones de nourricerie des poissons plats et s'avèrent être un moyen d'échantillonnage peu représentatif pour des poissons avec une bonne capacité de nage ;
- 2 - d'autres engins d'échantillonnages existent mais sont très peu représentés, il est donc difficile de faire un travail d'homogénéisation des méthodes ;
- 3 - les échelles temporelles d'échantillonnage ne permettent pas de tracer les dynamiques de population de plusieurs espèces emblématiques, surtout pour les migratrices ;
- 4 - des tentatives ont déjà été faites pour modéliser les habitats favorables (par exemple, les nourriceries de sol avec des GLM comme dans le projet Seine Aval 5 MODHANOUR « Modélisation des habitats de nourricerie en estuaire de Seine ») avec les données DCE mais n'ont pas permis d'obtenir de résultats clairs.

La modélisation est aussi très utile pour **simuler la réponse biologique après avoir diminué ou supprimé l'effet d'une ou plusieurs stressseurs**, tout en prenant en compte la nature complexe de cette relation (effets antagonistes, cumulatifs ou encore synergiques, [Maire et al., 2015](#) ; [Teichert et al., 2016](#)). Sur des actions réelles de restauration, il est toujours compliqué de prédire avec précision si le milieu, suite à la diminution du facteur de stress, peut se rapprocher d'un état « initial ». Le temps de « retour » est fortement modulé par la réaction du système (hystérésis). Ce type d'approche permet d'identifier les effets non linéaires des pressions. Elle est donc précieuse pour identifier les forçages les plus importants sur la réponse biologique et ainsi identifier des valeurs seuils à ne pas dépasser. L'approche par *hindcasting* développée en rivière par [Maire et al., \(2015\)](#) pour les rivières, permet de prédire les assemblages des communautés de poissons présents en l'absence de perturbations. Ce type de modélisation permet de régler l'intensité des stressseurs à zéro dans les modèles et peut, bien que non testée sur des problématiques estuariennes, venir s'ajouter au panel d'outils permettant de définir les variables sur lesquelles agir ou fixer des seuils. D'un point de vue opérationnel, là encore, les bases de données DCE conséquentes, peuvent être utilisées pour identifier et prédire les effets des stressseurs multiples pour aider mieux définir les mesures de gestion et de restauration ([Reyjol et al., 2014](#) ; [Teichert et al., 2016](#)).

Les approches dynamiques

Dans certaines situations (limitations des capacités de dispersion des espèces, forte fragmentation des habitats ou interruption de la connectivité), les approches basées sur les cartographies d'habitats et les indices d'habitat favorable (HSI) ne sont pas suffisantes. **Aller au-delà de l'habitat favorable** pour prédire avec précision les réponses fonctionnelles au sein d'un ou plusieurs habitat(s) efficacement atteints et utilisé(s) permet de justifier plus solidement les actions de restauration.

C'est notamment ce qu'autorisent les modèles basés sur la dynamique des populations. Ils permettent d'anticiper et évaluer les réponses dans les populations en prenant en compte la **totalité et la complexité des cycles de vies**, de certains stades du cycle de vie ([Rose et al., 2015](#) ; [Archanbault et al., 2016](#)).

C'est aussi le cas des modèles intégrant l'hydrodynamique, l'arrangement spatial des habitats et les potentialités de dispersion des espèces ([Le Pichon et al., 2006](#) ; [Le Pichon et Alp, 2018](#)). La qualité de tels modèles est donc toujours dépendante de la quantité et de la qualité de données détenues, et dans ce contexte, l'acquisition de données spatialement résolues semble encore être un problème sur de nombreux estuaires. Cette approche, encore à un stade expérimental en estuaire, présente un très **bon potentiel pour modéliser l'accessibilité dans le temps** aux habitats, mais reste un peu complexe dans l'utilisation du modèle hydrodynamique (découpage en pas de temps de la marée par exemple). De plus, en l'état de la version actuelle d'Anaqualant, la modélisation de chaque étape de la marée doit

être lancée individuellement en raison des passages manuels obligatoires entre Anaqualand et un logiciel de géomatique (ArcGIS, QGIS ou autre). Une automatisation des calculs successifs doit pouvoir être envisageable lors des prochains développements techniques du modèle, ce qui permettrait dans un futur proche d'optimiser et faciliter l'utilisation du modèle.

Précautions et connaissances à acquérir/continuer d'acquérir

De façon générale, il semble que les principaux freins à l'utilisation de l'ensemble des modèles présentés résident davantage dans les **manques de connaissances écologiques sur les liens habitat-espèce**, et la qualité/quantité des données, que dans les compétences techniques pour faire tourner les modèles.

D'un point de vue pratique, les modèles d'habitat statistique comme les modèles linéaires (GAM, GLM) **restent la forme de modèle la plus employée** au monde et dans de tous les milieux (terrestre, d'eau douce, estuarien et marin). Ils ont et font l'objet de critiques car ils peuvent être trop simplifiés par rapport à la complexité de l'utilisation de l'habitat par les espèces. Les variables environnementales injectées et modélisées ne reflètent, comme dans tout modèle, qu'une partie de la réalité. L'application de tout modèle habitat-espèce sous-entend nécessairement de rassembler et mobiliser le maximum de connaissances sur les cycles de vie et sur les interactions entre les espèces (parfois partiellement prises en compte) qui peuvent aider à l'interprétation des sorties des modèles. S'entourer avec le maximum d'expertise dans ce domaine permet de prédire plus finement la gamme des réponses biologiques possibles.

L'ensemble des modèles identifiés s'appuient sur les notions d'écologie fondamentale qui relèvent des théories de la niche écologique¹², complexes dans leur formulation et dans leur traduction mathématique. Reproduire toute la complexité de la niche écologique pour une espèce est très difficile et requiert dans ce cas de combiner tous les outils (les aspects trophiques y jouant une part importante). Par conséquent, on ne peut pas englober toute cette complexité en utilisant un seul modèle, mais on peut s'en approcher en **cernant au mieux les facteurs sur lesquels agir et qui permettent le meilleur déroulement des processus en couplant les outils**. La largeur de la niche indique généralement la gamme des conditions environnementales tolérées par une espèce et donc favorables à l'occupation. Certaines espèces sont par exemple, tolérantes à plusieurs substrats et ont donc une large niche, alors que certaines ont une niche étroite puisqu'elles occupent un substrat en particulier. En estuaire, les niches écologiques peuvent être très petites, du fait de la variation rapide des conditions physico-chimiques et des substrats allant de sableux à rocheux sur quelques mètres. De la même façon, d'un point de vue trophique, certaines espèces sont spécialistes et occupent une niche étroite alors que les espèces généralistes d'une grande variété de proies occupent une niche plus large (Naeem, 2002 ; Elliott *et al.*, 2016). Les vitesses des courants et les substrats sont donc capitaux pour des organismes comme les poissons. Or, comme vu dans la partie 5.4., l'anticipation des caractéristiques fines (granulométrie) des substrats demeure difficile. En revanche, garantir leur présence est possible *via* les outils hydro-morpho-sédimentaires qui permettent d'acquérir des informations sur les hauteurs d'eau et de sédiments, la topographie, le développement et la forme des chenaux. Il y a donc un **intérêt considérable à coupler les outils pour maximiser l'efficacité d'utilisation des habitats par les organismes**. D'un point de vue trophique, pouvoir anticiper au mieux la

¹² La niche écologique, au sens défini par Hutchinson (1957) est un hypervolume de dimension n (n étant le nombre de facteurs pertinents pour l'espèce considérée) au sein duquel une espèce peut se maintenir indéfiniment.

La niche écologique (au sens défini par Hubbell, 2001) est l'aire fondamentale qui peut être occupée avec succès par un organisme.

La niche, au sens défini par Grinnell (1917), entend tout ce qui conditionne l'existence d'une espèce à un endroit donné, ce qui inclut des facteurs abiotiques comme la température, l'humidité, les précipitations et des facteurs biotiques comme la présence de nourriture, de compétiteurs, de prédateurs, d'abris, etc.

ressource au sein des habitats est un aspect capital pour éviter la compétition entre espèces ou entre individus d'une même espèce et donc le chevauchement de niches. La connaissance pointue des exigences écologiques des espèces et la mobilisation des outils relevant des réseaux trophiques (partie 7) peut aider à éviter ce phénomène pour maximiser la probabilité d'utilisation des habitats par la ou les espèces ciblées par la restauration. Ceci passe aussi par la **caractérisation de la capacité d'accueil** des habitats qui est rarement anticipée par manque de connaissances. C'est le cas des habitats nourriciers pour lesquels on connaît mal les facteurs régissant le recrutement des espèces qui vont les utiliser (par exemple, les juvéniles de soles) et pour lesquels on ne dispose pas encore de méthode pour détecter la capacité d'accueil. Sur les estuaires français, des programmes de recherche en cours devraient prochainement améliorer les connaissances sur les mécanismes de recrutement et permettre de disposer de relations plus solides pour cibler les habitats qui maximiseront l'efficacité des processus et fonctions écologiques ([Brind'Amour et al., 2016](#) ; [programme de recherche Seine-Aval 5 MODHANOUR : Modélisation des Habitats NOUrriceries en estuaire de Seine](#), [programme de recherche Seine-Aval6 CAPES : Capacité trophique des nourriceries de Poissons de Estuaire de la Seine](#)).

Les manques de connaissances écologiques concernent également les relations entre le benthos et la modification des habitats, ce qui pose de sérieux problèmes pour mettre en place la restauration et mesurer ses effets (le benthos, combiné en divers indicateurs étant un pilier des évaluations environnementales). Comprendre les relations entre le benthos, les caractéristiques des sédiments et la colonne d'eau est capital pour déployer des solutions de restauration hydrologiques qui créent des substrats appropriés pour la colonisation par la faune benthique en tant que ressource pour les autres organismes et/ou pour la stabilisation/aération des substrats mous et la construction de substrats durs. De récents programmes d'acquisition de connaissances sur la question ont permis de mobiliser des modèles hydrodynamiques pour mieux comprendre le rôle ingénieur des communautés dans le développement et le maintien des vasières afin de pouvoir sérieusement l'envisager dans les projets de restauration ([Orvain et al., 2017](#), voir partie 5.3.1.).

Tout modèle possède une part d'incertitude qui doit être gérée. Dans les modèles d'habitat, **la mesure des incertitudes est importante** car les données de distribution spatiale des espèces doivent être connues avec un niveau de confiance suffisant pour être utiles à des fins de gestion/restauration ([Planque et al., 2011](#)). Il y a plusieurs raisons au fait que la variabilité résiduelle puisse être importante dans les modèles d'habitat favorable ([Le Pape et al., 2003](#)). Ces incertitudes sont **souvent liées à la pauvreté des données**, à la difficulté d'observation des espèces, à une forte variabilité spatiale et temporelle, au manque d'informations sur les données environnementales voire à la formulation des modèles. Il est donc important, si l'on souhaite employer ces modèles, de **faire attention aux sources d'incertitudes**. Travailler en parallèle de leur application routinière sur les sources d'incertitude pourra certainement faire gagner en retour d'expérience sur ces modèles. Un des moyens, (mais rarement utilisé) est d'employer des méthodes Bayésiennes dans la modélisation de l'habitat. Ces méthodes peuvent aider car elles incorporent l'information dans un cadre probabiliste et permettent de considérer le dire d'expert dans l'incertitude et construisent des intervalles de confiance ([Stewart-Koster et al., 2013](#), cités dans [le Pape et al., 2014](#)).

Le **tableau 6** rappelle quelques exemples d'application des différents modèles présentés.

| Type d'approche | Référence | Taxon, zone d'étude, fonction écologique | Description | Données, connaissances nécessaires |
|--|---|--|--|--|
| Approche statique : modèles/indices d'habitat favorable | | | | |
| Modèles d'habitat favorable statistiques | | | | |
| Modéliser statistiquement la distribution des espèces et prédire les habitats favorables (modèles logistiques et arbres de régression boostés) | | | | |
| GLM | Florin <i>et al.</i> , 2009 | Poisson (sole) Mer Baltique Nourricerie | Relations entre la distribution spatiale des juvéniles et variables de l'habitat nourricerie | - Densité/Abondances -Données environnementales (types substrats, salinité, profondeur, turbidité, végétation, exposition aux vagues) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| GAM | Zucchetto <i>et al.</i> , 2010 | Poisson (sole) Lagune de Venise Nourricerie | Relations entre la présence/absence des juvéniles et variables de l'habitat nourricerie | -Présence / absence -Données environnementales (types substrats, salinité, profondeur, turbidité, végétation) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| GAM | Rochard <i>et al.</i> , 2009 | Poisson Bassin versant de la Seine | Identification des espèces diadromes candidates pour la restauration (identification de la meilleure réponse biologique à différentes combinaisons de variables environnementales) | -Densité / Abondance (base européenne EuroDiad) -Données environnementales (jeu de données en accord avec les requis écologiques de chaque espèce diadrome analysée) -Capacités de nage / saut / surmonter des obstacles pour chaque espèce |
| GLM | Le Pape <i>et al.</i> , 2007 | Poisson (sole) Golfe de Gascogne Nourricerie | Relations entre la distribution spatiale des juvéniles et variables de l'habitat nourricerie | -Densité / Abondances -Données environnementales (types substrats, salinité, profondeur, turbidité, faune benthique) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| GLM | Vasconcelos <i>et al.</i> , 2010 ; 2013 | Poisson (sole, flet, bar) Estuaires de la côte du Portugal Nourricerie | Relations entre la distribution spatiale des juvéniles et variables de l'habitat nourricerie | -Densité/Abondances -Données environnementales (température, salinité, profondeur, teneur en vase des sédiments, présence de végétation, taille de la zone intertidale, faune benthique, latitude) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| BRT (Boosted Regression Trees) | Froschke et Froeschke, 2011 | Poisson (truite de mer) Estuaires du Golfe du Mexique Nourricerie | Relation entre la distribution spatiale des juvéniles et variables de l'habitat nourricerie | -Densité/Abondances -Données environnementales (mois, année, distance à l'ouverture sur la mer, oxygène dissous, turbidité, température, salinité, profondeur) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |

| Indices d'habitat favorables (<i>Habitat Suitability Index</i> , HSI) et cartographie prédictive | | | | |
|---|--------------------------------|--|---|--|
| Coupler les approches statistiques précédentes avec un système d'information géographique (SIG) | | | | |
| HSI - Cartographie | Le Pape <i>et al.</i> , 2014 | Poisson | Méthodologie d'élaboration de la cartographie des habitats favorables pour les poissons (relations entre données biologiques et facteurs environnementaux, cartographie des facteurs environnementaux et création des cartes d'habitat favorable à intégrer dans une SIG) | -Densité/Abondances -Données environnementales (les prédicteurs environnementaux) |
| HSI - Cartographie | Vinagre <i>et al.</i> , 2006 | Poisson (soles adultes) Estuaire du Tage (Portugal) | Cartographie de la qualité d'habitat pour les poissons (SIG) | -Densité / Abondances -Données environnementales (profondeur, température, salinité, substrat, faune benthique) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| HSI - Cartographie | Rochette <i>et al.</i> , 2010 | Poisson (juvéniles soles) Manche Est | Cartographie des habitats nourricerie à partir d'un modèle d'habitat favorable basé sur la bathymétrie et la structure du sédiment | -Densité / Abondances -Données environnementales (bathymétrie, substrat) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| HSI - Cartographie | Trimoreau <i>et al.</i> , 2013 | Poisson (juvéniles poissons plats) Golfe de Gascogne | Cartographie des habitats nourricerie à partir d'un modèle d'habitat favorable et d'un SIG | -Densité / Abondances -Données environnementales (bathymétrie, sédiment, influence estuarienne, exposition aux vagues) -Requis écologiques de l'espèce, stade de vie |
| HSI - Cartographie | Valle <i>et al.</i> , 2015 | Macrophyte (<i>Zostera noltii</i>) | Cartographie des zones favorables à la transplantation de végétation aquatique submergée (modèle GAM) | -Densité / Abondances -Données environnementales (topographie, sédiments, hydrographie) -Requis écologiques de l'espèce |
| HSI - Cartographie | Leschen <i>et al.</i> , 2010 | Macrophyte (<i>Zostera marina</i>) Golfe du Maine (USA) | Identification des habitats favorables pour la transplantation de pieds de <i>Z. marina</i> Preliminary Transplant Suitability Index (PTSI) + SIG (modèle numérique de terrain de la zone) | -Densité / Abondances -Données environnementales (profondeur, exposition au vent, distribution historique de l'espèce, distribution actuelle, qualité de l'eau, sédiments) -Requis écologiques de l'espèce |
| HSI - Cartographie | Short <i>et al.</i> , 2002 | Macrophyte (<i>Zostera marina</i>) | Identification des habitats favorables pour la transplantation de pieds de <i>Z. marina</i> Preliminary Transplant Suitability Index (PTSI) | -Densité / Abondances -Données environnementales (profondeur, exposition au vent, distribution historique de l'espèce, distribution actuelle, qualité de l'eau, sédiments) -Requis écologiques de l'espèce |
| HSI - Cartographie | Barnes <i>et al.</i> , 2007 | Bivalve (huître) Everglades (USA) | Identification des habitats favorables pour restauration et test avec des scénarios hydrologiques Modèle d'habitat favorable pour les stades larvaires et adultes couplé à un SIG (modèle numérique de terrain de la zone) | -Densité / Abondances -Données environnementales (variations annuelles de la salinité, substrat, salinité historique et actuelle, température, courant, profondeur) -Requis écologiques de l'espèce |

| Approche Maxent (Maximum Entropy) | | | | |
|---|--|------------------------------|---|--|
| Modélisation spatiale de l'occurrence d'une espèce en fonction de ses données de présence et de variables environnementales caractérisant son habitat | | | | |
| MaxEnt | Costa <i>et al.</i> , 2015 | Poisson Lagon Patos (Brésil) | Amélioration de l'identification des habitats essentiels des poissons Evaluation de l'influence de la saisonnalité sur l'occurrence et les préférences d'habitat selon le stade de vie | -Présence/absence -Données environnementales (température, salinité, sédiments, bathymétrie, couverture végétale de différentes espèces) |
| MaxEnt | Zhang et Gorelick, 2014 | Oiseau | Prédire la qualité, la connectivité, la pérennité des habitats pour les espèces | -Données liées aux populations de l'espèce considérée (effectifs, dynamique métapopulationnelle) -Jeux de données importants pour la paramétrisation des modèles utilisant les scénarios SLR. |
| MaxEnt | ElsaBer <i>et al.</i> , 2013 | Bivalve | Evaluer la dispersion des larves de bivalve pour étudier les potentialités de restauration | |
| Réponse biologique et stressseurs : identifier les variables concernées par la restauration | | | | |
| Random Forest | Teichert <i>et al.</i> , 2016 | Poisson | Modéliser les effets de la réduction de stressseurs / bénéfiques de la restauration sur la réponse biologique | |
| Modèles Bayésien | Archanbault <i>et al.</i> , 2015, 2016 | Poisson | Modèle basé sur le cycle de vie âge et stade -structuré | |
| Modèles individu-centré | | | | |
| Modèle individu-centré / Conditions bioénergétiques | Durell <i>et al.</i> , 2005 | Oiseau | Identifier les effets des modifications de l'environnement sur les réponses individuelles physiologiques | -Données liées à la ressource utilisables par les individus -Données liées à la condition physique des individus (physiologie, comportement) |
| | Stillman <i>et al.</i> , 2008 | Oiseau | | |

| Prédire la probabilité d'atteindre l'habitat favorable = Modèles de connectivité | | | |
|--|---|---|--|
| Modèles d'habitat couplés à l'hydrodynamique | | | |
| Caractérisation de la connectivité structurelle et fonctionnelle en intégrant la distance hydrographique entre les taches d'habitat favorable ainsi qu'un coût de déplacement pour les organismes (résistance cumulée minimale). | | | |
| Prédire les habitats favorables pouvant être atteints | | | |
| Anaqualand (Le Pichon <i>et al.</i> 2006 ; Projet Seine Aval 5 ANACONDHA) Modélisation de moindre coût | Poisson (juvéniles de bar / adultes de truite de mer) | Estimer la probabilité d'atteindre des habitats Cartographier les taches d'habitat | - Bonnes connaissances de la biologie de l'espèce modélisée - Cartes raster obtenues à partir d'un SIG représentant les habitats favorables - Cartes raster de résistance du milieu en partie basées sur les sorties des modèles hydrodynamiques 3D (ici MARS3D) |
| Ichthyop (Lett <i>et al.</i> , 2008) (outil Lagrangien) Elsässer <i>et al.</i> , 2013 (MaxEnt) | Poisson, bivalve | Dispersion des œufs et des larves de poissons ou de bivalve (tracking de particules) | -Sorties de modèles 3D océanographiques (vitesse courant, température, salinité) |
| Flitcroft <i>et al.</i> , 2013 | Poisson (saumon pacifique), estuaires de l'Oregon | Quantifier les effets potentiels de l'augmentation du niveau de la mer sur l'habitat Couplage avec un modèle d'élévation du niveau de la mer | -Données Lidar (aires périmètres, topographie) des zones concernées -SIG : modèle numérique de terrain |
| Théorie des graphes | | | |
| Caractérisation mathématique de la connectivité d'habitat qui peut être couplée à la biologie des espèces (intégration possible du comportement) | | | |
| Minor et Urban 2007 Zhang et Gorelick 2014 | Oiseau | Prédire la qualité, la connectivité, la pérennité des habitats pour les espèces | -Données comportementales de dispersion -Distance entre les habitats favorables -Capacité des patchs d'habitat |

Tableau 6 : Tableau récapitulatif des principaux types de modèles employés face aux problématiques de restauration d'habitat en tant que support au cycle de vie des espèces.

7. Fonctionnement des réseaux trophiques

7.1. SYNTHÈSE DES CONNAISSANCES

Les écosystèmes subissent des changements qui affectent profondément leur structure et leur fonctionnement trophique. Les réseaux trophiques décrivent les interactions entre les espèces appartenant à différents niveaux d'alimentation et représentent les flux d'énergie et de matière dans l'écosystème. Les aspects trophiques sont importants à prendre en compte dans les projets de restauration pour deux raisons principales :

- 1- les espèces souvent ciblées par la restauration appartiennent à un réseau trophique auquel elles participent plus ou moins activement. Les effets de la restauration sur la dimension entière du réseau peuvent influencer les espèces cibles directement ou indirectement *via* les changements dans les flux d'énergie circulant dans les réseaux trophiques des écosystèmes ;
- 2- outre la présence d'un habitat en termes de surface, la qualité trophique de celui-ci rentre en compte dans l'accomplissement de l'habitat efficace (prise en compte de l'aspect bioénergétique souvent négligé).

7.1.1. La conception d'un réseau trophique

Les interactions trophiques sont structurées en réseaux trophiques représentant les moyens principaux par lesquels les espèces sont organisées dans un écosystème (Elton, 1927). Les réseaux trophiques intègrent dans leur description de nombreux aspects de la biodiversité comme la dynamique des populations, la structure des communautés, les interactions entre les espèces, la productivité de l'écosystème et la stabilité des communautés. En permettant une représentation simplifiée des interactions entre les espèces, on peut ainsi les percevoir comme des diagrammes qui flèchent les liens entre les espèces (compartiments) et qui permettent de répondre à deux questions fondamentales « **qui mange qui ?** » et « **à quel taux ?** ».

Pour répondre à la première question « **qui mange qui ?** », il est d'abord nécessaire d'identifier les taxons (compartiments) de l'écosystème puis de les relier entre eux par des transactions (*i.e.* des flèches allant des taxons proie vers les taxons prédateurs). Outre les échanges entre ces différents taxons les échanges avec le milieu peuvent être de 3 types :

- des apports exogènes à l'écosystème (comme la production primaire ou l'immigration) et qui peuvent être représentés par des flèches dont l'origine n'est pas visible et qui se terminent dans une boîte (Figure 44) ;
- des sorties exogènes à l'écosystème, qui sont l'export de matériel ou d'énergie vers un autre écosystème (comme l'émigration ou l'activité humaine de moissonnage par ex.) et qui peuvent être représentés par des flèches débutant d'une boîte mais se terminant dans un espace vide ;
- une dissipation exogène de l'énergie, qui est la part de l'énergie convertie en chaleur et dissipée (*i.e.* la respiration) et qui peut être représentée par des flèches à terminaison striée.

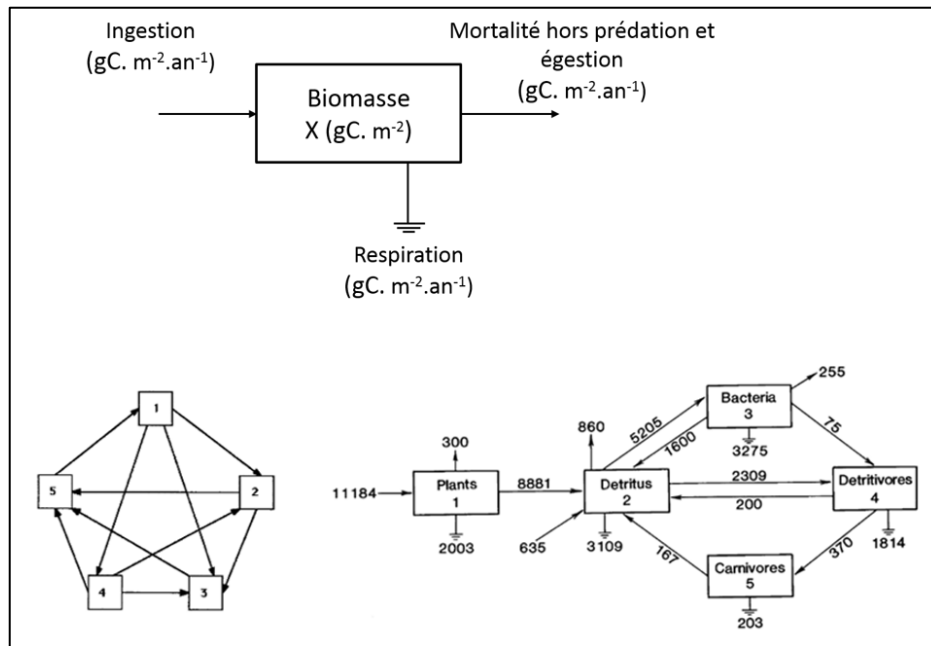


Figure 44 : Représentation schématique d'un réseau trophique (Schéma issu de Ulanowicz, 2004).
 En bas à gauche : un graphe présentant les flux directs entre compartiments.
 En bas à droite : représentation des échanges trophiques d'énergie ($\text{kcal.m}^{-2}.\text{an}^{-1}$).
 Les flèches qui ne sont pas issues d'une boîte représentent les apports exogènes.
 Les flèches qui ne se terminent pas dans une boîte représentent les exports exogènes.
 Les symboles « flèche sol » représentent les dissipations d'énergie.

Répondre à la seconde question « à quel taux ? », requiert de quantifier chaque échange. Cette quantification se fait *via* un moyen conservatif (comme une sorte de devise), soit de l'énergie, soit par les éléments chimiques C, N, P, S. L'estimation des échanges repose aussi sur la biomasse ou la densité de chaque taxon (et ce, selon la devise choisie). Le recours à la littérature est par ailleurs fréquent pour définir les taux métaboliques de chaque compartiment (consommation totale, respiration etc.).

7.1.2. Indicateurs du fonctionnement trophique

Une fois que ce type de schéma de raisonnement est construit, le fonctionnement du système peut être évalué par des propriétés du système qui traduisent sa stabilité, sa maturité, ou encore la force des interactions à l'intérieur du système. Plus précisément, l'analyse des réseaux trophiques (ou Ecological Network Analysis en anglais (ENA), est fréquemment réalisée *via* le calcul des indices qui lient les concepts de l'Ecologie avec la géométrie et les informations du réseau trophique. L'ENA est devenu une sorte de boîte à outils largement employée dans les études sur la gestion des écosystèmes côtiers/estuarien et qui a été proposée comme base pour déterminer le « bon statut écologique » selon la DCE (Niquil *et al.*, 2012, 2014). Plusieurs propriétés fondamentales sont analysées et donnent lieu à des indices (Tableau 7 : Récapitulatif des indices couramment employés pour caractériser la structure des réseaux trophiques (indices de l'Ecological Network Analysis).

Encart n° 8 : les notions de stabilité des écosystèmes

Un écosystème est dit à l'équilibre si son état ou sa trajectoire n'évolue que de façon lente en l'absence de perturbation extérieure. Cela signifie que l'écosystème possède des mécanismes internes suffisamment robustes pour assurer son équilibre. La stabilité mesure la capacité du système à maintenir cet équilibre lorsque l'écosystème subit une perturbation extérieure. Plusieurs notions sont associées à la stabilité des écosystèmes.

Résilience : elle désigne la capacité de l'écosystème à s'adapter à des perturbations. Elle traduit la vitesse à laquelle l'écosystème retrouve un fonctionnement équilibré après avoir subi une perturbation. Un temps de retour long correspond généralement à une faible résilience.

Résistance : il s'agit de la capacité d'un écosystème à maintenir son état face à une perturbation. Une forte résistance correspond à de faibles changements à l'intérieur de l'écosystème.

Robustesse : elle se réfère à la durabilité de l'intégrité de l'écosystème. Elle correspond à une mesure de la quantité de perturbation qu'un écosystème peut encaisser avant de changer vers un autre état.

Activité totale de l'écosystème

La croissance de l'écosystème est considérée comme étant une augmentation des quantités mesurables, comme la biomasse ou les flux de matière. La croissance peut notamment être caractérisée par le nombre de compartiments, la biomasse de chaque compartiment et le TST (ou Total System Throughput). Le TST est défini comme la somme de tous les flux parcourant l'écosystème et constitue une mesure de l'activité totale de l'écosystème, tout en étant un proxy de sa taille. Le développement d'un écosystème traduit une augmentation dans l'information circulante et dans l'organisation de la structure (Ulanowicz, 1986 ; Jorgensen *et al.*, 2000 ; Marques et Jorgensen, 2002). Une notion supplémentaire associée au transfert d'énergie est celle de l'efficacité de transfert qui, comme son nom l'indique, mesure l'efficacité avec laquelle l'énergie est transférée d'un compartiment à un autre. En d'autres termes il s'agit de la fraction des flux totaux de chaque niveau trophique qui parviennent jusqu'au niveau suivant. Une efficacité optimale correspond à un minimum de dissipation pendant le transfert.

Le rôle des espèces dans la structure et le fonctionnement

Chaque espèce a un comportement trophique particulier, un métabolisme particulier, qui influence directement et indirectement son environnement et les espèces de l'environnement. La perte d'une espèce et donc de sa fonction au sein du réseau peut mener à la perte ou l'altération des processus biologiques et chimiques des écosystèmes (notion de « keystone species » ou espèce clé de voûte). Une espèce est dite clé de voûte lorsque sa disparition risque de déstabiliser l'édifice écologique auquel elle appartient (communauté, écosystème). Dans la structure des réseaux, ces espèces sont situées au carrefour de nombreuses voies et de nombreux flux essentiels pour les transferts trophiques et une variation dans leur abondance peut engendrer de grandes variations dans le reste du réseau.

Nombre de liens dans les réseaux et force des interactions

La topologie d'un réseau peut être décrite par l'indice de connectance (C). La connectance mesure la quantité de connexions trophiques à l'intérieur d'un réseau trophique. Une augmentation du nombre de connexions dissipe les effets de la variation dans la distribution des espèces et améliore la stabilité. En effet, si une espèce déploie plusieurs connexions avec différentes espèces, et qu'une espèce disparaît, alors le prédateur, pour combler ses besoins, change de proie plus facilement, ce qui diminue la probabilité d'extinction. La connectance apparaît comme un bon indicateur de la robustesse de l'écosystème et donc de sa stabilité (Gilbert, 2009). La force des interactions est importante pour la stabilité des écosystèmes ; des espèces développent en effet des interactions fortes ou faibles entre elles. Une structure avec des interactions faibles et fortes donne à l'écosystème une plus forte résistance aux perturbations environnementales. L'hétérogénéité des interactions modifie quant à elle la dynamique d'un écosystème et confère de la stabilité aux réseaux trophiques (Rooney *et al.*, 2006).

Le (re)cyclage

Un cycle représente une série de transferts entre les composants d'un écosystème (commençant et se terminant dans le même compartiment, sans passer deux fois par le même compartiment). Le recyclage permet une utilisation optimale de l'énergie et matières introduits dans le système en transformant l'énergie liée à la matière non vivante (les détritiques) vers une forme qui peut circuler à nouveau entre les compartiments. Le FCI (Finn Cycling Index, [Finn, 1980](#)) traduit la proportion de flux total recyclé dans un système. Il correspond au ratio entre la somme des flux impliqués dans le recyclage et le TST (somme totale des flux de l'écosystème). Cet indice permet notamment d'appréhender la position des détritiques comme source d'énergie. Les détritiques sont un compartiment important dans l'étude du recyclage. Les flux entrant et sortant de ce compartiment contribuent fortement au recyclage total des écosystèmes. Les détritiques sont une source de nutriments pour les organismes dans la quasi-totalité des réseaux trophiques et les recycler permet l'utilisation des éléments qui seraient perdus par le système. Cette capacité du système à recycler les détritiques peut modifier les caractéristiques physiques et chimiques de l'écosystème et donc avoir des effets indirects sur les espèces. Généralement, plus il y a de recyclage dans un écosystème, plus ces effets indirects sont importants. Actuellement, le lien entre recyclage et résilience des écosystèmes semble poser un débat, mais plusieurs études avancent qu'un plus fort recyclage augmente la résilience des écosystèmes ([Hosack et Eldridge, 2009](#) ; [Baird et al., 2011](#) ; voir [Saint Béat et al., 2015](#)).

L'omnivorie

Une espèce omnivore peut se nourrir sur plus d'un niveau trophique (par exemple un prédateur omnivore peut consommer des autotrophes et des hétérotrophes). L'omnivorie est un concept important au sein des réseaux trophiques, car il est souvent associé à la notion de connexions redondantes dans le système. Les connexions ainsi établies par le consommateur avec plusieurs niveaux trophiques peuvent être perçues comme des voies parallèles entre deux compartiments (*i.e.* connexions redondantes). L'omnivorie confère une certaine flexibilité au système. Si une espèce ressource disparaît, les espèces omnivores ont la capacité de se nourrir sur d'autres ressources (capacité que n'ont pas les prédateurs très spécialisés par exemple). Cette capacité diminue par conséquent le risque d'extinction de ces espèces. L'omnivorie peut donc jouer un rôle :

- dans la stabilité de l'écosystème (capacité tampon face aux perturbations de l'environnement ;
- dans la résistance de l'écosystème (en empêche les extinctions secondaires) ;
- dans la résilience de l'écosystème (favorise le déploiement d'autres interactions avec d'autres compartiments).

Sur ce concept, un indice de l'ENA couramment employé ; le SOI (System Omnivory Index), est calculé comme étant la moyenne des omnivories du (ou des) groupe(s), pondéré par le logarithme de chaque prise de consommateur (absorption). Il s'agit d'un indicateur de la structure et de la complexité du réseau trophique qui mesure la distribution des interactions entre les niveaux trophiques ([Christensen et Walters, 2004](#)). Ainsi, de fortes valeurs de SOI correspondent à une structure en réseau, alors que de faibles valeurs de SOI reflètent plutôt une structure linéaire, comme une chaîne ([Libralato, 2008](#)). Le SOI a d'ailleurs été présenté comme un indicateur pertinent du stress anthropique qui peut se superposer au stress naturel des environnements estuariens ([Lobry et al., 2008](#) ; [Selleslagh et al., 2012](#)) et plus ouverts sur le milieu marin ([Pezy et al., 2017](#)).

L'Ascendance

Un concept un peu plus compliqué lié à l'analyse des réseaux trophiques est celui de l'Ascendance. Elle a été définie comme une métrique qui appréhende la croissance et le développement de l'écosystème (Ulanowicz, 1980). Elle est le produit du TST (somme totale des flux du système) et d'une autre métrique ; l'AMI (Average Mutual Information). L'AMI correspond au degré de spécialisation dans un réseau de flux (Ulanowicz, 2004). L'Ascendance est considérée comme une mesure de l'activité et l'organisation dans le système. Elle est par ailleurs sensible aux changements environnementaux et aux successions écologiques (Heymans *et al.*, 2007). Par exemple, les systèmes oligotrophes (comme certains lacs) présentent une plus forte Ascendance (due à une plus forte valeur d'AMI) que les systèmes eutrophes.

Une notion complémentaire (un peu plus abstraite, mais néanmoins utilisée) à l'Ascendance est celle de l'Ascendance Relative, qui correspond au ratio entre l'Ascendance et la capacité de développement (Development Capacity, DC). DC décrit la valeur possible maximale d'Ascendance que le système peut atteindre. L'Ascendance Relative ne prend pas en compte les effets du TST (somme totale de tous les flux du système) et permet de mesurer le degré d'ordre du système (Ulanowicz *et al.*, 2009). Une valeur de 0 d'Ascendance Relative traduit un système en équilibre thermodynamique (partie 2.7.3.), ce qui n'est en pratique pas le cas. Les écosystèmes présentent donc toujours des valeurs d'Ascendance Relative entre 0 et 1. Généralement, l'Ascendance augmente avec la maturité du système et joue un rôle dans la stabilité. Un système qui possède une forte stabilité interne est un système qui possède des mécanismes internes suffisamment forts pour lui autoriser une structure organisée ; il est donc caractérisé par une forte Ascendance due à un fort AMI.

Enfin, une dernière notion associée à l'Ascendance est l'Overhead : qui peut être perçue comme la force en réserve de l'écosystème. Alors que l'Ascendance évalue la part d'organisation de l'écosystème, l'Overhead représente la fraction de l'écosystème qui n'est pas une structure organisée et quantifie combien il est inefficace (d'un point de vue thermodynamique, on pourrait dire que cela correspond à l'entropie).

Une fois que ces différentes notions sont définies, la forme d'un réseau trophique et de ces flux peut avoir différentes représentations. Soit un diagramme des flux montrant les transferts entre tous les compartiments des réseaux trophiques (**Figure 45 A**), soit un diagramme des flux organisé selon les différents niveaux trophiques (TL) sous forme de spine de Lindeman (Lindeman, 1942) (**Figure 45 B**).

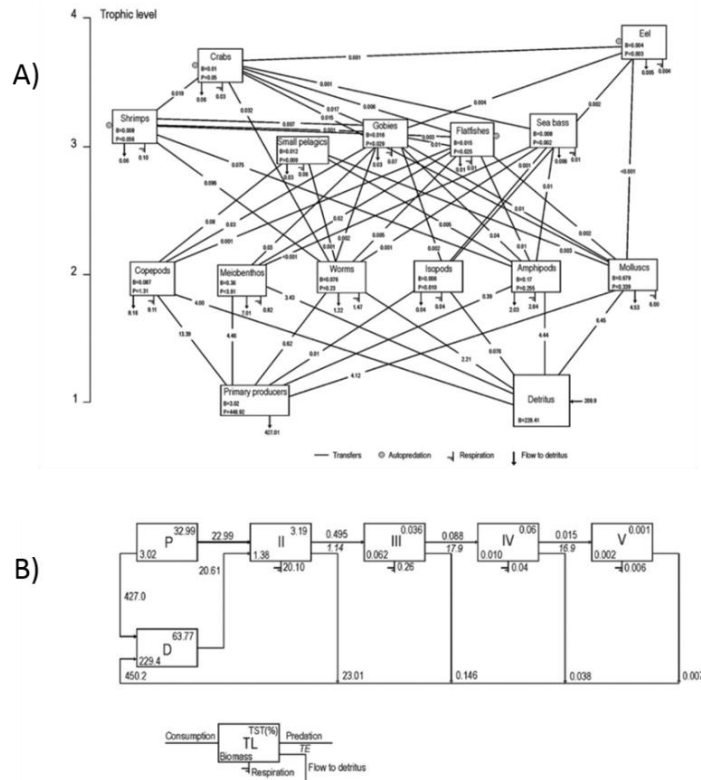


Figure 45 : Représentation du réseau trophique de l'estuaire de la Canche sous deux formes différentes. A) diagramme des flux de l'estuaire où seulement les transferts les plus importants sont représentés ($\geq 0,001 \text{ gC. m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$ et $> 2\%$ de la valeur totale des flux). B) Flux trophiques pour l'estuaire organisé selon les niveaux trophiques (TL) sous forme de spine de Lindeman. Le niveau trophique I est partagé entre producteurs primaires (P) et détritus (D). TE : efficacité de transfert (%), TST : « total system throughput » (somme totale des flux). Valeurs en $\text{gC. m}^{-2} \cdot \text{an}^{-1}$. (Schémas issus de Selleslagh et al., 2012).

| Indice ENA | Dénomination | Description et interprétation biologique |
|---|---|--|
| Activité totale du système et organisation | | |
| TST | Total System Throughput (Ulanowicz, 1986) | Somme de tous les flux se produisant dans le système. Interprété comme un indicateur de l'activité du système Mesure la taille de l'écosystème et son activité totale |
| TE | Transfer Efficiency (Lindeman, 1942) | Fraction des flux totaux de chaque niveau trophique parvenant jusqu'au niveau supérieur. Obtenue par calcul des valeurs moyennes de chaque flux pour chaque compartiment. Plusieurs définition dans la littérature. |
| EE | Efficacité Ecotrophique | L'efficacité écotrophique d'un groupe est la fraction de la production totale qui est utilisée (consommée) dans le système (par pêche ou prédation. Elle correspond au % moyen de la production d'un niveau trophique convertit en production par le niveau trophique suivant. |
| MTE | Mean trophic efficiency (ou mean transfer efficiency) | Moyenne géométrique des efficacités de transfert pour les niveaux trophiques de II à IV |
| MTL | Niveau trophique moyen | « Mean Trophic Level ». Estimation des niveaux trophiques des espèces dominant la biomasse. Moyenne pondérée du niveau trophique pour les groupes fonctionnels possédant un niveau trophique >2 . |
| Hr | Diversité des flux | Calculé comme un index de Shannon-Wiener des flux. Interprété comme un indicateur de redondance des processus de l'écosystème et de stabilité globale du réseau trophique. |
| Rôle direct des espèces dans la structure et le fonctionnement | | |
| KS | Keystoneness index (Libralato et al., 2006) | Index de la capacité d'un groupe trophique composé d'une faible biomasse à influencer les autres groupes trophiques. |

| Nombre de liens et force des interactions | | |
|---|--|---|
| C | Connectance | Une connectance augmentée diminue le risque de changements (stabilité améliorée). Bon indicateur de la robustesse d'un réseau trophique et indirectement de la stabilité de l'écosystème |
| Le Recyclage | | |
| FCI | Finn's Cycling Index (Finn, 1976) | Ratio entre les flux générés par le cyclage et la somme de tous les flux se produisant dans le système (TST). Le FCI fournit le pourcentage de tous les flux générés par le cyclage (<i>i.e.</i> le pourcentage de carbone s'écoulant dans les voies circulaires). Communément employé comme mesure du développement de l'écosystème Quantifier l'ampleur du recyclage est une indication de stress ; plus le recyclage est important plus la résilience est importante |
| D/H | Ratio Detritivorie/Herbivorie (Ulanowicz, 1992) | Ratio entre la somme de tous les flux de prédation sur le compartiment des détritiques et la somme de tous les flux de prédation sur les producteurs primaires. Une augmentation du ratio indique un changement vers un réseau trophique davantage basé sur les détritiques, alors qu'une diminution indique une importance plus marquée des producteurs primaires dans les interactions. De faibles valeurs de D/H sont compatibles avec de forts niveaux de stress |
| L'Omnivorie | | |
| SOI | System Omnivory Index (Libralato <i>et al.</i> , 2008) | Moyenne pondérée des indices d'omnivorie de chaque compartiment consommateur. Indicateur de l'adaptation globale des régimes alimentaires des consommateurs. Caractéristique d'un groupe à se nourrir sur plusieurs niveaux Une augmentation indique un stress dû à une pression environnementale/anthropique (une diminution indique une réduction du stress) |
| Maturation de l'écosystème, croissance et développement | | |
| APL | Average Path Length = Longueur de chaîne | Nombre moyen de groupes à travers lesquels passer un flux sortant ou entrant Une augmentation traduit une complexification de la structure du système (ce qui se produit lors de la maturation) Une chaîne courte est associée à un haut niveau de stress |
| A | Ascendance (Ulanowicz, 1986) (Ulanowicz et Abarca-Arenas, 1997) (Ortiz et Wolff, 2002) | L'ascendance est une mesure de l'activité du système (TST) liée à son degré d'organisation (Average Mutual Information, AMI), soit $A = TST \times AMI$. A est reliée au statut de développement ou à la maturité de l'écosystème. Un système à haute ascendance correspond à une forte stabilité interne (suffisamment de contraintes internes pour permettre une structure hautement organisée). Une faible ascendance est liée à un système immature Des valeurs élevées signifient que le système est plus actif pour contraindre les flux le long de voies spécifiques |
| AMI | Average Mutual Information (Hirata et Ulanowicz, 1984) | Exprime le degré d'organisation des échanges entre les groupes fonctionnels. Une augmentation indique une spécialisation augmentée et un flux contraint. |
| A / DC | Ascendance Relative (Ulanowicz, 2001, 2009) | Indice de l'organisation du réseau Plus ce ratio est haut, plus le système est organisé DC peut être perçu comme la capacité max de développement de l'écosystème |
| Overhead | | Fraction de l'écosystème qui n'est pas une structure organisée et quantifie combien il est inefficace (d'un point de vue thermodynamique, on pourrait dire que cela correspond à l'entropie) Force en réserve de l'écosystème |

Tableau 7 : Récapitulatif des indices couramment employés pour caractériser la structure des réseaux trophiques (indices de l'Ecological Network Analysis).

7.2. ENJEUX ET QUESTIONNEMENTS DE RESTAURATION

La perte massive de biodiversité est aujourd'hui reconnue comme un élément majeur dans l'accélération du déclin du fonctionnement des écosystèmes (Naeem *et al.*, 1994 ; Hooper *et al.*, 2012, Chevallot *et al.*, 2018). L'extinction de multiples espèces impliquées dans le fonctionnement a notamment pour effet de diminuer la productivité des écosystèmes en modifiant les transferts d'énergie et leur efficacité. Les perturbations d'origine anthropique exercent des pressions de plus en plus fortes sur les écosystèmes et des activités telles que la pêche et les dragages, les aménagements, les modifications de la salinité, l'eutrophisation, les contaminants etc., et modifient profondément la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Dans ce contexte, la gestion des écosystèmes côtiers et estuariens a besoin de s'appuyer sur des outils quantitatifs pour :

- comprendre et prédire les influences des pressions anthropiques sur des espèces d'intérêt et sur le fonctionnement auquel elles contribuent ;
- définir des aires à protéger et des outils d'aide de gestion pour les activités humaines, et déployer des mesures de restauration.

Les activités de restauration visent le plus souvent à rétablir des conditions favorables pour des espèces cibles, mais oublient parfois que ces espèces appartiennent à un réseau trophique auquel elles participent plus ou moins activement. Les effets de la restauration sur la dimension entière du réseau peuvent influencer les espèces cibles directement ou indirectement *via* les changements dans les flux d'énergie circulant dans les réseaux trophiques des écosystèmes. Anticiper le potentiel trophique des habitats fonctionnels et leur capacité d'accueil pour les organismes est très important lorsqu'on envisage de restaurer des habitats qui sont censés soutenir des fonctions vitales pour les organismes (par exemple, habitats nourricerie).

7.3. OUTILS DES RÉSEAUX TROPHIQUES

Dans le but de comprendre comment les écosystèmes fonctionnent et réagissent à leur exploitation et modification, il n'y a souvent pas d'autre choix que celui de les modéliser. Etant donné la grande variété de définitions autour des écosystèmes (considérant leurs tailles, leurs emprises, leurs frontières, etc.), il n'est pas surprenant de trouver dans la littérature une grande diversité dans les approches de modélisations des interactions trophiques. Ces modélisations incluent donc de façon différentes les relations entre les compartiments biologiques. Par exemple, les modèles biogéochimiques (partie 4.3.) incorporent traditionnellement des informations physiques et chimiques déterminant la dynamique du phytoplancton et du zooplancton. Ils peuvent se baser sur des équations décrivant les relations proie-prédateur (équations de Lotka-Volterra) et sur les liens nutriments-phytoplancton-zooplancton-détritus (NPZD) (ex : modèle de l'estuaire de la Guadiana, développé par Wolanski *et al.*, 2006). Bien que certains stressors d'origine anthropique (changements dans la température, la salinité ou les apports de nutriments) peuvent être pris en compte dans ces modèles, la faible résolution (et parfois l'absence) de niveaux trophiques plus élevés (comme les top prédateurs) limite leur utilité pour comprendre des impacts à plus grande échelle. Un autre volet de modèles trophiques travaille en revanche en incluant de façon la plus holistique possible les groupes biologiques allant des producteurs primaires aux top prédateurs. Ils sont définis comme des « whole ecosystem models ».

Initialement développés pour évaluer les effets de la pêche sur les écosystèmes, ces modèles trophiques ont aujourd'hui été étendus et modifiés pour inclure d'autres effets d'origine anthropique comme l'eutrophisation ou les modifications physiques de l'habitat, ce qui en fait donc des outils prometteurs pour aider à la restauration.

Dans cette section, nous avons choisi de développer cette catégorie d'outils (« whole ecosystem models ») et voir dans quelles conditions ils peuvent être mobilisés pour comprendre et prédire les réponses de fonctionnement des réseaux trophiques aux modifications (allant de la perturbation jusqu'à la restauration). Ils reposent sur une analyse à la fois **statique** et **dynamique** du fonctionnement des réseaux trophiques (aussi appelé « Ecological Network Analysis » ou « ENA »).

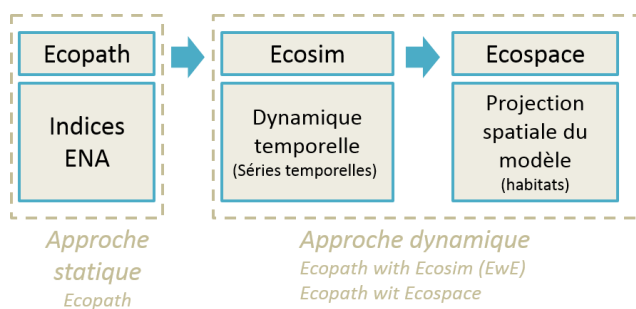
- Approche statique de l'écosystème :

les réseaux trophiques peuvent être décrits qualitativement (diversité, nombre de flux et topologie générale) ou quantitativement (magnitude des flux) (Legendre et Niquil, 2013). Les indices dérivés de l'Ecological Network Analysis (ou ENA), combinent les aspects qualitatifs et quantitatifs de la dynamique des écosystèmes (Ulanowicz, 1986). Cette description permet de fournir un instantané des pools de biomasse et des flux de l'écosystème.

- Approche dynamique de l'écosystème :

les réseaux trophiques peuvent aussi être décrits dynamiquement et leur fonctionnement simulé face à divers scénarios.

7.3.1. Le principe de fonctionnement du modèle / logiciel ECOPATH



Ecopath¹³ (Christensen et Walters, 2004) est à la fois le logiciel et le modèle trophique dynamique le plus employé. Il permet de comprendre l'**organisation** et le **fonctionnement** trophique d'un écosystème. Il peut être couplé à un module appelé « **Ecosim** » qui permet d'intégrer l'aspect dynamique (Ecopath with Ecosim ou EwE) de la modélisation et à un autre module « **Ecospace** » qui

permet de créer une représentation spatialement explicite du modèle construit (visualisations des variables de l'habitat par exemple). Le module dynamique Ecosim permet de détecter les changements dans les réseaux trophiques en réponse à des modifications environnementales (diverses perturbations de l'environnement d'origine anthropiques comme les aménagements, les modifications de la salinité, l'eutrophisation, la surpêche).

Le modèle Ecopath a largement été employé à travers le monde avec plus de 500 modèles établis sur des écosystèmes côtiers (littoraux et estuariens) et marins (Heymans *et al.*, 2011 ; Heymans *et al.*, 2014 ; Colléter *et al.*, 2015).

Le modèle initial repose sur deux équations fondamentales : une équation décrivant la **production** pour chaque groupe trophique du réseau et une autre décrivant la **consommation** pour chaque groupe trophique du réseau. Elles sont ensuite résolues pour assurer l'équilibre de l'énergie et de la masse.

¹³ NB : D'autres modèles existent comme Osmose ou Altantis, mais leur complexité et leur coût (à tous les niveaux) d'utilisation fait que nous ne les présenterons pas ici (peu de personnes en France travaillent avec ces modèles/logiciels).

Équation de production

L'équation de production (ou équation des flux sortants) indique comment se répartit la production de chaque groupe trophique.

$$\text{Production} = \text{Prédation} + \text{Mortalité annuelle} + \text{Captures} + \text{Migration} + \text{Accumulation de biomasse}$$

Pour chaque groupe trophique i , cette relation se traduit donc de la façon suivante :

$$P_i = M2_i B_i + M0_i B_i + Y_i + Ex_i + Ba_i$$

Où :

P_i : Production du groupe i ($t \cdot km^{-2} \cdot an^{-1}$)

B_i : Biomasse totale du groupe i ($t \cdot km^{-2}$)

$M2_i$: Mortalité naturelle par prédation du groupe i ($.an^{-1}$)

$M0_i$: Mortalité naturelle par autres causes du groupe i ($.an^{-1}$)

Y_i : Captures imputables à la pêche dans le groupe i

Ex_i : Exportations du groupe i (courants, migrations, prédation par l'extérieur du système) ($t \cdot km^{-2} \cdot an^{-1}$)

Ba_i : La biomasse accumulée par le groupe i pendant l'année ($t \cdot km^{-2} \cdot an^{-1}$)

La prédation $M2$ correspond à la quantité de biomasse du groupe i consommée par l'ensemble des groupes prédateurs j du groupe i . Elle peut donc s'écrire :

$$M2_i B_i = \sum_j Q_j DC_{ij}$$

Où :

Q : la consommation du groupe prédateur j

DC : la fraction du groupe proie i dans le régime alimentaire du prédateur j .

Les autres causes de mortalité naturelles $M0$ sont égales à la quantité de biomasse produite par le groupe i non utilisée par le réseau trophique. Elles peuvent s'écrire :

$$M0_i B_i = P_i (1 - EE_i)$$

Où :

EE_i : l'efficacité écotrophique du groupe i , définie comme la proportion de la production du groupe i qui n'alimente pas le compartiment détritique, mais qui est utilisée (consommée dans le réseau, exportée, accumulée ou pêchée).

L'équation initiale de la production peut donc aussi être exprimée de la façon suivante :

$$P_i = \sum_j Q_j DC_{ij} + P_i (1 - EE_i) + Y_i + Ex_i + Ba_i$$

Et peut aussi s'écrire :

$$\left(\frac{P_i}{B_i}\right) B_i EE_i - \sum_j \left(\frac{Q_j}{B_j}\right) B_i DC_{ij} - Y_i - Ex_i - Ba_i = 0$$

Équation de consommation

L'équation de consommation (ou équation des flux entrants) indique comment se répartit la consommation de chaque groupe trophique.

| |
|---|
| Consommation = Production Hétérotrophe + Respiration + Nourriture non assimilée |
|---|

Pour chaque groupe trophique i , cette relation se traduit par l'équation suivante :

$$Q_i = PH_i + R_i + \left(\frac{U_i}{Q_i}\right) Q_i$$

Où :

Q : Consommation du groupe i

PH : Production Hétérotrophe

R : Respiration du groupe i

U/Q_i : le ratio de l'alimentation non assimilée sur la consommation

La Production Hétérotrophe (PH) est la quantité de biomasse produite par le groupe i non issue de la Production Primaire PP du groupe i . Elle peut donc être exprimée de cette façon :

$$PH_i = P_i(1 - PP_i)$$

La consommation peut donc être décrite par cette équation :

$$Q_i = P_i(1 - PP_i) + R_i + \left(\frac{U_i}{Q_i}\right) Q_i$$

On obtient ainsi:

$$R_i = -\left(\frac{P_i}{B_i}\right) B_i(1 - PP_i) + \left(\frac{Q_i}{B_i}\right) B_i\left(1 - \left(\frac{U_i}{Q_i}\right)\right)$$

Pour que le modèle puisse résoudre les équations présentées ci-dessus, il faut le paramétrer à l'aide des **données suivantes** pour chaque groupe d'intérêt :

- La composition des régimes trophiques pour chaque groupe DC_{ij}
- L'accumulation de biomasse (Ba_i)
- La migration nette (exportations) (E_i)
- Les prises (pour les espèces pêchées) : Y_i
- Le taux de non assimilation (U_i/Q_i)

Le modèle fonctionne en utilisant ces données en les combinant en algorithmes. Il utilise une routine d'inversion de matrice pour estimer les paramètres basiques manquants afin que l'équilibre de masse soit conservé.

Les **paramètres de sortie** du modèle sont :

- La respiration (R_i)
- La biomasse totale (B_i)
- Le ratio production : biomasse (P_i/B_i)
- Le ratio consommation : biomasse (Q_i/B_i)
- Efficacité écotrophique (EE_i)

Le plus souvent, le paramètre estimé est EE_i , les paramètres B_i , (P/B_i) et (Q/B_i) étant généralement connus. A l'inverse, lorsque la biomasse B_i est inconnue, l'efficacité trophique EE_i doit être fixée. Quand l'un des deux ratios (P/B_i) ou (Q/B_i) est inconnu, c'est le ratio production : biomasse (P/Q_i) qui est fixé.

Une fois que le modèle est équilibré, il est chargé dans le package **Ecosim (Ecopath with Ecosim ou EwE)**, où la **dynamique temporelle** de l'écosystème modèle peut être simulée. Des données référence de séries temporelles peuvent alors être chargées pour un scénario donné et chaque série peut être pondérée sur une estimation a priori de la qualité des données. Lorsque l'utilisateur fait tourner le modèle sur la période de temps sur laquelle les données sont rentrées, le modèle donne d'abord une mesure statistique permettant d'appréhender la **qualité de l'ajustement** du modèle aux données (« goodness for fit measure »).

Le modèle peut aussi être ajusté pour minimiser la somme des carrés des écarts en ajustant les paramètres liés au phénomène de densité dépendance (proie/prédateur) ou bien en utilisant des **fonctions de forçage ou de médiation**. Les fonctions de **forçage** permettent à l'utilisateur **d'ajuster le modèle selon différents cas de figure qui peuvent se produire dans les écosystèmes**. La fonction de forçage est un multiplicateur des interactions trophiques. Cette fonction, en étant appliquée à un groupe peut donc permettre de moduler le taux de recherche par les prédateurs. Elle utilise des facteurs externes au modèle pour diriger la consommation et la production. La fonction de **médiation** en revanche, utilise des facteurs non trophiques internes au modèle, c'est-à-dire que les biomasses de certains groupes altèrent les taux de consommation des autres groupes trophiques. La fonction de médiation peut être appliquée pour influencer le taux d'efficacité de recherche des prédateurs, pour par exemple, pouvoir changer le taux auquel un groupe de proies devient vulnérable à la prédation ou pour changer la taille de refuge disponible dans le modèle.

Le module **Ecospace** du programme EwE peut être appliqué si le système étudié bénéficie de données adéquates sur les **distributions des espèces et de l'habitat**. Ecospace travaille en utilisant les algorithmes temporels dynamiques d'Ecosim et les applique ensuite sur un maillage spatialisé qui représente les différents types d'habitat du système (par exemple selon la bathymétrie ou le type de sédiment). Il permet donc aux groupes incorporés dans le modèle Ecosim d'avoir des préférences pour certains types d'habitat. EwE est un outil flexible qui permet l'incorporation de **stresseurs trophiques et non-trophiques** dans les modèles. Très utilisé pour décrire et établir les réseaux trophiques de nombreux milieux littoraux et dans une moindre mesure, estuariens, son application à des problématiques de gestion est plutôt récente ([Vasslides et al., 2017](#)).

Nous avons choisi de présenter ici des exemples d'application d'EwE face à différentes problématiques de gestion (**eutrophisation**, modifications de la **salinité**, impacts **d'aménagements** et analyse de **scénarios de restauration**) et de discuter des bénéfices et inconvénients de ces approches.

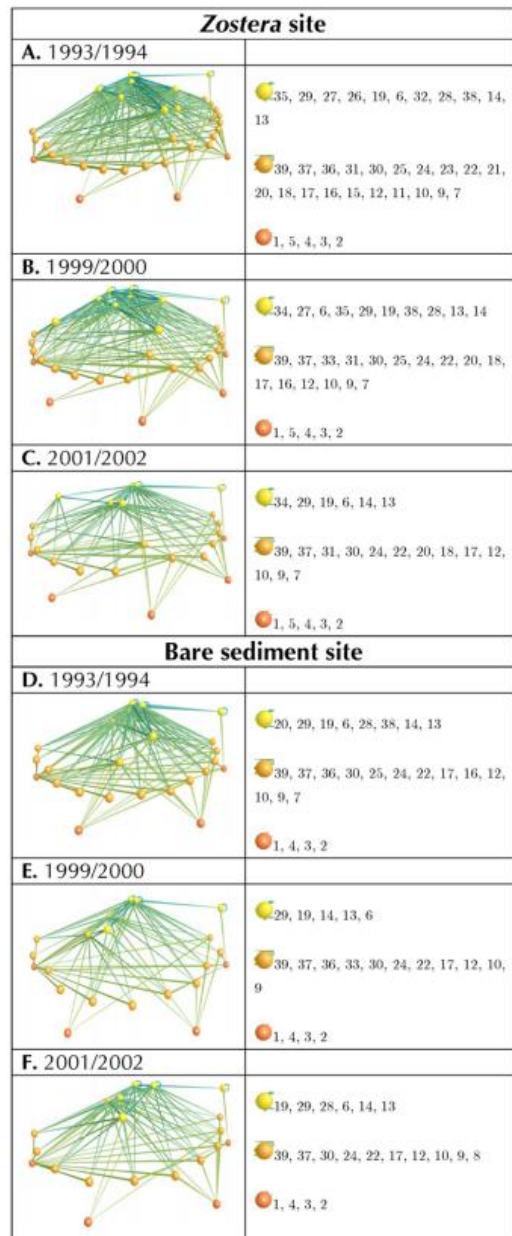
7.3.2. Application à des problématiques d'eutrophisation

L'eutrophisation est le résultat d'un déséquilibre dans les apports en nutriments et la production primaire. Les phénomènes découlant de l'eutrophisation ont des impacts souvent très négatifs sur l'ensemble des écosystèmes (hypoxie, blooms d'algues, toxicité, changements dans la composition des espèces), (pour la description des mécanismes sous-jacents et conséquences de l'eutrophisation, (partie 4.1.). Généralement, deux méthodes sont utilisées pour prendre en compte les effets de l'enrichissement en nutriments ; soit travailler seulement avec EwE, soit coupler EwE avec des modèles biogéochimiques.

Travailler seulement avec EwE

Dans deux études portant sur l'estuaire du Mondego (Portugal), [Patricio et Marques \(2006\)](#) et [Baeta et al., \(2011\)](#) ont divisé l'estuaire du Mondego en plusieurs zones selon leur condition d'eutrophisation (fort, moyen, faible). Ils ont construit des modèles individuels pour chaque zone, ce qui leur a permis de comparer les conditions sur le long du gradient estuarien. Pour cela, les auteurs ont effectué une comparaison basée sur les **indices ENA** (Ecological Network Analysis) fournis par le logiciel EwE ([Christensen et al., 2008 ; 2009](#)).

Figure 46 : Représentation des 6 réseaux trophiques de l'estuaire. (A-C) site de zostères pour les 3 périodes étudiées. (D-F) site à sédiments nus. La colonne de droite indique le nombre de groupes trophiques du réseau ainsi que leur niveau trophique (couleurs : rouge : producteurs primaires ; orange : consommateurs primaires et jaune : consommateurs secondaires) (Schéma de Baeta et al., 2011).



[Baeta et al., 2011](#) ont développé 6 réseaux trophiques à l'aide de EwE pour évaluer l'ampleur des changements dans les réseaux trophiques benthiques de l'estuaire suite à diverses actions mises en place sur une dizaine d'années pour diminuer le phénomène d'eutrophisation. Plus précisément, les auteurs ont évalué pour deux sites à typologie d'habitat différente (herbier de zostères et sédiments nus) les effets de 3 périodes : (1) période d'enrichissements en nutriments (1993/1994), (2) période de la mise en place des mesures d'atténuation (1999-2000) et (3) post-crue centennale (2001-2002) sur les réseaux trophiques des deux habitats (soit 6 réseaux). L'analyse des réseaux montre par exemple que le site à zostères, grâce à sa communauté complexe, possède un plus grand nombre de compartiments trophiques et un plus fort niveau d'activité du système (Figure 46) (indiqués par les indices ENA comme la somme totale des flux, les flux de détrit, l'omnivorie).

Coupler EwE à des modèles biogéochimiques

Incorporer les effets de l'eutrophisation dans le modèle trophique implique dans cette approche de lier des modèles EwE à des modèles biogéochimiques. Ceci peut être réalisé en faisant passer l'information contenue dans le modèle biogéochimique vers le modèle trophique. Dans une étude menée sur la Chesapeake Bay qui avait pour but de comprendre les impacts de la qualité de l'eau sur la végétation aquatique submergée et sur une espèce de crabe d'intérêt économique, [Ma et al. \(2010\)](#) ont lié un modèle de qualité de l'eau (modèle **CE-QUAL-IM**, voir partie 4.3.2.) à un modèle construit dans EwE. Les auteurs ont fait tourner le premier modèle biogéochimique de la qualité de l'eau sous plusieurs scénarios de diminution des apports de nutriments. Ce modèle a permis d'obtenir les biomasses simulées de la végétation aquatique submergée ensuite incorporées dans le modèle EwE. Dans cette étude, les auteurs ont employé la **fonction de médiation** pour mieux paramétrer les relations entre la végétation et les crabes pour que le taux de recherche efficace des prédateurs de crabes et la vulnérabilité des crabes diminuent à mesure que la biomasse augmente. Sous scénarios de réduction des nutriments, la biomasse de végétation aquatique submergée augmenterait, ce qui pourrait relâcher la pression de prédation sur les crabes (ils se cachent dans la végétation) et mènerait à une augmentation de leur biomasse, et ce, selon la force des interactions entre la végétation et la prédation sur les crabes.

Dans la même idée, [Cercio et al., 2010](#), ont aussi utilisé les données de sorties du même modèle biogéochimique (CE-QUAL-IM) que celui employé par [Ma et al. \(2010\)](#) comme entrées dans le modèle Ecopath. Cette fois, les auteurs ont utilisé le modèle Ecopath pour évaluer le potentiel des actions de gestions face à l'eutrophisation sur la Chesapeake Bay (USA). Ils ont cherché à analyser les effets de l'eutrophisation sur la prédation et les voies possibles d'alimentation des poissons planctonivores qui se nourrissent du phytoplancton dont les concentrations explosent en conditions d'eutrophisation. Les résultats du couplage des deux modèles montrent qu'une augmentation de 20% dans la prédation du phytoplancton par une espèce de poisson commerciale en particulier (le menhaden de l'Atlantique ; *Brevoortia tyrannus*) permet une réduction de biomasse phytoplanctonique et une amélioration du recyclage des nutriments.

7.3.3. Application à des problématiques de salinité

La salinité des estuaires peut être influencée par des **altérations dans les apports d'eau douce** imputables aux barrages, à des diversions d'eau douce, à divers aménagements et au changement climatique. La réponse des espèces aux changements de salinité dépend de leur propre tolérance mais aussi des interactions trophiques qu'elles partagent avec d'autres espèces. Les approches incorporant les effets de la salinité sur les réseaux trophiques semblent plutôt rares, néanmoins en voici un exemple. Les idées actuelles pour restaurer certains estuaires américains, notamment en Louisiane, consistent à réintroduire l'eau du Mississippi *via* des **diversions** d'eau douce du fleuve vers les zones humides qui sont hydrologiquement déconnectées ([Day et al., 2014](#)). Dans une étude menée par [de Mutsert et al. \(2012\)](#), le modèle EwE a été employé pour simuler les effets des changements de salinité causés par un projet de restauration (diversion d'un bras du Mississippi en 1986-1990) sur les distributions de biomasses des espèces estuariennes de nekton (invertébrés nageurs et poissons). Les auteurs ont d'abord construit un modèle Ecopath à partir des données de monitoring pré-restauration (5 ans) avant la création de la diversion. Ils ont ensuite appliqué

EwE avec une nouveauté qui consistait à inclure la **salinité comme une fonction de forçage** et de l'associer aux gammes de tolérance des espèces de chaque pool de biomasse. EwE a ensuite été utilisé pour simuler 3 scénarios de diversion engendrant une faible (scenario 1), moyenne (scenario 2) ou forte (scenario 3) salinité dans l'estuaire. L'emploi de la fonction salinité dans EwE a permis au modèle de mettre en évidence les effets directs de la salinité sur les espèces (diminution de la biomasse en dehors des gammes de tolérance) mais aussi ses effets indirects résultants des interactions trophiques. L'analyse des différents scénarios de diversion n'a pas montré de différences significatives dans les distributions modélisées des pools de biomasse avant et après la diversion d'eau douce (Figure 47). En revanche, cela a permis d'identifier une redistribution des espèces dans l'estuaire plutôt qu'un remplacement, comme redouté par les gestionnaires.

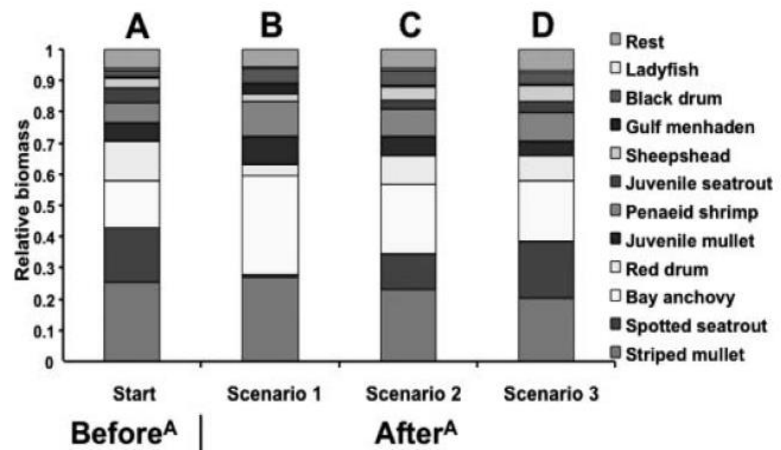


Figure 47 : Distribution de la biomasse des espèces issues du modèle de base Ecopath (Start) et sous 3 scénarios obtenus avec Ecosim. Les lettres au dessus des barres indiquent que les scénarios sont significativement différents entre-eux. La lettre A associée aux désignations « Before » et « After » indique qu'il n'y a pas de différence entre avant (le modèle Ecopath) et après (les 3 scénarios finaux obtenus avec Ecosim) la création de la diversion d'eau douce. Les espèces contribuant sont listées à la droite de la figure. (Schéma de Mutsert et al., 2012.)

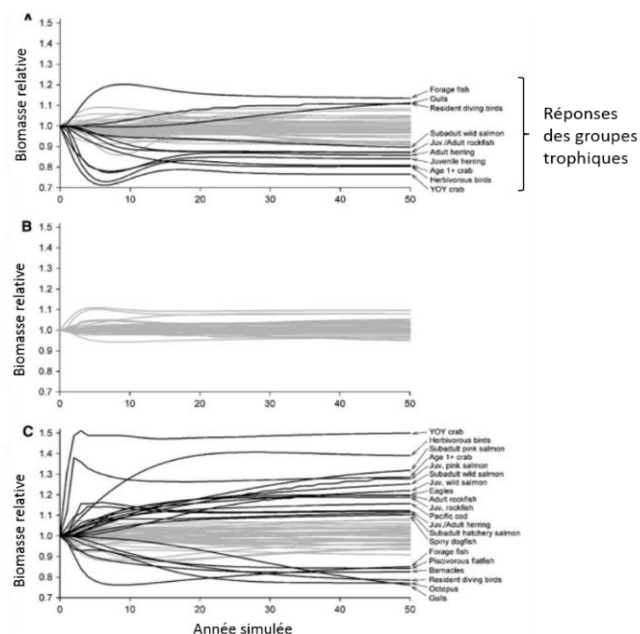
7.3.4. Application à des scénarios de modification de surface d'habitats

Pouvoir quantifier et prédire des changements de biomasse en réponse à des modifications d'habitat représente un enjeu très important dans le contexte de la restauration. Nous avons identifié deux exemples qui ont justement fait appel à EwE pour quantifier les changements de biomasse imputables à la restauration en comparant plusieurs scénarios. Les deux exemples diffèrent par leur approche ; la première vise à projeter les potentiels effets d'une future restauration (Plummer et al., 2013), alors que l'autre vise à évaluer les changements associés aux efforts de restauration (Frisk et al., 2011).

La restauration de végétation aquatique submergée est une préoccupation importante sur certains estuaires (par exemple en Australie ou sur les façades est et ouest des USA) et peut s'envisager par des actions de plantations, ou de suppression des espèces indésirables (voir Capderrey et al., 2016). Dans une étude portant sur l'analyse des potentialités de restauration à l'échelle du Puget Sound (Washington, USA), Plummer et al. (2013) (fiche application) ont cherché à projeter les effets de plusieurs scénarios de restauration de couverture de surface de la végétation sur les communautés marines (plusieurs guildes trophiques d'oiseaux, plusieurs classes d'âges de poissons et plusieurs classes d'âges de macroinvertébrés nageurs). Les auteurs ont employé la fonction de médiation dans EwE pour moduler (comme réalisé par Ma et al., 2010 dans le contexte d'eutrophisation) la relation entre la biomasse et les organismes s'y réfugiant. Dans cet exemple, les auteurs ont modulé la relation de telle façon qu'une augmentation de la densité de lits de végétation aquatique submergée créent des refuges pour les petites proies et diminuent l'efficacité de recherche des prédateurs. Les

effets de médiation ont été appliqués sur les juvéniles de l'année de saumon, de harengs et de crabes (YOY : « young of the year » en anglais). Trois fonctions de médiation ont été définies pour les augmentations de biomasse de zostères. La première augmente le taux auquel les proies sont vulnérables aux juvéniles de saumon, la seconde augmente la quantité de refuge pour les juvéniles de saumon pour se protéger des prédateurs et la troisième augmente l'efficacité de recherche par les juvéniles de harengs. En termes de paramétrisation, les auteurs ont effectué leurs simulations à partir d'un état initial correspondant au réseau trophique construit dans les années 2000. Les auteurs ont employé le modèle EwE pour plusieurs scénarios combinés à des pourcentages théoriques de couverture végétale restaurée (-50 % de diminution de couverture par rapport au niveau actuel, +20 % et + 100 % de couverture par rapport au niveau actuel) et ont examiné les réponses des différentes communautés marines étudiées (66 groupes trophiques inclus dans l'analyse) (Figure 48). L'amplitude des changements dans la biomasse de zostères exerce une influence marquée sur la réponse du réseau trophique. En effet, une diminution de 50 % de la couverture de zostères entraîne une diminution dans les biomasses des groupes « médiés » (ceux concernés par l'application de la fonction de médiation). La diminution de la couverture provoque aussi une chute de biomasse dans les autres groupes fonctionnels par voies trophiques directes (par exemple les oiseaux herbivores qui consomment les zostères) ou indirectes (poissons qui se nourrissent de crabes qui sont dans les zostères). En revanche, certains groupes voient leur biomasse augmenter dû au relâchement de la pression de prédation ou de compétition (Figure 48 A). Une augmentation de 20% de la couverture de zostères entraîne des changements assez marqués par rapport à une situation de diminution de -50 %, ramenant l'ensemble des groupes trophiques autour de valeurs de biomasse similaires (Figure 48 B). Enfin, une augmentation de 100% de la biomasse de zostères entraîne des changements dans bien plus de groupes : des augmentations dans les groupes « médiés » et dans les autres consommateurs et des déclinés dans de nombreux de leurs groupes proies ou compétiteurs (Figure 48 C). L'augmentation de la quantité d'habitat (traduit par l'augmentation de la biomasse de zostères) entraîne des biomasses plus importantes pour l'ensemble des groupes marins. Dans ce cas de figure, les simulations effectuées permettent de montrer qu'une amélioration de 20 % de la couverture n'est pas suffisante si le but de la restauration est de récupérer des biomasses satisfaisantes dans l'ensemble des compartiments du réseau trophique. L'emploi du modèle trophique a permis d'appuyer numériquement l'effort de restauration à mener. Les modèles trophiques sont un soutien important pour calibrer les efforts à mener et ce d'autant plus qu'ils peuvent intégrer des interactions complexes entre les espèces et l'habitat modulables grâce aux fonctions de médiations paramétrables dans le modèle.

Figure 48 : Visualisation des biomasses relatives des groupes trophiques composant le réseau trophique du Puget Sound, en réponse aux à différentes biomasses restaurées de zostères (-50 %, +20 % ou +100 %). Les lignes représentent l'évolution de la biomasse (relative à l'an 0) des 66 groupes fonctionnels du réseau trophique. Les groupes ayant changé d'au moins 10 % dans leur biomasse à t+50 ans sont indiqués par les lignes noires. Schéma de Plummer et al., 2013.



Dans une approche différente, [Frisk et al., \(2011\)](#) (fiche d'application) ont déterminé le gain de production engendré par les projets de restauration de marais intertidaux dans la Baie du Delaware (USA). Les auteurs ont effectué des simulations à l'aide d'EwE en se basant sur un scénario dit de « no restoration » pour estimer la productivité qui aurait été perdue s'il n'y avait pas eu de restauration (comme une sorte d'approche rétrospective). Le modèle construit comprenait 47 groupes fonctionnels et les données de biomasse, d'abondance de prises et démographiques nécessaires pour paramétrer le modèle ont été obtenues à partir de la littérature. Les résultats obtenus en comparant les scénarios sans restauration et celui ayant été appliqué ont permis de conclure qu'une augmentation de 3% de la surface des marais intertidaux a entraîné une augmentation totale de biomasse dans l'écosystème de 47,7 t.km⁻².an⁻¹.

À la différence des approches présentées précédemment ([Plummer et al., 2013](#) ; [de Mutsert et al., 2012](#) ; [Ma et al., 2010](#)), les auteurs n'ont pas utilisé de fonction de médiation pour simuler les effets indirects de la zone restaurée (les marais intertidaux) sur les interactions trophiques. Ils ont en revanche créé une fonction de forçage et l'ont appliquée à deux groupes de leur modèle qui dépendent des marais (méiofaune et macrofaune). Les fonctions de forçage sont utilisées pour relier directement les interactions entre deux groupes ; c'est-à-dire dans ce cas, on suppose que les réductions dans la biomasse des marais intertidaux entraînent des réductions directes dans la biomasse de la méiofaune et de la macrofaune.

7.3.5. Améliorations statistiques

Des améliorations à l'utilisation Ecopath ont été récemment apportées pour renforcer les conclusions écologiques. Il s'agit notamment de :

LIM-MCMC : Linear Inverse Modelling Technique (modélisation inverse) : il s'agit d'une méthode qui permet d'estimer tous les flux des réseaux trophiques. Pour obtenir l'estimation des flux, LIM-MCMC (Package R, LIMSOLVE, [Soetaert, 2009](#)) permet d'obtenir les valeurs de tous les flux inconnus en partant d'un nombre réduit de paramètres connus et des contraintes locales et globales sur les processus éco-physiologiques ([Niquil et al., 2011](#) ; [Tecchio et al., 2016](#)). Pour cela LIM permet d'échantillonner toutes les solutions possibles parmi les valeurs de flux.

L'outil d'amélioration de précision « ENATool » (Matlab), ([Guesnet et al., 2015](#)) : il s'agit d'une routine qui permet de d'apporter des intervalles de confiance aux indices ENA. Elle permet d'importer un modèle Ecopath existant et les incertitudes associées à ses paramètres dans Matlab. L'outil permet aussi de générer un ensemble de modèles Ecopath avec la même structure que l'original et avec des valeurs de paramètres qui varient en se basant sur les limites d'incertitude prescrites. Enfin ENATool permet de calculer un set de 13 indices de l'ENA pour chaque ensemble et des statistiques résumé (summary statistics). L'approche permet de travailler dans des intervalles de confiance plutôt qu'à partir d'une valeur issue d'une matrice qui ne spécifie pas ses incertitudes. Approche qui préconise plutôt d'analyser les résultats sous forme de distribution des paramètres et donc *in fine* d'appréhender l'incertitude.

Le tableau 8 rappelle quelques exemples d'applications du modèle ECOPATH.

| Contexte d'application | Référence | Zone | Méthode appliquée | Détail |
|-------------------------------------|---------------------------------|--|---|---|
| Eutrophisation | Baeta <i>et al.</i> , 2011 | Estuaire du Mondego (Portugal) | Ecopath with Ecosim, ENA Cu | Modélisation des effets de l'eutrophisation et des mesures d'atténuations possibles en se basant sur les groupes trophiques benthiques. |
| Eutrophisation | Patricio et Marques 2006 | Estuaire du Mondego (Portugal) | Ecopath with Ecosim, ENA | Modélisation de l'estuaire pour représenter le gradient d'eutrophisation. Approche basée sur les groupes trophiques de l'estuaire (phytoplanctoniques et zooplanctoniques). |
| Eutrophisation | Ma <i>et al.</i> , 2010 | Chesapeake Bay (USA) | Ecopath with Ecosim Couplage à un modèle biogéochimique (CE-QUAL-IM) | Analyse des effets des facteurs environnementaux (qualité de l'eau) sur les interactions trophiques. |
| Eutrophisation | Cerco <i>et al.</i> , 2010 | Chesapeake Bay (USA) | Ecopath Couplage à un modèle biogéochimique (CE-QUAL-IM) | |
| Modification de la salinité | De Mutsert <i>et al.</i> , 2012 | Bras du Mississippi, estuaires de Louisiane (USA) | Ecopath with Ecosim, Ajout de la fonction salinité dans Ecosim | Projeter les effets d'une réintroduction d'eau douce (en tant que mesure de restauration) sur le nekton estuarien. |
| Restauration d'habitat (surfacique) | Frisk <i>et al.</i> , 2011 | Delaware Bay (USA) | Ecopath with Ecosim, ENA Analyse de plusieurs scénarios | Projeter les gains de biomasses en réponse à une augmentation de surface. |
| Restauration d'habitat (surfacique) | Plummer <i>et al.</i> , 2013 | Puget Sound, Washington (USA) | Ecopath with Ecosim Analyse de plusieurs scénarios | Simulations dynamiques du réseau trophique pour prédire la réponse des communautés marines à la variation de la couverture de zostères. |
| Restauration d'habitat (surfacique) | Zheng et You, 2014 | Bohai Bay (Chine) | Ecopath | Modélisation d'un nouveau réseau trophique (à partir de données actuelles) en prenant comme référence celui de 1982. La comparaison permet l'identification des compartiments déficients. |
| Analyse des perturbations | Selleslagh <i>et al.</i> , 2012 | Estuaires français (Canche, Somme, Seine, Mont Saint Michel, Gironde, Loire, Pertuis Charentais) | Ecopath with Ecosim, ENA | Analyse du fonctionnement de plusieurs estuaires le long d'un gradient de pressions anthropiques. Identification des réponses des ENA. |
| Analyse des perturbations | Tecchio <i>et al.</i> , 2015 | Estuaire de la Seine | Ecopath with Ecosim, ENA | Analyse des effets des perturbations engendrées par la construction de Port 2000 sur le réseau trophique de la portion aval de l'estuaire. Analyse de la contribution de différents habitats au fonctionnement. |

| | | | | |
|---------------------------|------------------------------|-----------------------------|---|---|
| | | | | Analyse de la réponse des ENA aux stress d'origine anthropique et de leur potentiel indicateur. |
| Analyse des perturbations | Tecchio <i>et al.</i> , 2016 | Estuaire de la Seine | Ecopath with Ecosim, ENA LIM-MCMC (Linear Inverse Modelling technique) | Analyse des effets des perturbations engendrées par la construction de Port 2000 sur le réseau trophique de la portion aval de l'estuaire. Utilisation d'une nouvelle méthode LIM-MCMC pour estimer tous les flux du réseau avant et après impacts de Port 2000. |
| Analyse des perturbations | Guesnet <i>et al.</i> , 2015 | Baie de Biscaye | Outil d'amélioration ENAtool (intervalles de confiance) | Application de ENAtool à un modèle Ecopath déjà établi pour la baie. |
| Analyse des perturbations | Niquil <i>et al.</i> , 2014 | Estuaire Mondego (Portugal) | Ecopath with Ecosim, ENA | Analyse de l'impact potentiel des diverses perturbations de l'estuaire sur son statut trophique et recherche de métriques candidates issues des indices ENA. |

Tableau 8 : Exemples d'applications du modèle trophique Ecopath face à différentes problématiques et différents contextes.

À titre d'exemple, et pour illustrer la diversité des approches, dans une étude portant sur les réseaux trophiques de rivière, [Bellmore *et al.*, \(2017\)](#) ont analysé plusieurs scénarios de restauration d'habitat (restauration de végétation, augmentation de la ressource *via* l'ajout de carcasses, ou bien reconnexions hydrauliques) sur les populations de saumons. Pour cela les auteurs ont employé un modèle développé en cours d'eau ; Aquatic Trophic Productivity (ATP) qui a été construit pour explorer comment la restauration peut affecter le réseau trophique en milieu aquatique d'eau douce et les populations. L'originalité de cette approche est que les auteurs ont utilisé une analyse de type Random Forest Analysis pour évaluer l'importance relative des paramètres du modèle trophique dans la biomasse des différents groupes trophiques (c'est-à-dire analyser l'importance relative des différents processus comme l'assimilation de la matière organique, la production du périphyton, consommation des invertébrés, taux de mortalité, etc., dans la production de biomasse pour différents groupes trophiques).

7.3.6. Les approches isotopiques : évaluation et suivi de la qualité trophique des habitats

Anticiper le potentiel trophique des habitats fonctionnels pour les organismes est très important lorsqu'on envisage de restaurer des habitats qui sont censés soutenir des fonctions vitales pour les organismes (par exemple à fonction de nourricerie). L'appui fourni par les isotopes stables peut représenter une aide considérable pour cela. Ces outils ne sont pas nécessairement des outils utilisables en mode prédictif au sens modélisation du terme, mais dont l'utilisation est capitale pour permettre d'anticiper au mieux, suivre et évaluer l'assimilation de la ressource trophique après l'action de restauration ([Wozniak *et al.*, 2006](#)). L'analyse des réseaux trophiques par les isotopes stables $\delta^{13}\text{C}$ et $\delta^{15}\text{N}$ permet de décrire la ressource présente dans les habitats, d'identifier son origine ([Howe et Simenstad, 2011](#) ; [Howe et Simenstad, 2014](#)), décrire les mouvements des organismes à grande échelle ([Vasconcelos *et al.*, 2010](#)) et finalement d'évaluer la connectivité entre certains habitats ([Vinagre *et al.*, 2011](#) ; [Howe et Simenstad, 2014](#)).

La diversité et la variabilité des habitats estuariens telle qu'elle peut être observée sur quelques centaines de mètres fait qu'il est souvent difficile d'identifier la source de la matière organique qui est à la base des réseaux trophiques. Utiliser une telle approche est important pour pouvoir anticiper les potentielles variations spatio temporelles dans les ressources assimilées par la ou les espèce(s) ciblée(s) par la restauration. Dans ce cas, les isotopes permettent de retracer les origines des apports de matière organique qui vont intégrer les réseaux trophiques au niveau des différents habitats estuariens (Selleslagh *et al.*, 2015), voire plus précisément au niveau des nourriceries (Kostecki *et al.*, 2010). L'utilisation des outils isotopiques permet de détecter chez les organismes l'utilisation de certains habitats en particulier. Souvent utilisés dans le cadre de suivi de restauration pour détecter l'atteinte de l'équivalence fonctionnelle avec des réseaux trophiques naturels (Wozniak *et al.*, 2006), les outils isotopiques peuvent être un appui supplémentaire pour aider au design de restauration. En comparaison des modèles présentés jusqu'alors, l'approche peut paraître assez empirique mais elle constitue une base qui permet d'identifier et de fixer des objectifs de qualité d'habitat qui pourront ensuite être mesurés *via* les contenus isotopiques des organismes (Howe et Simenstad, 2011 ; Howe et Simenstad, 2015 ; Nordstrom *et al.*, 2015).

7.4. DOMAINE D'APPLICATION ET LIMITES DES OUTILS

Les modèles basés sur les réseaux trophiques offrent un **cadre de travail holistique** (l'intégralité des écosystèmes), **fonctionnel** (capable de quantifier des flux), **modulable** (fonctions de médiations pour prendre en compte l'intensité des interactions), **précis** (améliorations statistiques), et **couplable** avec diverses problématiques écologiques (eutrophisation, salinité, surface physique d'habitat).

Ils sont de bons outils pour détecter des changements dans la structure et le fonctionnement des réseaux trophiques. En effet, leur paramétrisation en mode prédictif dans le temps (Ecosim) et dans l'espace (Ecospace) est désormais **largement possible pour analyser des scénarios de prospection de restauration d'habitat**. Ils bénéficient actuellement d'une réceptivité croissante, à mesure que la compréhension de la complexité des réseaux progresse et les que appels à les considérer dans la restauration écologique sont de plus en plus forts (Steenbeek *et al.*, 2013 ; Perring *et al.*, 2015 ; Fraser *et al.*, 2015 ; Vander Zanden *et al.*, 2016 ; Svenning *et al.*, 2016 ; Tam *et al.*, 2017).

Les indicateurs issus de l'analyse des réseaux trophiques (indicateurs ENA) servent de **proxys pour plusieurs processus écologiques complexes** (par exemple, la dynamique de croissance, les flux d'énergie) et donnent une représentation de l'état de l'écosystème (par exemple, en termes de biodiversité ou de résilience). Ils prennent une part de plus en plus importante dans la gestion des ressources marines car ils reflètent indirectement l'état des services écosystémiques (Convention pour la diversité biologique, 2013 ; Levin *et al.*, 2014 ; Large *et al.*, 2015). Les indicateurs ENA sont nombreux et **tous ne sont pas opérationnels en l'état**. C'est pourquoi un choix judicieux parmi eux doit être fait pour informer efficacement sur les mesures de gestion / restauration à prendre (Tam *et al.*, 2017). Certains ENA demeurent difficiles dans leur compréhension et emploi (par exemple l'Ascendance) et certains sont toujours soumis à débat dans leur interprétation au sein de la communauté scientifique (exemple, interprétations de l'omnivorie (SOI)). D'un point de vue opérationnel, les indicateurs doivent couvrir les composantes structurelles et fonctionnelles des réseaux, ils doivent être sensibles à la direction et à la magnitude des changements et doivent être faciles à mesurer et à comprendre. En ce sens, de **bons indicateurs candidats**, capables de couvrir la totalité du réseau (holistique) et des flux (fonctionnel) peuvent être le recyclage, l'efficacité de transfert, le ratio détritivorie / herbivorie (D/H ratio), ou encore le niveau trophique moyen (MTL) qui abordent à la fois la structure, la fonction et la résilience des réseaux trophiques.

Dans sa mise en œuvre, la DCE fait appel à des indicateurs pour surveiller l'état des écosystèmes et leur écart au bon état écologique. Les indicateurs hydro-morpho-

sédimentaires et ceux basés sur la composition des communautés (benthiques, piscicoles, macrophytes etc.) sont d'ores et déjà appliqués, mais il reste difficile d'utiliser des indicateurs issus de l'analyse des réseaux trophiques. Appliqués en milieu marin (Rombouts *et al.*, 2013), ils fournissent un état du fonctionnement de l'écosystème et renseignent sur le niveau de stress s'appliquant sur l'écosystème. En revanche, cette interprétation en estuaire est rendue compliquée par la très forte variabilité spatio-temporelle qui mime les effets du stress sur les réseaux. Les ENA **ne peuvent donc pas être interprétés en estuaire en tant qu'indicateurs de stress mais sont pertinents comme indicateurs de suivi et de fonctionnement** (Shepard *et al.*, 2015).

Le fonctionnement des réseaux est le point fondamental du fonctionnement d'un écosystème mais il est **encore est largement sous-estimé** dans les projets de restaurations. Ceci est probablement explicable par les efforts scientifique et technique demandés pour identifier les réseaux et les suivre dans le temps et dans l'espace. Si la mobilisation de ces outils est impossible dans le design de restauration (par manque de compétences ou de données), alors les moyens à déployer doivent avoir pour but l'augmentation de l'hétérogénéité des habitats et leur complexité car le fonctionnement repose sur la diversité et la gamme des possibles interactions au sein d'un réseau.

La construction des modèles trophiques requiert le plus souvent des jeux de données extensifs reposant sur la description précise des relations au sein de l'écosystème concerné. En ce sens, des efforts sont probablement nécessaires pour achever la description de certains réseaux trophiques. Il semble néanmoins qu'à l'échelle de la façade Manche-Atlantique **on dispose actuellement de banques de données suffisamment alimentées** (pêche, bibliographie, recherche scientifique actuelle) pour appliquer ces modèles. Leur **paramétrisation nécessite les compétences de spécialistes** pour définir les interactions entre les compartiments du modèle et éventuellement moduler les fonctions de médiation et d'amélioration statistique que possède Ecopath. Aujourd'hui, le **consortium très développé** autour du logiciel alimente fortement et régulièrement le retour d'expérience et facilite son utilisation.

8. Conclusion

Dans un contexte de pressions physiques croissantes et de changement climatique, l'urgence de restaurer, est un défi qui laisse de moins en moins de place aux démarches empiriques ; bien que ce soit encore souvent le seul moyen dont on dispose. Déconvoquer les effets des pressions, prioriser leur diminution et agir en conséquence sur les structures qui entraineront une bonne réponse biologique dépasse souvent la démarche empirique et nécessite de se tourner vers une démarche scientifique. Une telle démarche impose de formaliser les attendus de la restauration et oblige donc à se questionner sur l'efficacité des actions en lien avec le déroulement des processus et des fonctions écologiques. En ce sens, les modèles numériques sont des outils puissants pour comprendre et prédire l'efficacité des actions de restauration. Ils permettent de formaliser de façon quantitative le savoir acquis ou requis pour explorer différents scénarios écologiques voire économiques afin d'appuyer les politiques environnementales. Ils sont aujourd'hui de plus en plus mobilisés dans les projets de restauration et pour la plupart d'entre eux, la banalisation de leur utilisation pourrait en faire des outils dont il deviendrait difficile de se passer dans un futur proche.

L'objectif de ce travail était de faire l'inventaire le plus représentatif possible des types d'outils qui permettant actuellement de répondre à différentes problématiques de restauration (*Tableau 2* : Outils à déployer face à des grands types de problématiques écologiques.). En s'appuyant sur plus de 250 références, ce travail met en avant une littérature riche et en constante augmentation autour du développement et de la mobilisation de modèles pour des problématiques de restauration universelle. Il est donc tout à fait possible aujourd'hui de transposer la problématique écologique que l'on rencontre à celles reportées dans la littérature et d'y trouver un panel de réflexions, solutions et retours d'expériences. Nous ré-insistons sur le fait qu'en détaillant les outils de la sorte au cours du document, nous n'avons pas cherché à les cantonner à un type de fonctionnement. Cela aurait bien sûr pour conséquence d'approcher seulement une partie de la problématique écologique. **Il est donc important de garder à l'esprit que les problématiques écologiques résultent très fréquemment de plusieurs dysfonctionnements et qu'y remédier nécessite donc, dans la mesure du possible, de coupler les approches.** Dans ce travail, les modèles ont été présentés sous l'angle de la modélisation prédictive. À nouveau, nous attirons l'attention sur le fait qu'ils peuvent être mobilisés dans des contextes prospectifs mais aussi d'évaluation de l'atteinte des résultats. Dire en effet ce qu'il se passerait ou ce qu'il s'est passé change peu les conditions de modélisation. Après inventaire et structuration en quatre catégories, il apparaît que la grande majorité des outils présentés dans ce travail sont susceptibles d'être mobilisés à certaines conditions.

- Des outils encore compliqués à mobiliser

Certains modèles sont encore très compliqués à appréhender pour des non-spécialistes. C'est le cas des modèles biogéochimiques (partie 4.3.2.) et hydro-morpho-sédimentaires travaillant sur une très grande emprise spatiale (partie 5.3.2.) et disponibles sur les grands estuaires documentés. Ils sont en effet souvent très complexes dans leur paramétrisation et gourmands en données. Leur utilisation est donc limitée par le niveau de compétences et la quantité de données nécessaires pour leur calibration et validation, mais aussi par les temps de calculs importants pour appréhender les processus physiques et biogéochimiques à des échelles spatiales et temporelles pertinentes. Les modèles biogéochimiques sont toutefois des outils puissants qui permettent d'acquérir des connaissances sur les différents taux de déroulement des processus en lien avec des problématiques encore complexes à prendre en compte et à solutionner comme les impacts des contaminants.

Les modèles biogéochimiques et hydro-morpho-sédimentaires de grande emprise fonctionnent sur des bases communes et les utiliser requiert par conséquent un **appui constant des spécialistes** (parties 4.4 et 5.4). Toutefois, ces difficultés ne doivent pas faire oublier qu'une des conditions à moyen terme pour les appliquer de façon plus « routinière » est de continuer **d'acquérir des données de qualité, ce qui est aujourd'hui possible** avec les avancées technologiques en matière de mesures fines (par exemple, mesures des taux de sédimentation sur les vasières, données LiDAR). La diversité des modèles biogéochimiques et hydro-morpho-sédimentaires de grande emprise existants dans la littérature ne facilite pas toujours le retour d'expérience. Ces nombreux modèles sont développés dans des contextes spécifiques et leur utilisation reste souvent cantonnée au réseau des scientifiques qui les ont développés et ce, avec des variations géographiques (par exemple, emploi de FVCOM sur la partie Nord-Ouest américaine, de MARS3D en France, de DELFT3D en Belgique et aux Pays Bas). Lorsque l'expertise est détenue par les différents bureaux d'études (comme par exemple, DELTARES, DHI, ou ARTELIA), le nombre de modèles peut devenir aussi important que le nombre de structures souvent privées et de brevets, entrave leur diffusion et utilisation. Par ailleurs, la multiplication dans la littérature des approches peut créer l'inaction face à une telle diversité et complexité. Pour une meilleure connaissance et utilisation, cette entrave pourrait être levée en imaginant un **système de regroupement des exemples d'utilisations** permettant de développer un modèle de base, paramétrable selon les contextes et les besoins et qui serait par conséquent testé et validé pour des problématiques spécifiques. Appréhender toute la complexité du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire à l'échelle de l'estuaire peut rapidement amener à travailler avec de la modélisation à grande emprise, précise, mais coûteuse. À ce stade, il est actuellement possible de travailler en faisant des **compromis d'échelle** en privilégiant l'utilisation de petits modèles à haute résolution imbriqués dans une emprise à plus basse résolution.

- Des outils mobilisables

D'autres modèles permettent de travailler plus localement (partie 5.3.1., à l'échelle du marais et de la vasière) sans s'appliquer sur de grandes emprises et ne génèrent pas des coûts très importants. Ils permettent de prédire le développement des structures (chenaux, élévations sédimentaires, végétation) grâce à la modélisation des réponses des processus de sédimentation, d'érosion, de colonisation (partie 5.3.1.), voire grâce à des relations d'échelles (dimensions fractales des structures, partie 5.3.1.). La réduction de la complexité morphologique des sols est très souvent inéluctable dans les sites restaurés. **Il reste dans ce domaine une grande part de méconnaissance** liée aux propriétés biogéochimiques des sols et à leur importance dans le développement et le maintien de la biologie (végétation, phytobenthos et benthos). Le domaine de la modélisation des processus biogéochimiques à l'échelle locale en lien avec les organismes benthiques est encore très peu développé (partie 5.3.1.) mais devrait, dans les années à venir, **apporter un lot de connaissances considérables** sur les interactions entre sédimentation, hydrologie et activité biologique (partie 5.4.). Tout en continuant de mettre l'accent sur cette recherche, **les outils peuvent tout à fait être mobilisés à condition de traduire le mieux possible** pour la végétation et les animaux ce que cela implique d'un point de vue hydro-morpho-sédimentaire.

Il est intéressant de noter que les retours de la littérature sont historiquement plus anciens et nombreux pour les outils hydro-morpho-sédimentaires appliqués à la restauration que pour les autres outils issus des récentes avancées en écologie et statistique. Les débuts de la connaissance écologique liée aux outils hydro-morpho-sédimentaires remontent aux premières approches dites de « jardinage » du début du XX^e siècle menées sur des grands estuaires Nord-Américains. Elles ont permis d'améliorer la connaissance sur les liens entre les mécanismes hydrologiques, sédimentaires et les réponses des communautés végétales. Ces retours, en grande partie capitalisés et discutés dans le rapport précédent ([Capderrey et al., 2016](#)), représentent une **base importante de connaissances à consulter pour retrouver des problématiques écologiques très similaires à celles rencontrées sur les estuaires**

français et retrouver les outils qui sont mobilisés face à elles. Ceci apporte une explication sur le déséquilibre apparent de quantité d'information entre la partie dédiée dans ce rapport aux outils hydro-morpho-sédimentaires et les autres parties relatives aux autres outils.

Les outils du type modèles habitat-espèces (partie 6.3.) présentent l'avantage de couvrir un vaste champ de questionnements autour des fonctions écologiques liées au cycle de vie des organismes qui représentent bien souvent la cible des projets de restauration (partie 6.2.). Parmi les modèles habitat-espèces, les approches basées sur les **relations linéaires** (partie 6.3.1.) sont **rapidement mobilisables avec les connaissances dont on dispose** (littérature, jeux de données DCE, programmes de surveillance et de recherche) et en pratique peu coûteuses (en temps et d'un point de vue financier). Elles permettent d'appréhender en grande partie la gamme des réponses des individus à des variations dans les variables environnementales (donc à des modifications de la structure des habitats) et fournissent en ce sens des indications précieuses sur les variables à modifier qui entraîneraient une bonne réponse biologique. Toutefois, il est important de garder à l'esprit que, même si ce type d'approche en apparence simple fournit de bonnes indications sur les variables à modifier, elle n'englobe qu'une partie des réponses possibles. Modéliser l'entière de la niche écologique d'une espèce est compliqué et requiert des **connaissances écologiques pointues** (sur les stades de vie, la dynamique des populations, les interactions biologiques, les réponses physiologiques, la capacité d'accueil des habitats), dont on manque encore cruellement. L'utilisation de modèles plus holistiques (partie 6.3.2.), qui prennent en compte la capacité de dispersion des espèces et la connectivité du paysage, est encore limitée par manque d'acquisition de données spatialement résolues et de compétences techniques comme la calibration des modèles hydrodynamiques pour simuler le changement dans la disponibilité des habitats (partie 6.3.2.). Enfin, leur utilisation en mode prospectif sur les effets des diminutions des pressions sur les réponses biologiques permet d'acquérir de précieuses informations, notamment pour fixer des seuils à ne pas dépasser ou sur l'ordre dans lequel acquérir de la donnée si celle-ci fait défaut (parties 6.3.1 et 6.4.).

Trop longtemps négligées, il est aujourd'hui reconnu que la connaissance et la compréhension du fonctionnement des réseaux trophiques sont des éléments clés du succès de la restauration. Aucune espèce faisant traditionnellement la cible d'un projet de restauration ne doit désormais être considérée comme « dans le vide », mais à l'inverse, comme au cœur d'un réseau d'interactions complexes (parties 7.1 et 0.). La restauration des réseaux d'interactions peut difficilement s'envisager comme celle qui a longtemps prévalu sur les structures des habitats (*i.e.* « the field of dreams hypothesis » qui consiste à affirmer que construire un habitat entraîne le reste ou « build it and they will come », [Palmer et al., 1997](#)). Les récents outils constitués par les modèles trophiques offrent désormais un **cadre de travail holistique** pour travailler plus précisément sur la complexité des interactions entre espèces dans les écosystèmes estuariens (partie 7.3.). Leur paramétrisation nécessite **l'appui de spécialistes** mais les jeux de données requis paraissent disponibles ou possibles à acquérir pour les utiliser (données de pêche, données DCE, littérature, etc.). Les sorties de ces modèles fournissent des indicateurs (indicateurs ENA) qui sont des proxys de processus écologiques complexes au sein des réseaux (partie 7.1.2.). Même si ces indicateurs ne sont pas tous interprétables ni opérationnels en l'état, ils bénéficient d'une **réceptivité croissante** auprès des gestionnaires. La complexité des réseaux est telle qu'elle est difficilement résumable en quelques indicateurs, c'est pourquoi un travail de simplification doit être vraisemblablement mené sur les indicateurs ENA pour en faire des prédicteurs solides du fonctionnement et du suivi des écosystèmes estuariens (partie 7.4.).

- En pratique

La plupart des mesures de restauration sont prises au cœur de contextes pressants comme par exemple, dans le cadre de mesures compensatoires, avec des contraintes de temps et de réussite imposées. Le temps pris pour modéliser correctement les réponses à la restauration est souvent économisé, par peur, manque de connaissances, de compétences, de quantité/qualité des jeux de données voire de coût financier. Dans un contexte où il est urgent d'agir, il est important de lever rapidement ces verrous tout en continuant de mettre en place des actions. Une démarche empirique peut temporairement prendre le dessus, mais, déployée avec « bon sens » et dans une perspective d'acquisition de connaissances écologiques sur le système, elle peut être un atout important pour mettre en place des projets. Par ailleurs, il n'y a pas toujours lieu de déployer systématiquement un modèle pour améliorer ou récupérer certaines fonctions écologiques. L'intuition doublée de « bon sens » permettent, par exemple d'anticiper des améliorations sur l'oxygénation de l'eau pour les organismes en enlevant des structures qui empêchent des circulations normales de l'eau. La restauration a, et aura toujours certainement, un caractère expérimental. **L'assumer en adoptant une démarche la plus scientifique possible et documentée permet de minimiser les échecs en attendant la banalisation de l'utilisation des outils.** La formulation pertinente d'objectifs de restauration et la mesure de leur atteinte doit théoriquement s'appuyer sur des connaissances robustes et quantifiées des relations habitats-processus et habitats-espèces. **Continuer les programmes d'acquisition de connaissances** écologiques et mobiliser en même temps des outils qui permettent de s'affranchir au mieux de « *l'à peu près* », est certes un défi pour la recherche et l'opérationnalité, mais aussi la meilleure piste de récupération et d'amélioration des fonctions écologiques estuariennes.

9. Fiches descriptives des principaux outils et exemples d'applications

L'ensemble des fiches contenues dans cette section constitue un premier pas vers leur diffusion en format type « guide » (troisième étape du travail des retours d'expérience initié depuis 2015). L'ensemble de ces fiches sera étoffé puis complété par d'autres modèles et cas d'applications dans le cadre de la parution d'un guide technique à destination des acteurs de la restauration (prévu courant 2020).

Fiches outils :

Les fiches outils proposées en annexe synthétisent le fonctionnement d'un modèle particulier (paramètres, données, compétences, types d'applications et références associées).

Les fiches proposées sont les suivantes :

- MARS3D (ECOMARS3D / SEDIMARS3D)
- Protocole de modélisation LOICZ (Land Ocean Interactions in the Coastal Zone)
- CE-QUAL-ICM
- SLAMM (Sea Level Affecting Marshes Model)
- MEM (Marsh Equilibrium Model)
- MIKE 21 / MIKE ECO Lab
- FVCOM
- Modèles de transport Réactionnel (RTMs)
- ANAQUALAND
- ICTYOP
- ECOPATH

Fiches d'exemples d'application des outils

Les fiches exemples proposent d'illustrer une application d'un ou plusieurs outils à une problématique écologique. Elles fournissent un aperçu synthétique des résultats d'un article scientifique qui aborde une ou plusieurs problématiques de restauration.

Description, principe :

Code dédié à la modélisation hydrodynamique côtière des échelles régionales jusqu'aux échelles littorales (quelques centaines voire dizaines de mètres) et qui peut intégrer des composantes environnementales (biochimique et sédimentaire).
Modèle à surface libre aux différences finies fondé sur la résolution des équations de Navier-Stokes, il introduit l'approximation de Boussinesq et l'hypothèse d'hydrostaticité sur la verticale.

Développement :

IFREMER
Lazure et Dumas, 2008
<https://www.ifremer.fr/mars3d>

Adaptations / couplages :

MARS3D (le modèle hydrodynamique) peut intégrer différents modules; un module biogéochimique (Eco-MARS3D) et un modèle de dynamique sédimentaire (Sedi-MARS3D)

Modèle biogéochimique (Eco-MARS3D), Cugier et al., 2005, Passy et al., 2016

- Couplage hydrodynamique (MARS3D) à un modèle biologique de production primaire (modèle NPZD).
- Permet la quantification des apports et du devenir des nutriments (reproduit le cycle de l'azote, du phosphore et de la silice)
- Modèle NPZD : nutriments > phytoplancton > zooplancton > détritique
- Nutriments = azote + silice + phosphore
- Phytoplancton = diatomées + dinoflagellés + nanoflagellés
- Zooplancton = micro. + méso.

Paramètres d'entrée :

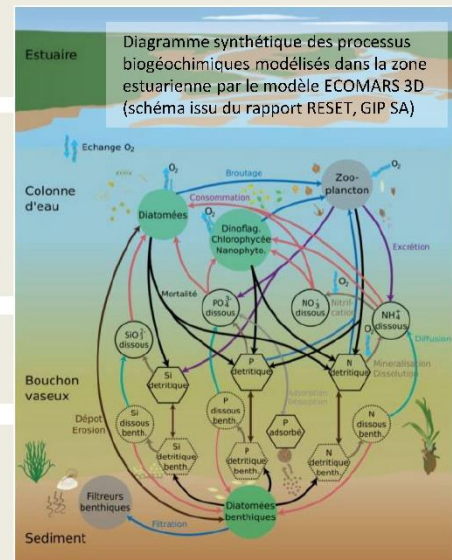
Grille cartésienne (de résolution spatiale adaptée) et à niveaux verticaux basés sur données bathymétriques
Temps de transit, données liées à l'oxygène, les différentes classes de plancton, salinité, formes dissoutes et particulaires des nutriments (N, P, Si), données météorologiques (intensité, direction vents, pression atmosphérique, couverture nuageuse, rayonnement), conditions limites marines (marée), débits des fleuves

Résultats:

Indicateurs sur l'état eutrophisation (N et P inorganique dissous, N/P, chlorophylle, diatomées/dinoflagellées, transparence, oxygène dissous)

Exemples de mobilisation :

- Analyse de scénarios à long terme (>10 ans) du fonctionnement agronomique de l'ensemble d'un territoire et des répercussions sur la qualité de l'eau (1)
- Quantifier les abattements de nutriments à effectuer pour une compatibilité avec le bon état écologique des eaux (2), ou des zones de production mycologiques (3)

**Modèle hydro-morpho-sédimentaire (Sedi-MARS3D) Le Hir et al., 2011**

- Couplage hydrosédimentaire / morphodynamique permettant d'explorer la dynamique des matières en suspension
- Le modèle permet d'intégrer des paramètres environnementaux tels que la nature des fonds, le courant, la turbidité, la salinité, la température, l'oxygène dissous

Exemples de mobilisation :

- <http://www.ifremer.fr/docmars/html/doc.module.sedim.html> (3)
- Etude des transferts de matière en réponse à des scénarios de modifications hydrologiques variés (4)
- Modéliser les processus biologiques (bioturbation) dans l'établissement de scénarios de restauration des habitats estuariens (5)
- Prendre en compte les classes granulométriques différentes, modéliser la dynamique sablo-vaseuse (6)

Références :

- Cugier P., A. Menesguen, J. F. Guillaud. 2005a. Three-dimensional (3D) ecological modelling of the Bay of Seine (English Channel), France. J Sea Res 54: 104-124.
Passy, P., R. Le Gendre, J. Garnier, P. Cugier, J. Callens, F. Paris, G. Billen, P. Riou, E. Romero (2016), Eutrophication modelling chain for improved management strategies to prevent algal blooms in the Bay of Seine, Mar. Ecol. Prog. Ser., 543, 107-125.
- (1) Projets GIP Seine-Aval: RESET
 - (2) Ménesguen et Dussauze, 2014. Détermination des bassins récepteurs marins des principaux fleuves français de la façade Manche Atlantique et de leurs rôles respectifs dans l'eutrophisation phytoplanctonique des masses d'eau DCE et des sous-régions DCSMM. Rapport IFREMER, 333p.
 - (3) <http://www.ifremer.fr/docmars/html/doc.module.biolo.html>
 - (4) Dynamique du bouchon vaseux, Projets GIP Seine-Aval : HYMOSED, MEANDRES
 - (5) Prise en compte de l'activité biologique dans le transport sédimentaire et l'évolution des vasières, Projet GIP Seine-Aval BARB&S
 - (6) Le Hir et al., 2011. Dynamics of sand and mud mixtures : a multiprocess-based modelling strategy. Continental Shelf Research, 31(10):S135-S149.

**Description, principe :**

Appliqué à plus de 250 estuaires et lagons à travers le monde
Modèle permettant de suivre la dynamique des nutriments

Principe :

- Le modèle travaille sur 3 compartiments : partitionne les masses d'eau en 3 boîtes : rivière, estuaire, eaux côtières.
- Il se base sur un équilibre de masse basé sur les données de salinité et fournit les flux d'eau entrant et sortants de l'estuaire.

Développement :

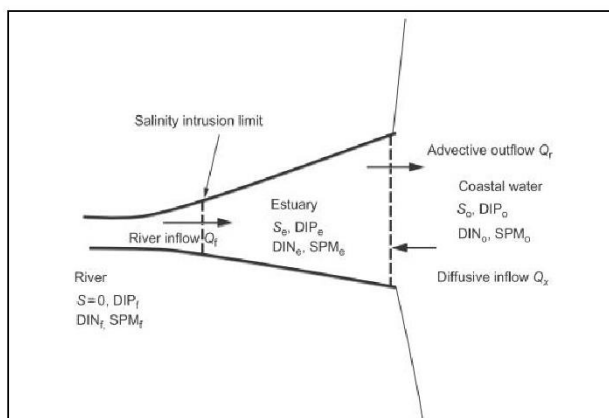
- Swaney et al., 2011
- Programme de l'IGBP (International Geosphere Biosphere Program)
- Adapté à > 250 estuaires
- <http://nest.su.se/mnode/>
- http://www.ecology.unibo.it/LOICZ-Calculator/loicz_calculator.htm

Paramètres d'entrée :

- DIP (Phosphore inorganique dissous) – rivière, estuaire, eaux côtières
- DIN (azote inorganique dissous) - rivière, estuaire, eaux côtières
- Salinité
- Débits
- Quantité de matières en suspension

Résultats :

Calcul des charges en nutriments inorganiques dissous de l'estuaire



Composants clés du modèle de budget des nutriments LOICZ, pour un estuaire représenté par une boîte et connecté à l'amont et à l'aval.
Q : débit
SPM : matières particulaires en suspension
DIP : phosphore inorganique dissous
DIN : azote inorganique dissous

Adaptations / couplages :

- Adaptable aux estuaires stratifiés
 - Modifiable pour prendre en compte les différents états des nutriments (phase particulaire ou dissoute).
- Modèle qui nécessite une modification pour les estuaires turbides car il y a une autre source/puits de nutriments (vase, boue, sédiments cohésifs fins, matière particulaire en suspension) qui piège les nutriments dans leur forme particulaire = LOICZ « muddy version » (Xu et al., 2013)

Références :

- Swaney et al., 2011. The LOICZ Biogeochemical Modeling Protocol and its Application to Estuarine Ecosystems in: Estuarine and Coastal Ecosystem Modeling, Academic Press, Amsterdam, 135–160.
- Xu, H., Wolanski, E., & Chen, Z. 2013. Suspended particulate matter affects the nutrient budget of turbid estuaries: Modification of the LOICZ model and application to the Yangtze Estuary. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 127, 59-62.

Description :

- Modèle de qualité de l'eau (lacs, rivières, estuaires et eaux côtières)
- Modélise les cycles biogéochimiques du carbone, azote, phosphore et oxygène.
- Modélise la salinité, la température et les matières en suspension.

Modalités :

- Code FORTRAN
- Appliqué sur maillage non structuré triangulaire (= résolution optimale pour des systèmes à géométrie complexe)

Adaptations / couplages :

Code modulable pour incorporer des modules qui prennent en compte:

- Diagenèse des sédiments (demande en oxygène créée par l'accumulation de la matière organique dans le fond de la colonne d'eau, flux de nutriments dissous)
- Benthos filtreur (effets des organismes filtreurs (huitres et moules) sur les particules de la colonne d'eau)
- Contaminants (organiques et inorganiques)
- Végétation aquatique submergée (inclusion d'un modèle de production primaire de la végétation)
- Cycle des carbonates (calculs du pH)

Applications :

- Chesapeake Bay (USA) :
 - (1) Incorporé dans le CBMS (Chesapeake Bay Modelling System) : outil de gestion des apports de nutriments à l'échelle de la baie
 - (2) Couplé à un modèle trophique pour prédire les effets de l'amélioration de la qualité de l'eau sur la végétation aquatique submergée
- San Juan Bay (Porto Rico) : analyse des pistes d'amélioration de la qualité de l'eau via des modifications physiques de l'estuaire,
- St Johns River, Florida (USA) : définition des charges maximales en nutriments compatibles avec un bon état écologique.
- Mer des Salish, Puget Sound (USA) : couplage de ICM avec le modèle FVCOM (voir fiche) pour comprendre l'acidification.
- Estuaire du Saemangeum (Corée du Sud) : couplage avec le modèle hydrodynamique ROMS (Regional Oceanic Modelling System) pour analyser les effets des aménagements de l'estuaire.

Références :

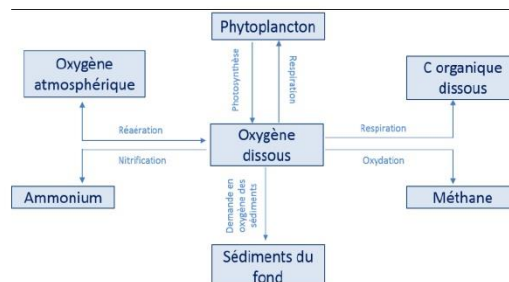
Cerco et al., 2006. "Three-dimensional management model for Lake Washington: (II) Eutrophication modeling and skill assessment," *Journal of Lake and Reservoir Management*, 22(2), 115-131.

Cerco et al., 2010. Coupling and comparing a spatially and temporally detailed eutrophication model with an ecosystem network model : an initial application to Chesapeake Bay.

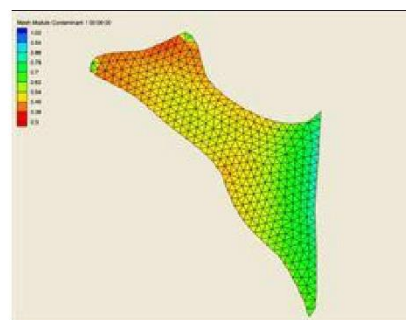
Paolisso et al., 2013. Environmental models and public stakeholders in the Chesapeake Bay watershed. *Estuaries and Coasts*. 38(1), 97-113.
https://cedar.wvu.edu/ssec/2016ssec/climate_change_ocean_acidification/29/

Développement :

- USACE (U.S. Army Corps of Engineers)
- <http://www.erdc.usace.army.mil/Media/Fact-Sheets/Fact-Sheet-Article-View/Article/547416/ce-qual-icm-icm/>



Cycles biogéochimiques modélisés par le CE-QUAL-ICM



Maillage ADH (Adaptive Hydrodynamics) utilisé dans l'application du CE-QUAL-ICM

Description, principe :

Modèle spatial simulant les processus dominants dans les modifications des zones intertidales (ex: salinisation) et de modifications du trait de côte sous les effets à long terme de l'augmentation du niveau de la mer (SLR)
→ Anticiper la pérennité des zones restaurées, cibler zones candidates

Développement :

- Clough and Park 2008
- <http://www.warrenpinnacle.com/prof/SLAMM/>
- Employé pour projeter les changements se produisant dans de nombreuses régions côtières
- Open Source / interface

Employé pour simuler les effets d'un SLR accéléré sur les services écosystémiques, tels que la productivité biologique et les améliorations de la qualité de l'eau dans les zones intertidales (voir Craft et al., 2009).

→ Simule 5 processus primaires qui affectent le devenir des zones intertidales au fur et à mesure du SLR : inondation / érosion / submersion / salinité / saturation du sol.

Nb: l'intrusion saline peut être modélisée dans SLAMM en utilisant une fonction « salt wedge »

- Visualiser les impacts de divers scénarios SLR
- Comparer les impacts de multiples scénarios et plages de temps
- Visualiser des sorties sous forme de cartes pour des analyses supplémentaires

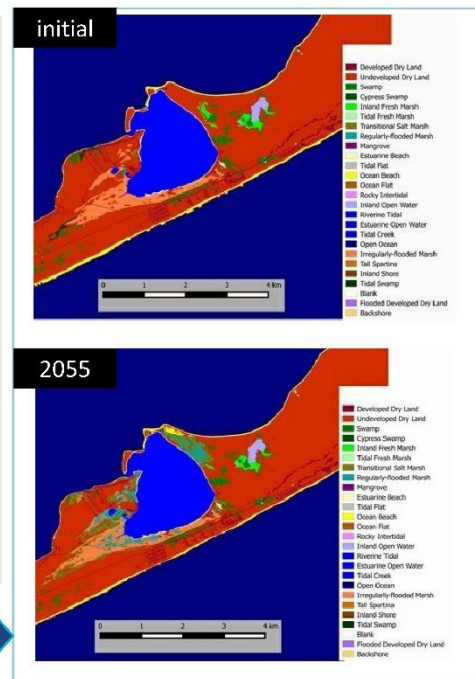
Paramètres d'entrée :

- DEM (digital elevation model)
- Taux d'accrétion et d'érosion des zones humides
- Autres facteurs qui peuvent être inclus comme optionnels dans le modèle.
- Cartes indiquant la distribution de la végétation des zones humides
- Prédiction du SLR.

Requiert ArcGIS pour visualiser les sorties dans un environnement cartographique.

Microsoft Excel et Word pour visualiser les sorties textes et tabulaires.

Conditions initiales des zones humides et répartition prédite des zones humides par le SLAMM en 2055 (sous un scénario d'élévation de 1m du niveau de la mer à l'horizon 2100) (résultats issus de Sample SLAMM output for Montauk, NY (project funded by NYSERDA)

**Exemple de mobilisation :**

Par exemple, SLAMM a été utilisé pour simuler les effets du SLR sur la séquestration du carbone et les améliorations de la qualité de l'eau de la rivière (dénitrification) sur l'Altamaha River Estuary, Georgia, USA et a permis de prédire le déclin et l'augmentation de la surface de certaines zones.

Il a permis de montrer que les services écosystémiques reliés aux améliorations de la qualité de l'eau (dénitrification) et séquestration de carbone déclinent avec l'augmentation de la fréquence de submersion des marais et que les marais d'eau douce subissent une conversion en marais saumâtres.

Les résultats montrent aussi que l'aire de zone humide intertidale est réduite de 12% alors que la dénitrification et la séquestration de carbone sont réduites de 10% et 19% (voir la revue établie par Fagherazzi et al. 2012).

Références :

- Clough & Park. 2008 SLAMM. Warren Pinnacle Consulting, Inc. Application of Sea-Level Affecting Marshes Model (SLAMM) to Long Island, NY and New York City Report no. 14-29 (New York State Energy Research and Development Authority, 2014); <http://www.warrenpinnacle.com/prof/SLAMM>
- Clough, J. S., Park, R. A., & Fuller, R. (2010). SLAMM 6 beta Technical Documentation, Release 6.0 beta. Warren Pinnacle Consulting, Inc, USA.
- Craft C., Clough J., Ehman J., Joye S., Park R., Pennings S., Guo H. & Machmuller M. 2009. Forecasting the effects of accelerated sea-level rise on tidal marsh ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7: 73-78.
- Fagherazzi, S., Kirwan, M. L., Mudd, S. M., Guntenspergen, G. R., Temmerman, S., D'Alpaos, A. van de Koppel J., Rybczyk J.M., Reyes E., Craft C. & Clough, J. 2012. Numerical models of salt marsh evolution: Ecological, geomorphic, and climatic factors. *Reviews of Geophysics*, 50(1).

Description, principe :

Modèle qui incorpore les données organiques et inorganiques pour modéliser l'accrétion /projeter les élévations des zones intertidales (marais) sous divers scénarios d'augmentation du niveau de la mer.

→ Prédire le devenir des zones cotières face à l'augmentation du niveau de la mer.

Développement :

- The Defense Coastal /Estuarine Research Program (DCERP)
- <http://129.252.139.114/model/marsh/mem.asp>

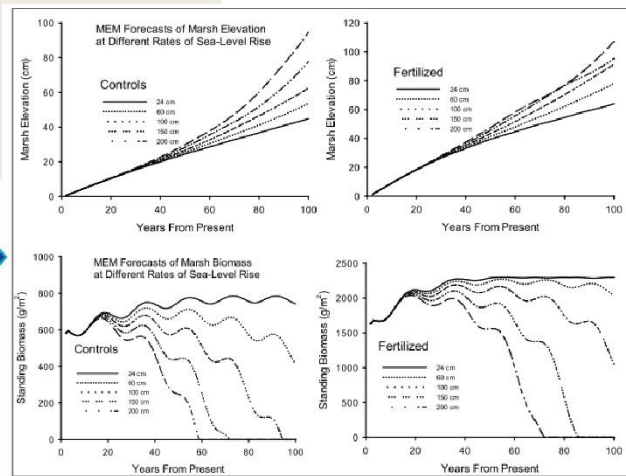
Entrées :

- Biomasse végétale
- Ratio racine/pousses (« root:shoot ratio »)
- Fraction réfractaire de la biomasse souterraine (i.e. insoluble)
- Taux de turnover de la biomasse souterraine
- élévation du marais (m)
- Amplitude tidale
- Taux d'augmentation du niveau de la mer
- Concentration en sédiments en suspension
- Coefficient de piégeage des sédiments

Sorties :

Projections de la productivité et élévation des marais (sorties graphiques et tabulaires)

Projections obtenues par le MEM des élévations et de la biomasse pour différents scénarios d'augmentation du niveau de la mer. Les prédictions ont été faites pour des marais témoins non fertilisés et des marais fertilisés. Les scénarios d'augmentation du niveau de la mer s'étalent d'un taux constant (24 cm/an) à un taux d'accélération atteignant 200 cm/an à la fin du siècle.



Possibilités de couplage :

Possibilité de couplage avec un modèle hydrodynamique : MEM + ADCIRC (Morris & Hagen, 2014) Hydro-MEM (Alizad et al., 2016; Alizad et al., 2018)

Applications :

Problématiques de résilience côtière
Gestion/conservation/restauration des zones intertidales face à l'augmentation du niveau de la mer

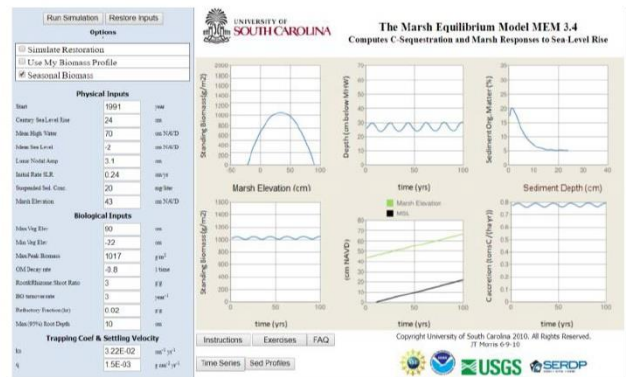


Image de l'interface utilisateur web

Références:

Alizad K., Hagen S. C., Medeiros S. C., Bilskie M. V., Morris J. T., Balthis L. & Buckel C. A. 2018. Dynamic responses and implications to coastal wetlands and the surrounding regions under sea level rise. Plos One. 13(12) : e0210134.

Alizad K., Hagen S. C., Morris J. T., Bacopoulos P., Bilskie M. V., Weishampel J. F. & Medeiros S. C. 2016. A coupled, two-dimensional hydrodynamic-marsh model with biological feedback. Ecological modelling. 327: 29-43.

Gardner, L.R., and D.E. Porter. 2001. Stratigraphy and geologic history of a southeastern salt marsh basin, North Inlet, South Carolina, USA. Wetlands Ecology and Management. 9:371-382.

Kearney, M.S., A.S. Rogers, J.R.G. Townshend, E. Rizzo, D. Stutzer, J.C. Stevenson, and K. Sundberg. 2002. Landsat imagery shows decline of coastal marshes in Chesapeake and Delaware Bays. EOS 83:17-178.

Morris J., University of South Carolina Ecosystem Processes: Sedimentation Objective: Forecast changes in marsh elevation

Morris, J.T., P.V. Sundareshwar, C.T. Nietch, B. Kjerfve, and D.R. Cahoon. 2002. Responses of coastal wetlands to rising sea level. Ecology 83(10):2869-2877

Morris J. T & Hagen S. C. 2014. Coupled Marsh Equilibrium Model and hydrodynamic model (ADCIRC). Coastal Resiliency Symposia.

Schile L.M., Callaway J.C., Morris J. T., Stralberg D., Parker T.V. & Kelly M. 2014. Modeling Tidal Marsh Distribution with Sea-Level Rise: Evaluating the Role of Vegetation, Sediment and Upland Habitat in Marsh Resiliency. Plos One. 9(2) : e88760.

Principe:

Outil permettant de coupler les processus chimiques, physiques et biologiques
 Appliquées depuis une trentaine d'années pour comprendre les systèmes biogéochimiques
 Comprendre les processus déterminant le métabolisme net de l'écosystème (NEM, indicateur biogéochimique du fonctionnement de l'écosystème et de son statut trophique, kmol C.j⁻¹)

Le long du gradient estuarien, le carbone océanique et terrestre et les apports de nutriments sont modifiés par des processus biogéochimiques, enfouis dans les sédiments, incorporés dans des structures biominéralisées ou échangées avec l'atmosphère. Ces informations sont sous la dépendance de l'interaction de processus géologiques, physiques, chimiques et biologiques qui sont modulés par divers forçages tels que le vent, la lumière, la température de l'eau, les vagues, la marée ou le débit du fleuve.

modèle décrivant le transport des substances dissoutes alors qu'elles réagissent ensemble

X

modèle décrivant les réactions biogéochimiques

Requis pour paramétrer les deux modèles (transport et réaction) :

| | |
|--|---|
| Forçages climatiques | Température de l'eau (°C), vitesse du vent (m.s ⁻¹), énergie lumineuse moyenne (μ E. m ⁻² . s ⁻¹), photopériode (h) |
| Conditions limites pour la biogéochimie | DIN (mmol.m ⁻³), NH4/DIN, TOC (mmol.m ⁻³), Si (mmol.m ⁻³), TSS (gr.l ⁻¹), O ₂ (mmol.m ⁻³), P (mmol.m ⁻³), DIC (mmol.m ⁻³), ALK (mmol.m ⁻³), pCO ₂ (μatm), pH DIN : azote inorganique dissous / ALK : alcalinité / TSS : matières totales en suspension / DIC : carbone inorganique dissous |
| Paramètres liés à la géométrie de l'estuaire et correspondant aux paramètres hydrodynamiques | Longueur (km), longueur de convergence (km), profondeur (m), largeur à l'embouchure (km), débit (m ³ /s), amplitude de la marée (m) |

Applications:

RTMs 2D-3D : L'application application de modèles de transport réactionnel 2D ou 3D en estuaire reste limitée à des temps de simulation courts (environ 1 an) et sur des systèmes bien connus où la donnée bathymétrique et géométrique est acquise (exemple des modèles développés pour la Chesapeake Bay (1), l'estuaire du Pearl (2), l'estuaire du Saint Laurent (3), l'estuaire de l'Escaut (4))

RTM 1D : moins onéreux en calcul que les approches multidimensionnelles (5) et sont restreints à des systèmes estuariens individuels (ex: Seine)

Les applications sont limitées par les requis en données pour la calibration et la validation, aussi bien que par les besoins en calcul pour évaluer les processus biogéochimiques et géologiques à des échelles de temps pertinentes. Cette barrière est rapidement exacerbée lorsqu'il s'agit de prendre en compte la variabilité inter-annuelle ou inter-saisonnière.

Voir aussi : CE-QUAL-ICM (fiche outil)

Références:

- (1) Cerco CF, Cole T (1993) Three-dimensional eutrophication model of Chesapeake Bay. J Environ Eng 119:10061025
 Cerco CF, Tillman D, Hagy JD (2010) Coupling and comparing a spatially- and temporally-detailed eutrophication model with an ecosystem network model: an initial application to Chesapeake Bay. Environ Model Softw 25:562–572
- (2) Zhang H, Li S (2010) Effects of physical and biochemical processes on the dissolved oxygen budget for the Pearl River Estuary during summer. J Mar Syst 79:65-88
- (3) Lefort S, Gratton Y, Mucci A, Dadou I, Gilbert D (2012) Hypoxia in the Lower St. Lawrence Estuary: how physics controls spatial patterns. J Geophys Res 117:1–14
- (4) Vanderborcht JP, Folmer I, Aguilera DR, Uhrenholdt T, Regnier P (2007) Reactive-transport modelling of a river-estuarine-coastal zone system: application to the Scheldt estuary. Mar Chem 106:92–110
 Arndt S, Regnier P, Vanderborcht JP (2009) Seasonally-resolved nutrient filtering capacities and export fluxes in a macrotidal estuary. J Mar Syst 78:42–58
- (5) Even S, Billen G, Bacq N, Thery S, Ruelland D, Garnier J, Cugier P, Poulin M, Blanc S, Lamy F, Paffoni C (2007a) New tools for modelling water quality of hydrosystems: an application in the Seine River basin in the frame of the Water Framework Directive. Sci Total Environ 375:274–291
 Billen G, Garnier J, Ficht A, Cun C (2001) Modeling the response of water quality in the Seine River estuary to human activity in its watershed over the last 50 years. Estuaries 24:977–993

Développement :

DHI (Danish Hydraulic Institute), non libre

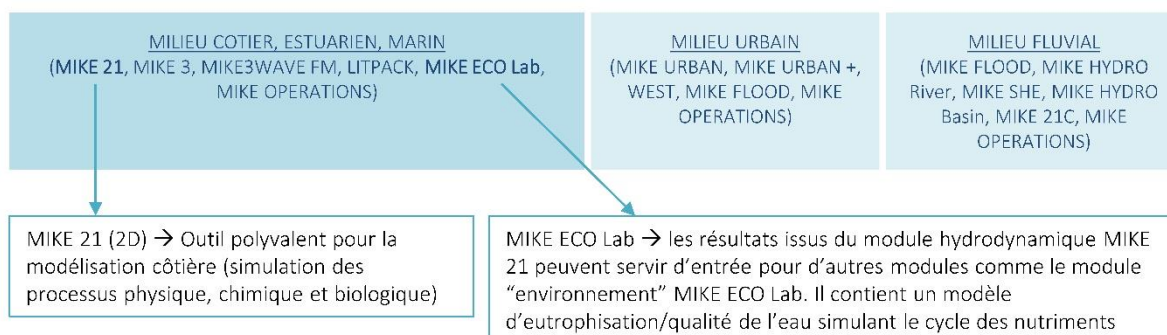
<https://www.mikepoweredbydhi.com/products/mike-eco-lab>

150 exemples d'applications à des problématiques environnementales

Packages de modélisation 1D, 2D, 3D

Possibilités de modulation :

Il est nécessaire de mobiliser un modèle précis pour répondre à des questions d'un domaine précis. Le groupe DHI propose une suite de modèles de simulation "MIKE" pour couvrir plusieurs aspects allant de 1D, 2D et 3D et couvrant plusieurs domaines (fluvial à côtier avec des spécificités pour les milieux urbains)



La série de modèles développés sous MIKE permet de couvrir diverses problématiques :

- Effets des charges en nutriments sur la qualité des écosystèmes aquatiques et efficacité des plans d'action pour diminuer les apports en nutriments
- Stratégies de gestion pour le traitement des eaux usées (nutriments, bactéries)
- Causes et impacts des événements anoxiques
- Effets des apports de différent flux de températures différentes
- Impacts environnementaux des infrastructures (ports, ponts, tunnels, etc.)
- Impact du dragage sur la production primaire et la croissance de la végétation et des bivalves
- Sélection de sites favorables à la production aquacole

Exemple de cas d'étude estuarien faisant appel au modèle MIKE 21 / MIKE ECO Lab

- Modélisation des effets stabilisateur/déstabilisateur de la biologie (microphytobenthos, microzoobenthos, mollusques bioturbateurs) sur le processus d'accrétion des vasières intertidales (Lumborg et al., 2006)
- Couplage avec un modèle de dispersion des particules pour évaluer la dispersion des larves de bivalve (Elsaesser et al., 2013)
- Utilisé comme modèle hydrodynamique couplé à un modèle de transport réactionnel pour analyser le déroulement des réactions biogéochimiques le long de l'estuaire de l'Escaut (Vanderborght et al., 2007)

Références:

- Elsässer, B., Fariñas-Franco, J. M., Wilson, C. D., Kregting, L., & Roberts, D. 2013. Identifying optimal sites for natural recovery and restoration of impacted biogenic habitats in a special area of conservation using hydrodynamic and habitat suitability modelling. *Journal of Sea Research*, 77, 11-21
- Lumborg, U., Andersen, T.J., Pejrup, M., 2006. Modelling the effect of macrozoobenthos and microphytobenthos on cohesive sediment transport on an intertidal mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68 (1–2), 208–220
- Warren I. R. & Bach H. K. 1992. MIKE 21 a modelling system for estuaries, coastal waters and seas. *Environmental Software*. 7 : 229-240.
- Vanderborght, J. P., Folmer, I., Aguilera, D. R., Uhrenholdt, T., & Regnier, P. 2007. Reactive-transport modelling of C, N, and O₂ in a river-estuarine- coastal zone system: application to the Scheldt estuary, *Marine Chemistry*. 106 : 92–110.

Description :

FVCOM est un modèle de circulation côtière et océanique à maillage non structuré, volume fini, de code à surface libre, résolvant les équations primitives RANS – Reynolds Averaged Navier Stokes)

Le modèle est basé sur les équations du momentum, de la masse, de la température, de la salinité et de la densité (loi d'état). Il est fermé par un modèle de turbulence.

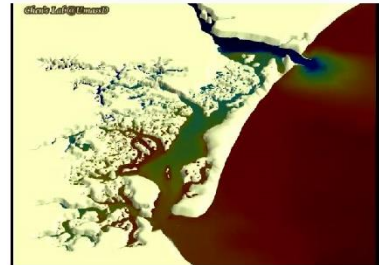
Le maillage horizontal est composé d'éléments triangulaires et la verticale utilise des coordonnées de type sigma généralisées.

Le modèle "General Ocean Turbulent Model (GOTM)" développé par "Burchard's research group" (Burchard, 2002) a été ajouté au FVCOM pour fournir une fermeture pour le modèle de turbulence.

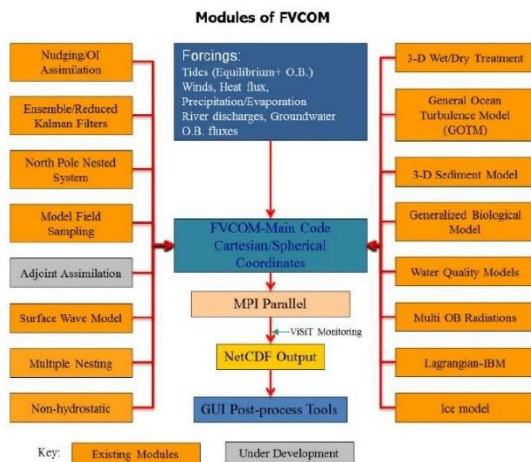
Développement :

UMASSD-WHOI

<http://fvcom.smast.umassd.edu/fvcom/>



Capture d'écran d'une simulation du FVCOM (<http://fvcom.smast.umassd.edu/fvcom/>)



Modules du FVCOM (et état d'avancement actuel du développement des modules)

FVCOM résout les équations de bilan en forme conservative sur le maillage non structuré. C'est une approche flexible qui combine les avantages des éléments finis (grille non structurée) et des différences finies (simplicité du code) et qui reproduit bien les propriétés de conservation pour la masse, le momentum, la salinité et la température.

FVCOM peut donc résoudre des équations de conservation scalaire, il présente une flexibilité topographique (grâce au maillage non structuré) et possède une structure de code simple, ce qui permet diverses applications côtières

FVCOM a été initialement développé pour les processus d'inondation/assèchements en estuaires ainsi que pour la circulation (marée, vent) dans des environnements à géométrie complexe (topographie de fonds à forte pente).

Références:

- Chen, C., and R. Beardsley. 2002. Cross-frontal water exchange on Georges Bank: modeling exploration of the US GLOBEC/Georges Bank phase III study. *Journal of Oceanography*, 58, 403-420.
- Chen, C. H. Liu, R. C. Beardsley, 2002. An unstructured, finite-volume, three-dimensional, primitive equation ocean model: application to coastal ocean and estuaries. *Journal of Atmospheric and Oceanic Technology*, 20, 159-186.
- http://fvcom.smast.umassd.edu/research_projects/FVCOM_Tsunami/index.html

Développement :

ANAQUALAND 2.0 : un logiciel d'analyse de la connectivité dans les cours d'eau (Le Pichon et al., 2006)

Disponible en libre accès

<https://www6.rennes.inra.fr/sad/Outils-Produits/Outils-informatiques/Anaqualand>

Principe :

Estimation de la connectivité fonctionnelle des habitats *via* la modélisation géomatique de la perméabilité des milieux aquatiques pour diverses espèces selon leurs capacités de déplacement (Le Pichon et al., 2006; Roy et Le Pichon 2017). L'approche de modélisation géomatique du **chemin de moindre coût** repose sur les hypothèses de la théorie de « l'alimentation optimale » qui prévoit que les poissons auront tendance à minimiser les coûts d'énergie pendant leur voyage. Le modèle a été développé pour intégrer les connectivités structurelle et fonctionnelle des paysages aquatiques.

Connectivité structurelle

Forme, taille, position relative des éléments dans le paysage. Elle est estimée par la distance hydrographique entre deux points

Connectivité fonctionnelle

Décrit le paysage en intégrant les coûts de dispersion pour une espèce et un stade donnés en lien avec les spécificités de comportement, la capacité de dispersion et les risques de mortalité

Intégration des deux connectivités dans des cartes (rasters) du paysage, où des valeurs de résistance sont attribuées à chaque maille,

Les valeurs de résistance entre 0 et 1 reflètent une facilitation de mouvement (par exemple, grâce aux vitesses de courant qui accélèrent la dispersion).

Les valeurs >1 correspondent à un ralentissement du mouvement (par exemple, dans le cas de dispersion contre courant). Finalement, les hautes valeurs de résistances caractérisent des barrières au déplacement (qui peuvent être des barrières physiques ou chimiques).

Les cartes de résistance et d'habitats servent de base à la modélisation de moindre coût réalisées par Anaqualand : le logiciel calcule pour chaque maille de la carte la distance fonctionnelle (résistance cumulée minimale ou RCM) pour atteindre la tache d'habitat la plus proche, exprimée en mètres fonctionnels. Les sorties de ce modèle permettent donc d'identifier les taches d'habitats potentiels connectés à des zones d'intérêt ainsi que (en inversant la perspective) d'identifier les zones (non-habitat ou autres types d'habitats) connectées aux taches d'habitats potentiels.

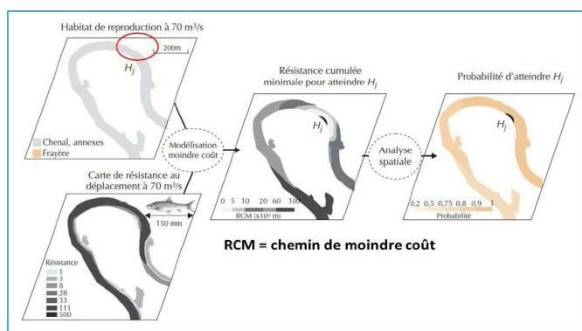


Schéma de principe de la modélisation de moindre coût (d'après Le Pichon et al., 2007), La résistance cumulée minimale (RCM) est exprimée en mètres fonctionnels (mf). Schéma issu du rapport ANACONDHA (Projet de recherche Seine-Aval 5; Le Pichon et Alp, 2018).

Données nécessaires :

Le logiciel utilise des cartes au format ascii raster, exportées à partir d'un SIG et représentant soit les habitats potentiels, soit la résistance du milieu au déplacement. Ces cartes sont établies sur la base des :

- préférences d'habitats des espèces considérées
- paramètres environnementaux (hauteurs d'eau, substrats, vitesse du courant ou autres paramètres) sélectionnés selon les spécificités de l'espèce

Exemple d'application :

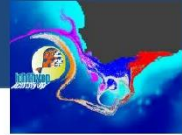
Amélioration de la continuité écologique au sein du continuum marin-estuarien-fluvial.

Analyse des conséquences de différents scénarios d'aménagements pour les poissons estuariens et migrants.

Exemple : projet ANACONDHA (Projet Seine-Aval 5, Le Pichon et Alp, 2018)

References:

- Le Pichon, C., Gorges, G., Boët, P., Baudry, J., Goreaud, F., & Faure, T. 2006. A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. *Environmental management*, 37(3), 322-335.
- Le Pichon C, Gorges G, Baudry J, Boussard H, Goreaud F, Faure T, Boët P. 2007. Méthodes et outils d'analyse spatiale des habitats des poissons en contexte fluvial anthropisé. (Methods and tools for the spatial analysis of fish habitats in human impacted rivers) *Ingénieries - E A T 50*: 21-33.
- Roy, M. L., & Le Pichon, C. 2017. Modelling functional fish habitat connectivity in rivers: A case study for prioritizing restoration actions targeting brown trout. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(5), 927-937.
- Le Pichon et Alp. 2018. Projet de recherche Seine-Aval 5, ANACONDHA ; ANALYSE spatiale de la CONnectivité Des HABitats fonctionnels pour les poissons à l'échelle de l'estuaire, mené par C. Le Pichon et M. Alp, IRSTEA

**Principe :**

Outil numérique (libre) conçu pour étudier les effets des facteurs physiques et biologiques sur la dynamique de l'ichtyoplancton.

ICHTYOP est un modèle de transport lagrangien* développé en collaboration avec l'IRD. Il est par ailleurs interfacé avec les bases de données en temps réel de prévisions de PREVIMER pour des simulations historiques et prédictives.

Développement :

<http://www.ichthyop.org/>
Free Java tool

ICHTYOP peut faire office de tracking pour une particule, il permet en effet d'étudier comment les paramètres physiques (courant et température) et les paramètres biologiques (comme par exemple la flottabilité des œufs et la croissance des larves) affectent la dispersion des œufs et des larves de poisson.

Il incorpore les processus déterminants dans les jeunes stades de vie des poissons (mouvement, croissance, mortalité, recrutement, frai, mortalité).

Requis :

Le modèle travaille en utilisant la vitesse du courant, la température et la salinité des résultats générés par des modèles 3D comme dans les modèles océaniques tels que CROCO (ex ROMS), MARS, NEMO ou SIROCCO)

Modalités :

1- Interface graphique utilisateur : paramétrage, lancement des simulations, visualisation du transport des larves et œufs virtuels (en créant un GIF ou en exportant les trajectoires au format KMZ (Google Earth).

2- Mode "batch" (automatisation des séries de tâches) qui permet d'améliorer la puissance de calcul.

=> Les sorties du modèle sont des fichiers au format NetCDF qui stockent l'information des dynamiques simulées des individus (temps, longitude, latitude, profondeur, longueur, etc.).

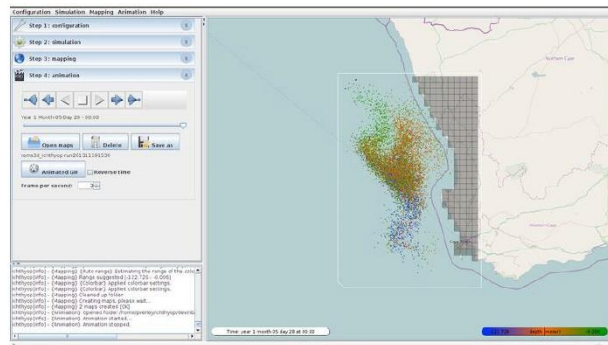


Image de l'interface utilisateur d'ICHTYOP

Processus modélisés : dispersion, recolonisation, recrutement

Exemple d'application : Jusqu'à présent ce modèle a été appliqué en milieu océanique et nous avons peu d'illustration d'application en milieu estuarien (mais voir l'étude menée par Tanner et al., 2017 qui met en évidence les zones de recrutement préférentielles (dont estuariennes) des larves de soles le long de la côte ouest ibérique)

*En physique, le lagrangien d'un système dynamique est une fonction des variables dynamiques qui permet d'écrire de manière concise les équations du mouvement du système.

References:

Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., & Blanke, B. (2008). A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, 23(9), 1210-1214.

<http://www.croco-ocean.org/>

<https://wwz.ifremer.fr/mars3d>


<https://www.nemo-ocean.eu/>

<http://sirocco.omp.obs-mip.fr/outils/Symphonie/Accueil/SymphoAccueil.htm>

<http://www.ichthyop.org/publications>

Tanner S. E., Teles-Machado A., Martinho F., Peliz A. & Cabral H.N. 2017. Modelling larval dispersal dynamics of common sole (*Solea solea*) along the western Iberian coast. *Progress in Oceanography*. 156 : 78-90.

Fiche
Outil
ECOPATH


Ecopath with Ecosim
No fish is an island

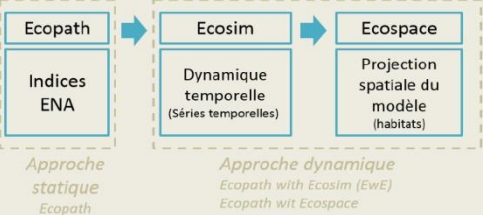
Description, principe :

Modèle (et logiciel) permettant de représenter l'organisation et le fonctionnement trophique.
 Basé sur un principe d'équilibre de masse pour estimer les flux trophiques.
 Ecopath calcule différents indices écologiques (indices ENA de l'Ecological Network Analysis) qui permettent de caractériser l'écosystème

Développement :

- Christensen et Pauly, 1992 ; Pauly et al., 2000)
- www.ecopath.org
- > 500 modèles établis

Ecopath : modélise un « instantané » de l'écosystème (interactions entre les compartiments), il fournit des indices de l'Ecological Network (indices ENA)
Ecosim : modélisation dynamique temporelle
Ecospace : représentation spatiale explicite du modèle construit



Equations de base pour paramétrer Ecopath :

→ *Conservation de la masse*
Production = prédation + pêche + autre mortalité + accumulation de biomasse + exports (courants, émigration, prédation par l'extérieur)

→ *Conservation de l'énergie*
Consommation = production + respiration + nourriture non assimilée

Paramètres d'entrée :

Pour chaque groupe constituant le réseau (requiert l'identification précise des groupes fonctionnels qui doivent être intégrés à l'analyse)

- Captures
- Compositions alimentaires de chaque groupe
- Exportations
- Biomasse accumulée
- Taux de non-assimilation
- Biomasse
- Rapport production / biomasse
- Rapport consommation / biomasse
- Mortalité non expliquée

Paramètres de sortie :

Ecopath quantifie les flux trophiques d'un écosystème et calcule différents indices écologiques qui permettent de le caractériser

Principales limites :

Nécessite un grand nombre de données (souvent accessibles via la littérature)
 Le principe de la méthode se base sur l'hypothèse d'état stable (ou d'équilibre de masse) alors qu'un estuaire n'est pas un système stable. Cette hypothèse néglige la part des échanges avec les écosystèmes adjacents.

Améliorations statistiques :

Estimation de tous les flux a priori inconnus en partant d'un nombre réduit de paramètres connus (modélisation inverse : LIM-MCMC) (1)
 Gestion des incertitudes : intervalles de confiances aux indices ENA (outil de précision ENAtool (Matlab)) (2)

Exemple de mobilisation :

- Identification des espèces clés du réseau trophique et des compartiments biologiques et de leurs interactions dans l'estuaire de la Loire (modélisation : GIP Loire Estuaire (3))
- Caractérisation de l'organisation et du fonctionnement du réseau trophique de l'estuaire de la Seine Aval et évaluation des impacts dus aux aménagements (1), (4), (5)

Adaptations / couplages :

Adaptation d'Ecopath possible face à des problématiques de modifications de la salinité et d'eutrophisation (couplage avec modèle biogéochimique, (6), (7), (8)), ou encore de diminution de surface d'habitats (9),

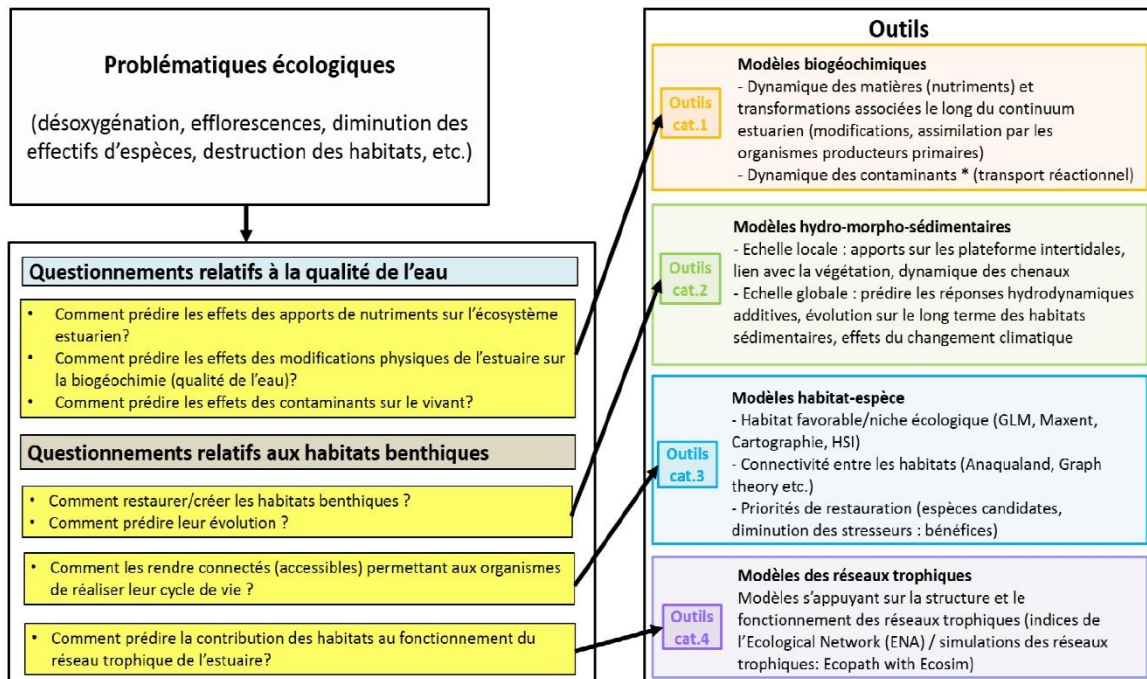
Références :

(1) Tecchio et al., 2016.
 (2) Guesnet et al., 2015
 (3) <http://www.loire-estuaire.org/accueil/nos-outils/modelisation>
 (4) Tecchio et al., 2015.

(5) Projet de recherche GIP Seine Aval 5 : Analyse de la structure trophique et contribution des habitats de l'estuaire de la Seine (ANTROPOSEINE). <http://www.seine-aval.fr/projet/antroposeine/>
 (6) Baeta et al., 2011
 (7) Cerco et al., 2010
 (8) Ma et al., 2010
 (9) Plummer et al., 2013

Fiches exemples d'application des outils

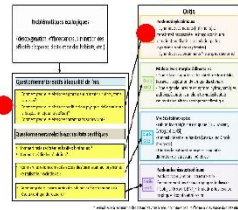
Démarche d'orientation vers les outils



* Les modèles de bioaccumulation des contaminants dans le réseau trophique et de leurs effets ne sont pas abordés dans cette étude.

Fiche exemple

Déclin de productivité, désoxygénation et modifications des cycles biogéochimiques



Cas traité : Modéliser l'ensemble des dynamiques biogéochimiques (C, N, P, Si) d'un estuaire en se basant sur les relations entre la géométrie de l'estuaire et l'hydrodynamique

Fonctionnalités concernées : Production primaire, recyclage, production secondaire

Processus concernés : (dé)nitritification, dégradation aérobie, mortalité des producteurs et consommateurs ...

Type d'habitat concerné : colonne d'eau

Outil mobilisé : modèle hydrodynamique bidimensionnel couplé à un modèle de transport réactionnel des éléments

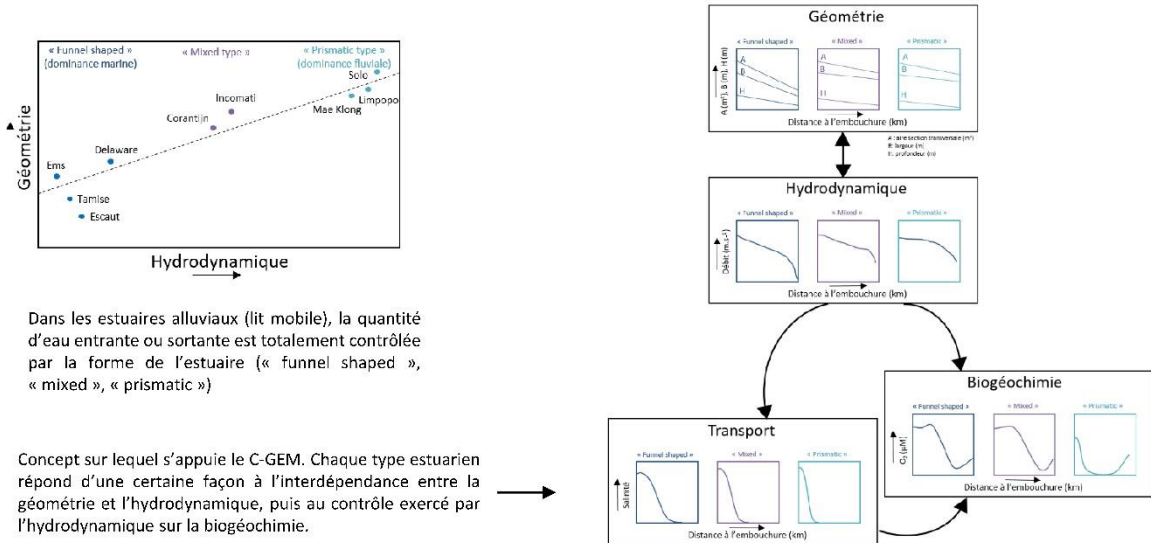
Connaissances écologiques nécessaires : connaissance du réseau de réactions biogéochimiques du système étudié. Compétences en modélisation indispensables.

Localisation : Escaut (Belgique) **Echelle d'application :** estuaire

Parties, p xx du rapport

Concept du modèle

C-GEM : Carbon-Generic Estuary Model. Modèle de transport réactionnel 1D décrivant la dynamique du carbone et des éléments associés (N, P, Si).



Requis pour le C-GEM

- Hydrodynamique (débits, amplitude tidale à l'embouchure, séries temporelles des niveaux d'eau)
- Conservation de la masse des solutés (salinité)
- Réactions biogéochimiques (caractériser le réseau de réactions → groupes phytoplanctoniques, définition des réactions biogéochimiques et des coefficients stoechiométriques, processus benthiques-pélagiques), paramètres : littérature, conditions limites (apports fluviaux et limite aval), forçages externes (lumière, température, vent)
- Matière particulaire en suspension (concentrations)

Paramétrage

- 1- Construire la géométrie idéalisée de l'estuaire
- 2- Paramétrer le module hydrodynamique
- 3- Paramétrer le module de transport
- 4- Paramétrer le module matières particulaires en suspension (SPM)
- 5- Paramétrer le module biogéochimique
- 6- Sensibilité test

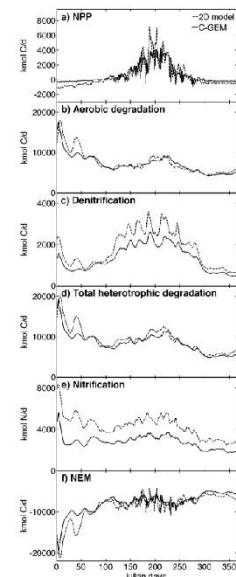
→ définition des conditions limites et validation de chaque module

Application à l'estuaire de l'Escaut

Comparaison avec les résultats d'un modèle 2D plus fin déjà développé sur l'Escaut (mais site spécifique donc à très haute résolution)
→ les résultats obtenus sont comparables.
(Nb: NPP : production primaire nette, NEM : Net Ecosystem Metabolism)

Le modèle reproduit fidèlement les caractéristiques biogéochimiques dominantes de l'estuaire de l'Escaut, complexe mais néanmoins bien documenté.

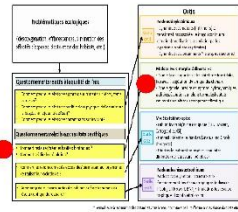
- Modèle moins haute résolution et à support « géométrique » en apparence bien plus simple que ceux déjà développés mais qui fournit de bons résultats
- Exemple de simplification de modèle de transport réactionnel



Volta C., Arndt S., Savenije H. H. G., Laruelle G. G. & Regnier P. 2014. C-GEM (V:01): a new, cost-efficient biogeochemical model for estuaries and its application to a funnel shaped system. *Geoscientific Model Development*, 7, 1271-1295.

Fiche exemple

Réduction et dégradation des zones intertidales



Rapport
Chapitres 2.6 / 5.1 / 5.3

Cas traité : anticiper les patrons de sédimentation pour mieux diriger l'inondation et favoriser certains développements de la végétation.

Fonctionnalités concernées : production primaire, régulation des flux hydro-sédimentaires

Processus concernés : colonisation végétale, accrétion sédimentaire

Type d'habitat concerné : habitat sédimentaire intertidal type marais, vasière

Outil mobilisé : Simulation de l'hydrodynamique et des phénomènes de transport (outil Delft 3D software)

Connaissances écologiques nécessaires :
Comprendre les liens entre écologie et morphologie des marais: processus hydromorphosédimentaires (hydropériode, hydrodynamisme), le rétrocontrôle de la végétation sur les sédiments, les liens entre élévation et végétation.

Localisation : Escaut (Belgique) **Echelle d'application :** locale

Module de flux

-Calcule des caractéristiques du flux (profondeur de l'eau, vitesses des flux et directions, caractéristiques des turbulences) dynamiquement dans le temps sur un maillage 3D de la zone étudiée.

-Travaille en résolvant des équations flux/sédiment
-Prend en compte explicitement l'influence 3D des structures rigides cylindriques des plantes dans l'hydrodynamisme (turbulences)

Données :

- Topographie (relevés altimétriques)
- Caractéristiques de la végétation : diamètre et nombre moyens des structures cylindriques des plantes / unité de surface et hauteur (la variation du diamètre et nombre moyen des structures végétales est défini en assignant un type de végétation à chaque cellule du maillage)
- Séries temporelles des niveaux d'eaux au niveau de l'ouverture du marais

Sorties du modèle : vitesses et direction des flux sur l'aire étudiée

Module de transport sédimentaire

-Calcule les concentrations en sédiments en suspension et les taux de sédimentation pour chaque pas de temps et chaque cellule du maillage, sur la base de l'équation tridimensionnelle d'advection-diffusion pour les sédiments en suspension.

Données :

Séries temporelles des concentrations en sédiments en suspension présentes au niveau de l'ouverture du marais

Sorties du modèle : patrons spatiaux de sédimentation sur l'aire étudiée

Application de ces deux modèles sur un maillage orthogonal rectangulaire représentant l'aire d'étude

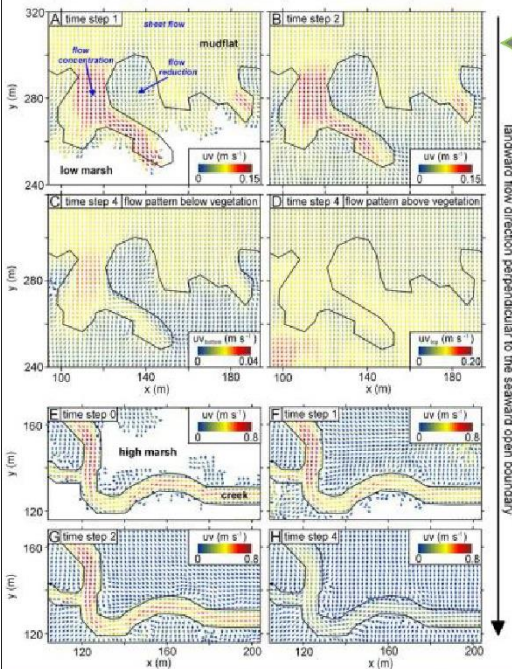


Figure : Simulation des directions et des vitesses des flux à la surface du marais pour différents pas de temps de la marée. A-D : détail pour la limite marais/vasière. A-B : vitesses du flux (uv) moyennées sur la profondeur à différents pas de temps. C-D : vitesses du flux au fond et en surface de la colonne d'eau. E-G : détail pour la plateforme du marais montrant les vitesses de flux (uv) moyennées sur la profondeur pour différents pas de temps.

Principaux résultats :

Impact certain de la végétation, de la micro-topographie et des fluctuations de niveau d'eau sur les patrons de sédimentation lors de l'inondation.

La couverture végétale est le facteur contrôle clé du développement géomorphique à long terme des marais.

Les zones où les vitesses de flux sont réduites piègent rapidement les sédiments.

Les zones où les vitesses de flux sont accentuées (entre les zones végétalisées p.ex.) sédimentent moins ou s'érodent.

Temmerman S., Bauma T. J., Govers G., Wang Z. B., De Vries M. B. & Herman P. M. J. 2005. Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: three-dimensional modeling for a tidal marsh. *Journal of Geophysical Research*. 110 : F04019.

Fiche exemple

Diminutions / modifications des effectifs des espèces

Habitats critiques

Données

Modèles

Sorties

Possibilités

Cas traité : prédiction de la qualité, de la connectivité et de la pérennité des habitats pour une espèce d'oiseau menacée (*Râle de Californie, *Rallus longirostris obsoletus**) dans un contexte de changement climatique.

Fonctionnalités concernées : Alimentation, repos, refuge / Production secondaire / Corridor, connectivité

Processus concernés : Dispersion / Compétition / Comportement

Type d'habitat concerné : habitat sédimentaire intertidal type marais, vasière

Outil mobilisé : couplage de 4 modules permettant l'évaluation quantitative des efforts de restauration à mener.

Connaissances écologiques nécessaires : cycle de vie de l'espèce, identifications des habitats d'alimentation, de repos et refuge, connectivité des habitats estuariens

Localisation : Baie de San Francisco (USA) **Echelle d'application :** estuaire

Couplage d'outils

Cat. 3 + Cat. 2

Rapport
Chapitres 5.3 / 6.3

Illustration de la démarche

Modèles employés

| Données | Séquences SLR Pis de SLR Faible: 0,42 m Moyen: 0,91 m Fort: 1,66 m | Séquences de restauration Aucun Plan 1 Plan 2 Plan 3 | Mesures des zones intertidales Marée Salinité Utilisation des sols Topographie Végétation | Suivi ornithologique Abondance des populations Distribution des populations Croissance | Dynamique métapopulationnelle Occupation Productivité Flux de dispersion Voies de dispersion |
|--------------|--|--|--|---|--|
| Modèles | SLAMM | MaxEnt | HexSim | Théorie des graphes | |
| Sorties | Couverture spatiale et projection des élévations | Projection de la qualité de l'habitat | Projection de la population d'oiseaux | Connectivité du réseau d'habitats | |
| Possibilités | Changement dans l'habitat Perte et dégradation d'habitat | | Dynamique source-puits Risques d'extinction | Résilience de la population Priorité des sites à restaurer | |

Scénarios de restauration de marais à l'horizon 2060 :

Ne rien faire

Plan 1 : restauration de 3038 ha

Plan 2 : restauration de 5468 ha

Plan 3 : restauration de 17618 ha

Résultats

(a) Risk of extinction without restoration efforts

(b) Risk of extinction with Plan 1

(c) Risk of extinction with Plan 2

(d) Risk of extinction with Plan 3

Risque d'extinction selon l'augmentation du niveau de la mer (SLR) et sous différents efforts de restauration.

La ligne en pointillés indique les niveaux de risques sous des scénarios définis comme moyens (0,91m d'augmentation) et forts (1,66m d'augmentation). Les points noirs sont des valeurs issues de scénarios d'augmentation du niveau de la mer. Les valeurs de risque d'extinction pour ces scénarios moyens et forts sont indiquées en bas à gauche et droite.

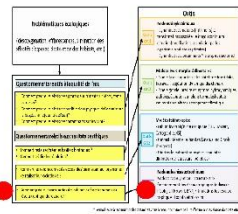
Principaux résultats :

L'approche employée permet d'identifier les facteurs les plus importants dans la qualité de l'habitat (comme par exemple la salinité qui est un proxy pour une meilleure qualité de l'habitat pour nicher et pour l'abondance des proies macroinvertébrées). L'approche permet également d'anticiper la viabilité des populations face à l'augmentation du niveau de la mer ; celles-ci resteraient à leur niveau actuel pour une augmentation modérée (0,91m). Le risque d'extinction augmenterait au contraire de 30% pour une augmentation de 1,66m

Zhang H. & Gorelink S. M. 2014. Coupled impacts of sea-level rise and tidal marsh restoration on endangered California clapper rail. *Biological Conservation*. 172 : 89-100

Fiche exemple

Déclin de la productivité de l'estuaire, diminution des effectifs d'espèces



| |
|--|
| Cas traité : simuler des gains de biomasse en réponse à la restauration de surfaces. |
| Fonctionnalités concernées : productivité (production secondaire) |
| Processus concernés : assimilation et transfert d'énergie dans les réseaux trophiques |
| Type d'habitat concerné : habitat sédimentaire intertidal type marais |
| Outil mobilisé : modèle trophique Ecopath et son module dynamique Ecosim |
| Connaissances écologiques nécessaires : bases du fonctionnement des réseaux trophiques et indices de leur structure |
| Localisation : Baie du Delaware (USA) Echelle d'application : estuaire |

Rapport
Chapitre 7.3

Données

- Description de l'écosystème de la baie : 47 pools de biomasse regroupant poissons, invertébrés, oiseaux, mammifère marin
- Pour chaque pool de biomasse : estimation des stocks à partir de la littérature (voir fiche outil ECOPATH)



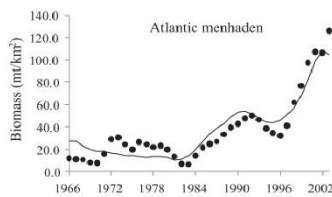
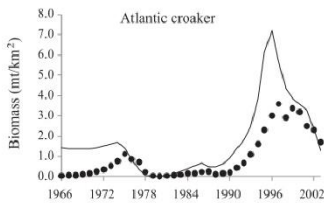
Simulations (Ecopath with Ecosim - EwE) (voir fiche outil ECOPATH)

Simulations effectuées sous un scénario « no restauration » pour estimer la productivité qui aurait été perdue s'il n'y avait pas eu la restauration (NB: il s'agit d'une analyse effectuée *a posteriori* d'une restauration).

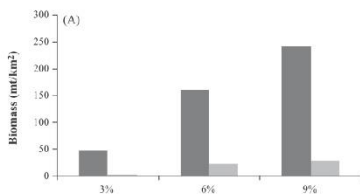
Simulations effectuées en second temps pour des surfaces augmentées de 3%, 6% ou 9%



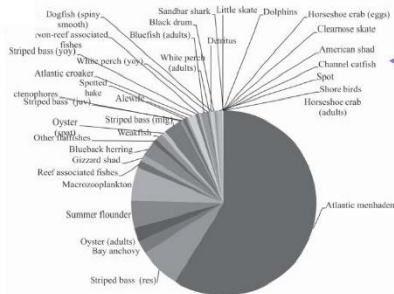
Résultats



Biomasses observées (points) et prédites (lignes) à partir du modèle EwE pour deux espèces de poissons.



Gains annuels de biomasse pour les groupes trophiques de plus haut niveau (gris clair) et de plus bas niveau (gris foncé) dûs à la restauration de 3%, 6% ou 9% de surface de marais intertidaux.



Gains proportionnels dans les biomasses d'espèces de plus haut niveau trophique qui auraient été perdus s'il n'y avait pas eu d'effort de restauration pour toutes les espèces

Principale conclusion :

En comparant à la situation actuelle, la restauration a permis d'augmenter la biomasse totale du système de 47,7 t.km⁻².an⁻¹ Cependant, les simulations montrent que la production du système en termes de biomasse, ne s'est pas distribuée de la même façon parmi l'ensemble des groupes trophiques concernés par la restauration des marais.

Frisk M. G., Miller T. J., Latour R. J. & Martell S. J. D. 2011. Assessing biomass gains from marsh restoration in Delaware Bay using Ecopath with Ecosim. *Ecological Modelling*, 222 : 190-200.

10. Bibliographie

A

- Adriaensen F., Chardon J.P., De Blust G., Swinnen E., Villaba S., Gulinck H. & Matthysen E.** 2003. The application of 'least-cost' modelling as a functional landscape model. *Landscape and Urban Planning*. 64: 233-247.
- Alizad K., Hagen S. C., Medeiros S. C., Bilskie M. V., Morris J. T., Balthis L. & Buckel C. A.** 2018. Dynamic responses and implications to coastal wetlands and the surrounding regions under sea level rise. *Plos One*. 13(12) : e0210134.
- Alizad K., Hagen S. C., Morris J. T., Bacopoulos P., Bilskie M. V., Weishampel J. F. & Medeiros S. C.** 2016. A coupled, two-dimensional hydrodynamic-marsh model with biological feedback. *Ecological modelling*. 327: 29-43.
- Allen J. R. L.** 2000. Morphodynamics of Holocene salt marshes: A review sketch from the Atlantic and southern North Sea Coasts of Europe, *Quaternary Science Reviews*. 19: 1155–1231.
- Andersen T. J. & Pejrup M.** 2012. Chapter 2.14. Biological influences on sediment behavior and transport. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. pp 289-309. Elsevier.
- Andrews J. E., Burgess D., Cave R. R., Coombes E. G., Jickells T. D., Parkes D. J. & Turner R. K.,** 2006 : Biogeochemical value of managed realignment, Humber estuary, UK. *Science of the total environment*: 371: 19-30.
- Archambault B., Rivot E., Savina M. & Le Pape O.** 2015. Using a spatially structured life cycle model to assess the influence of multiple stressors on an exploited coastal-nursery-dependent population. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 201: 95-104.
- Arndt S. & Regnier P.** 2007. A model for the benthic-pelagic coupling of silica in estuarine ecosystems: sensitivity analysis and system scale simulation. *Biogeosciences*. 4: 331–352.
- Arndt S., Regnier P. & Vanderborght J. P.** 2009. Seasonally-resolved nutrient filtering capacities and export fluxes in a macrotidal estuary. *Journal of Marine Systems*. 78 : 42–58.
- Aronson J. & le Floc'h E.** 1996. Vital landscape attributes: missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology*. 4 : 377-387.

B

- Baeta A., Niquil N., Marques J. C. & Patrício J.** 2011. Modelling the effects of eutrophication, mitigation measures and an extreme flood event on estuarine benthic food webs. *Ecological Modelling*. 222: 1209-1221.
- Baird R.** 2005. On sustainability, estuaries, and ecosystem restoration: the art of the practical. *Restoration ecology*. 13: 154-158.
- Baird D., Asmus H., Asmus R.,** 2011. Carbon, nitrogen and phosphorus dynamics in nine sub-systems of the Sylt-Rømø Bight ecosystem, German Wadden Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 91: 51–68.
- Barbier E. B., Hacker S. D., Kennedy C., Koch E. W., Stier A. C. & Silliman B. R.** 2011. The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological monographs*. 81: 169-193.
- Barnes T. K., Volety A. K., Chartier K., Mazzotti F. J. & Pearlstine L.** 2007. A habitat suitability index model for the eastern oyster (*Crassostrea virginica*), a tool for restoration of the Caloosahatchee Estuary, Florida. *Journal of Shellfish Research*. 26: 949-959.

- Basset A., Barbone E., Elliott M., Li B. L., Jorgensen S. E., Lucena-Moya P., Pardo I & Mouillot D.** 2013. A unifying approach to understanding transitional waters: fundamental properties emerging from ecotone ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 132: 5-16.
- Beauchard O.** 2012. Tidal freshwater habitat restoration through controlled reduced tide system: a multi level assessment. Thèse de Doctorat. Université d'Anvers. 105p.
- Beauchard O., Jacobs S., Cox T. J., Maris T., Vrebos D., Van Braeckel A. & Meire P.** 2011. A new technique for tidal habitat restoration: Evaluation of its hydrological potentials. *Ecological Engineering*. 37: 1849-1858.
- Beck M. W., Heck Jr K. L., Able K. W., Childers D. L., Eggleston D. B., Gillanders B. M., Halpern B., Hays C. G., Hoshino K., Minello T. J., Orth R. J., Sheridan P. F. & Weinstein M. P.** 2001. The identification, conservation, and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates: a better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *Bioscience*. 51: 633-641.
- Beeftink W. G.** 1966. Vegetation and habitat of the salt marshes and beach plains in the south-western part of the Netherlands, Wentia. 15 : 83–108
- Bellmore J. R., Benjamin J. R., Newsom M., Bountry J. A. & Dombroski D.** 2017. Incorporating food web dynamics into ecological restoration: a modeling approach for river ecosystems. *Ecological Applications*. 27: 814-832.
- Ben-Hamadou R., Atanasova, N. & Wolanski E.** 2012. Ecohydrology modeling: tools for management. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*, Chapter 10. Academic Press.
- Bianucci L., Long W., Khangaonkar T., Pelletier G. & Roberts M.** 2016. Modeling Ocean Acidification in Salish Sea with FVCOM-ICM. *Salish Sea Ecosystem Conference*. Oral presentation.
- Billen G. & J. Garnier.** 1999. Nitrogen transfers through the seine drainage network: a budget based on the application of the RIVERSTRAHLER model. *Hydrobiologia*. 410 : 139-150.
- Billen G., Garnier J., & Hanset P.** 1994. Modelling phytoplankton development in whole drainage networks: the RIVERSTRAHLER Model applied to the Seine river system. *Hydrobiologia*. 289 : 119–137
- Billen G., Garnier J., Servais P., Brion N., Ficht A., Even S., Berthe, T. & Pounin M.** 1999. L'oxygène, un témoin du fonctionnement microbiologique. *Programme Scientifique Seine-Aval*, p31.
- Billen G., Garnier J., Ficht A. & Cun C.** 2001a. Ecological modeling of the 50 last years of anthropogenic impact in the seine estuary. *Estuaries*. 24: 977–993.
- Billen G., Garnier J., Ficht A., Cun C.** 2001b Modeling the response of water quality in the Seine River estuary to human activity in its watershed over the last 50 years. *Estuaries* 24:977–993
- Blaber S. J. M.** 2013. Fishes and fisheries in tropical estuaries: the last 10 years. *Estuarine Coastal and Shelf Science*. 135: 57-65.
- Blackwell M.S.A., Yamulki S., & Bol R.** 2010. Nitrous oxide production and denitrification rates in estuarine intertidal saltmarsh and managed realignment zones. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 87: 591–600.
- Boorman L., Hazelden J. & Boorman M.** 2002. New salt marshes for old – salt marsh creation and management. *Littoral 2002: The Changing Coast*. EUROCOAST/EUCC, Porto. Portugal Ed. EUROCOAST - Portugal.

Borja A., Dauer D. M., Elliott M. & Simenstad C. A. 2010. Medium-and long-term recovery of estuarine and coastal ecosystems: patterns, rates and restoration effectiveness. *Estuaries and Coasts*. 33: 1249-1260.

Borsje, B.W., de Vries, M.B., Hulscher, S.J.M.H., de Boer, G.J., 2008. Modeling large- scale cohesive sediment transport affected by small-scale biological activity. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 468–480

Bowen J. L. & Valiela I. 2004. Nitrogen loads to estuaries: Using loading models to assess the effectiveness of management options to restore estuarine water quality. *Estuaries*. 27: 482-500.

Bowron T., Neatt N., Van Proosdij D., Lundholm J. & Graham J. 2011. Macro-Tidal Salt Marsh Ecosystem Response to Culvert Expansion. *Restoration Ecology*. 19: 307-322.

Brand L. A., Smith L. M., Takekawa J. Y., Athearn N. D., Taylor K., Shellenbarger G. G., Schoellhamer D. H. & Spenst R. 2012. Trajectory of early tidal marsh restoration: elevation, sedimentation and colonization of breached salt ponds in the northern San Francisco Bay. *Ecological Engineering*. 42: 19-29.

Brennan M. L., May C. L., Danmeier D. G., Crooks S. & Haltiner J. H. 2008. Numerical modeling of restoration alternatives in an erosional estuary. In *Estuarine and Coastal Modeling* (pp. 942-960).

C

Capderrey C., Olivier J. M., Moussard S., Foussard V. & Bacq N. 2016. Retours d'expériences de restauration écologique en milieu estuarien. Rapport ONEMA. 92 p.

Canavan R. W., Slomp C. P., Jourabchi P., Van Cappellen P., Laverman A. M. & Van den Berg G. A. 2006. Organic matter mineralization in sediment of a coastal freshwater lake and response to salinization. *Geochimica et Cosmochimica Acta*. 70: 2836-2855.

Cerco C. F. & Cole T. M. 1994. Three-Dimensional Eutrophication Model of Chesapeake Bay, Technical Report EL-94-4, US Environmental Protection Agency and US Army Engineer District, Baltimore.

Cerco CF, Cole T.1993. Three-dimensional eutrophication model of Chesapeake Bay. *J Environ Eng* 119:10061025

Cerco C. & Moore K. 2001. "System-wide submerged aquatic vegetation model for Chesapeake Bay". *Estuaries*. 24: 522-534.

Cerco C. & Noel M. 2004. "Managing for water clarity in Chesapeake Bay". *Journal of Environmental Engineering*. 130: 631-642.

Cerco C., Noel M., & Kim S-C. 2006. "Three-dimensional management model for Lake Washington: (II) Eutrophication modeling and skill assessment," *Journal of Lake and Reservoir Management*. 22: 115-131.

Cerco C. & Noel M. 2007. "Can oyster restoration reverse cultural eutrophication in Chesapeake Bay?". *Estuaries and Coasts*. 30: 331-343.

Cerco C. F., Tillman D., & Hagy J. D. 2010. Coupling and comparing a spatially-and temporally-detailed eutrophication model with an ecosystem network model: an initial application to Chesapeake Bay. *Environmental Modelling & Software*. 25: 562-572.

Chen C., R.C. Beardsley & G. Cowles. 2006. An unstructured grid, finite- volume coastal ocean model: FVCOM user manual. SMASST/UMASSD Technical Report-06-0602.

Chevillot, X., Tecchio, S., Chaalali, A., Lassalle, G., Selleslagh, J., Castelnaud, G., David, V., Bachelet, G., Niquil, N., Sautour, B. & Lobry, J. 2018. Global Changes Jeopardize the Trophic Carrying Capacity and Functioning of Estuarine Ecosystems. *Ecosystems*, 1-23.

- Christensen V & Pauly D.** 1992 ECOPATH II - a software for balancing steady- state ecosystem models and calculating network characteristics. *Ecological Modelling*. 61: 169–185
- Christensen V. & Walters C. J.** 2004. Ecopath with Ecosim: methods, capabilities and limitations. *Ecological Modelling*. 172: 109–139.
- Christensen V., Ferdana Z. & Steenbeek J.** 2009. Spatial optimization of protected area placement incorporating ecological, social and economical criteria. *Ecological Modelling*. 220: 2583–2593.
- Christensen V., Walters C.J., Pauly D. & Forrest R.** 2008. Ecopath with Ecosim version 6, User guide – November 2008. Lenfest Ocean Futures Project 2008. Fisheries Centre, The University of British Columbia, Vancouver, Canada, pp. 235.
- Cloern J. E. & Jassby A. D.** 2012. Drivers of change in estuarine-coastal ecosystems: Discoveries from four decades of study in San Francisco Bay. *Reviews of Geophysics*, 50(4).
- Cloern J. E., Foster S. Q. & Kleckner A. E.** 2014. Phytoplankton primary production in the world's estuarine-coastal ecosystems. *Biogeosciences*. 11: 2477.
- Clough & Park.** 2008 [SLAMM. Warren Pinnacle Consulting, Inc. Application of Sea-Level Affecting Marshes Model \(SLAMM\) to Long Island, NY and New York City Report no. 14-29 \(New York State Energy Research and Development Authority, 2014\); http://www.warrenpinnacle.com/prof/SLAMM](http://www.warrenpinnacle.com/prof/SLAMM)
- Coleman A. M., Diefenderfer H. L., Ward D. L. & Borde A. B.** 2015. A spatially based area–time inundation index model developed to assess habitat opportunity in tidal–fluvial wetlands and restoration sites. *Ecological Engineering*. 624-642.
- Colléter M., Valls A., Guitton J., Gascuel D., Pauly D. & Christensen V.** 2015. Global overview of the applications of the Ecopath with Ecosim modeling approach using the EcoBase models repository. *Ecological Modelling*. 302: 42-53.
- Conley D.J., Carstensen J., Vaquer-Sunyer R., Duarte C.M.** 2009. Ecosystem thresholds with hypoxia. *Hydrobiologia*. 629 : 21–29.
- Convention on Biological Diversity. 2013. Essential Biodiversity Variables: UNEP/CBD/SBSTTA/17/INF/7.
- Costa M. D. D. P., Muelbert J. H., Vieira J. P. & Castello J. P.** 2015. Dealing with temporal variation and different life stages of whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Actinopterygii, Sciaenidae) in species distribution modeling to improve essential estuarine fish habitat identification. *Hydrobiologia*. 762: 195-208.
- Costanza R., de Groot R., Sutton P., van der Ploeg S., Anderson S.J., Kubiszewski I., Farber S. & Turner R.K.** 2014. Changes in the global value of ecosystem services. *Global Environmental Change*. 26: 152-158.
- Costanza R., & Voinov A.** 2004. Introduction: spatially explicit landscape simulation models. In *Landscape Simulation Modeling* (pp. 3-20). Springer, New York, NY.
- Cox T., Maris T., De Vleeschauwer P., De Mulder T., Soetaert K. & Meire P.** 2006. Flood control areas as an opportunity to restore estuarine habitat. *Ecological Engineering*. 28: 55-63.
- Craft C. B.** 2001. Biology of wetland soils. *Wetland soils: Genesis, hydrology, landscapes, and classification*, 107-137.
- Craft C., Clough J., Ehman J., Joye S., Park R., Pennings S., Guo H. & Machmuller M.** 2009. Forecasting the effects of accelerated sea-level rise on tidal marsh ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7: 73-78.
- Craft C., Clough J., Ehman J., Joye S., Park R., Pennings S. & Machmuller M.** 2009. Forecasting the effects of accelerated sea-level rise on tidal marsh ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7: 73-78.

Crain C.M., Kroeker K. & Halpern B.S. 2008. Interactive and cumulative effects of multiple human stressors in marine systems. *Ecology Letters*. 11: 1304–1315.

Crooks S., Schutten J., Sheern G.D., Pye K. & Davy A.J. 2002. Drainage and elevation as factors in the restoration of salt marsh in Britain. *Restoration Ecology*. 10 : 591-602.

Cugier P. & Le Hir P. 2002. Development of a 3D hydrodynamic model for coastal ecosystem modelling. Application to the plume of the Seine River (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55: 673-695.

Cugier P., Billen G., Guillaud J. F., Garnier J. & Ménesguen A. 2005. Modelling the eutrophication of the Seine Bight (France) under historical, present and future riverine nutrient loading. *Journal of Hydrology* 304: 381-396.

Cugier P. & Le Hir P., 2002. Development of a 3D Hydrodynamic Model for Coastal Ecosystem Modelling. Application to the Plume of the Seine River (France). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 55 : 973-695.

D

D'Alpaos A., Lanzoni S., Marani M., Bonometto A., Cecconi G. & Rinaldo A. 2007b. Spontaneous tidal network formation within a constructed salt marsh: Observations and morphodynamic modelling. *Geomorphology*. 91: 186–197.

D'Alpaos A., Lanzoni S., Marani M. & Rinaldo A. 2007a. Landscape evolution in tidal embayments: Modeling the interplay of erosion sedimentation and vegetation dynamics. *Journal of Geophysical Research*. 112, F01008, doi:10.1029/2006JF000537.

D'Alpaos A., Lanzoni S., Marani M., Fagherazzi S. & Rinaldo A. 2005. Tidal network ontogeny: Channel initiation and early development, *Journal of Geophysical Research*. 110, F02001, doi:10.1029/2004JF000182.

D'Alpaos A., Lanzoni S., Mudd S. M. & Fagherazzi S. 2006. Modeling the influence of hydroperiod and vegetation on the cross-sectional formation of tidal channels, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 69 : 311–324.

Dale M. R. T. & Fortin M.-J. 2010. From graphs to spatial graphs. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*. 41:21–38.

Darby F. A., & R. E. Turner. 2008. Below- and above- ground *Spartina alterniflora* production in a Louisiana salt marsh, *Estuaries and Coasts*. 31 :, 223–231.

Das A., Justic D., Inoue M., Hoda A., Huang H. & Park D. 2012. Impacts of Mississippi River diversions on salinity gradients in a deltaic Louisiana estuary: Ecological and management implications. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 111 : 17-26.

Dausse A., Bonnis A., Bouzille J.B. & Lefeuvre, J.C. 2008. Sediment dispersal in a polder after partial tidal restoration: implications for salt marsh restoration. *Applied Vegetation Science* .11 : 3-12.

Dauvin J.C. 2007. Paradox of estuarine quality: benthic indicators and indices, consensus or debate for the future. *Marine Pollution Bulletin*. 55 : 271–281.

Davidson K., Anderson D. M., Mateus M., Reguera B., Silke J., Sourisseau M. & Maguire J. 2016. Forecasting the risk of harmful algal blooms. *Harmful Algae*. 53 : 1-7.

Day J. W., Kemp G. P., Freeman A. M. & Muth D. P. 2014. Introduction: Perspectives on the restoration of the Mississippi Delta. In *Perspectives on the Restoration of the Mississippi Delta*. (pp. 1-7). Springer, Dordrecht.

De Groot R.S., Alkemade R., Braat L., Hein L., & Willemsen L. 2010. Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity*. 7: 260-272.

De Groot R.S. 2011. What are ecosystem services. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Wolansky, E and McLusky, D.S. Waltham, Elsevier. 5: 119-161.

de Jonge V. N., de Jong D. J. & van Katwijk, M. M. 2000. Policy plans and management measures to restore eelgrass (*Zostera marina* L.) in the Dutch Wadden Sea. *Helgoland Marine Research*. 54(2) : 151-158.

de Mutsert K., Cowan Jr J. H. & Walters C. J. 2012. Using Ecopath with Ecosim to explore nekton community response to freshwater diversion into a Louisiana estuary. *Marine and Coastal Fisheries*. 4 : 104-116.

DeAngelis D. L., Gross L. J., Husto, M. A. Wolff W. F., Fleming D. M., Comiskey E. J. & Sylvester S. M. 1998. Landscape modeling for Everglades ecosystem restoration. *Ecosystems*. 1(1): 64-75.

Diefenderfer H. L., Thom R. M., Johnson G. E., Skalski J. R., Vogt K. A., Ebberts B. D., Roegner G. C. & Dawley, E. M., 2011. A levels-of-evidence approach for assessing cumulative ecosystem response to estuary and river restoration programs. *Ecological Restoration*. 29: 111-132.

Duarte C. M., Conley D. J., Carstensen J. & Sánchez-Camacho M. 2009. Return to Neverland: shifting baselines affect eutrophication restoration targets. *Estuaries and Coasts*, 32 : 29-36.

Durell , S.E.A. Le V. Dit, Stillman , R.A., Caldow, R.W.G, MCGregorty, S., West, A.D. & Humphreys , J. 2006. Modelling the effect of environmental change on shorebirds: a case study on Poole Harbour, UK. *Biological Conservation*. 131 : 459–473.

Durell S.E.A.I.V.d., Stillman R.A., Triplet P., Aulert C., dit Bio D.O., Bouchet A., Duhamel S., Mayot S. & Goss-Custard, J.D. 2005. Modelling the efficacy of proposed mitigation areas for shorebirds: a case study on the Seine estuary, France. *Biological Conservation*. 123: 67–77.

E

Eldridge, P. M., & Sieracki, M. E. 1993. Biological and hydrodynamic regulation of the microbial food web in a periodically mixed estuary. *Limnology and Oceanography*, 38(8), 1666-1679.

Elith, J., Graham, C., Anderson, R., Dudík, M., Ferrier, S., Guisan, A., Hijmans, R., Huettmann, F., Leathwick, J., Lehmann, A., Li, J., Lohmann, L., Loiselle, B., Manion, G., Moritz, C., Nakamura, M., Nakazawa, Y., Overton, J., Townsend Peterson, A., Phillips, S., Richardson, K., Scachetti-Pereira, R., Schapire, R., Soberón J., Williams, S., Wisz, M., Zimmermann, N. 2006. Novel methods improve prediction of species' distributions from occurrence data. *Ecography* 29, 129e151.

Elith, J., Leathwick, J.R., Hastie, T. 2008. A working guide to boosted regression trees. *J. Anim. Ecol.* 77, 802–813.

Elliott M. & Quintino V., 2007. The estuarine quality paradox, environmental homeostasis and the difficulty of detecting anthropogenic stress in naturally stressed areas. *Marine Pollution Bulletin*, 54(6), 640-645.

Elliott M., Burdon D., Hemingway K. L., & Apitz S. E. 2007. Estuarine, coastal and marine ecosystem restoration: confusing management and science—a revision of concepts. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(3), 349-366.

Elliott, M., & Hemingway, K. L. (Eds.). 2008. *Fishes in estuaries*. John Wiley & Sons.

- Elliott, M., Mander, L., Mazik, K., Simenstad, C., Valesini, F., Whitfield, A., & Wolanski, E.** 2016. Ecoengineering with ecohydrology: successes and failures in estuarine restoration. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 176, 12-35.
- Elsäßer, B., Fariñas-Franco, J. M., Wilson, C. D., Kregting, L., & Roberts, D.** 2013. Identifying optimal sites for natural recovery and restoration of impacted biogenic habitats in a special area of conservation using hydrodynamic and habitat suitability modelling. *Journal of Sea Research*, 77, 11-21.
- Elsley-Quirk, T., Middleton, B.A., & Proffitt, C.E.**, 2009. Seed dispersal and seedling emergence in a created and a natural salt marsh on the Gulf of Mexico Coast in Southwest Louisiana, USA. *Restoration Ecology* 17 (3), 422e432.
- Even S, Billen G, Bacq N, Thery S, Ruelland D, Garnier J, Cugier P, Poulin M, Blanc S, Lamy F, Paffoni C.** 2007a. New tools for modelling water quality of hydrosystems: an application in the Seine River basin in the frame of the Water Framework Directive. *Sci Total Environ* 375:274–291
- Even, S., Thouvenin, B., Bacq, N., Billen, G., Garnier, J., Guezennec, L., Blanc, S., Ficht A. & Le Hir, P.** (2007b). An integrated modelling approach to forecast the impact of human pressure in the Seine estuary. *Hydrobiologia*, 588(1), 13-29.
- ## F
- Fagherazzi, S., & Sun, T.** 2004. A stochastic model for the formation of channel networks in tidal marshes. *Geophysical Research Letters*, 31(21).
- Fagherazzi, S., A. Bortoluzzi, W. E. Dietrich, A. Adami, M. Marani, S. Lanzoni, & A. Rinaldo.** 1999. Tidal networks: 1. Automatic network extraction and preliminary scaling features from digital terrain maps, *Water Resour. Res.*, 35(12), 3891–3904, doi:10.1029/1999WR900236.
- Fagherazzi, S., and T. Sun.** 2004. A stochastic model for the formation of channel networks in tidal marshes, *Geophysical Research Letters*. 31. L21503, doi:10.1029/2004GL020965.
- Fagherazzi, S., Kirwan, M. L., Mudd, S. M., Guntenspergen, G. R., Temmerman, S., D'Alpaos, A. ven de Koppel J., Rybczyk J.M., Reyes E., Craft C. & Clough, J.** 2012. Numerical models of salt marsh evolution: Ecological, geomorphic, and climatic factors. *Reviews of Geophysics*, 50(1).
- Fagherazzi, S., L. Carniello, L. D'Alpaos, and A. Defina.** 2006. Critical bifurcation of shallow microtidal landforms in tidal flats and salt marshes, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 103(22)
- Fagherazzi, S., M. Hannion, and P. D'Odorico.** 2008. Geomorphic structure of tidal hydrodynamics in salt marsh creeks, *Water Resour. Res.*, 44(2), W02419, doi:10.1029/2007WR006289
- Finn, J. T.** 1980. Flow analysis of models of the Hubbard Brook ecosystem. *Ecology*, 61(3), 562-571.
- Finn, J.T.**, 1976. Measures of ecosystem structure and function derived from analysis of flows. *Journal of Theoretical Biology* 56, 363–380
- Flitcroft, R., Burnett, K., & Christiansen, K.** 2013. A simple model that identifies potential effects of sea-level rise on estuarine and estuary-ecotone habitat locations for salmonids in Oregon, USA. *Environmental management*, 52(1), 196-208.
- Florin, A. B., Sundblad, G., & Bergström, U.** 2009. Characterisation of juvenile flatfish habitats in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(2), 294-300.
- Fodrie F. J. & Levin L. A.** 2008. Linking juvenile habitat utilization to population dynamics of California halibut. *Limnology and Oceanography*. 53 : 799-812.

Fragoso, G., & T. Spencer. 2008. Physiographic control on the development of *Spartina* marshes, *Science*, 322(5904), 1064

Fraser, L. H., Harrower, W. L., Garris, H. W., Davidson, S., Hebert, P. D., Howie, R., & Starzomski, B. M. 2015. A call for applying trophic structure in ecological restoration. *Restoration Ecology*, 23(5), 503-507.

French, J. R., and D. R. Stoddart. 1992. Hydrodynamics of salt marsh creek systems: Implications for marsh morphological development and material exchange, *Earth Surf. Processes Land- forms*, 17(3), 235–252, doi:10.1002/esp.3290170304

Frisk, M. G., Miller, T. J., Latour, R. J., & Martell, S. J. D. 2011. Assessing biomass gains from marsh restoration in Delaware Bay using Ecopath with Ecosim. *Ecological Modelling*, 222(1), 190-200.

Froeschke, J. T., & Froeschke, B. F. 2011. Spatio-temporal predictive model based on environmental factors for juvenile spotted seatrout in Texas estuaries using boosted regression trees. *Fisheries Research*, 111(3), 131-138.

G

Garnier J., Barles S., Billen G., Bognon S., Romero E., Castaings J., Silvestre M., Ramarson A., Thieu V., Riou P. & Legendre R. 2017. Rôle de l'Estuaire de Seine dans l'Ecologie Territoriale de la Normandie : cycles des nutriments et systèmes hydro-agro-alimentaires (RESET). Programme de recherche Seine-Aval 5. Rapport GIP Seine-Aval, 49p.

Garnier J., Legendre R., Passy P., Paris F., Billen G., Callens J., Cugier P., Tronquart O., Romero E. & Riou P. 2012. NEREIS (Nutrient Exprot Role on Eutrophication. Indicators and model Scenarios). Programme de recherche Seine-Aval 4. Rapport GIP Seine Aval.

Garnier, J., G. Billen & M. Coste. 1995. Seasonal succession of diatoms and chlorophycae in the drainage network of the river Seine: observations and model- ling. *Limnology and Oceanography* 40: 750–765.

Gilbert, A. J. 2009. Connectance indicates the robustness of food webs when subjected to species loss. *Ecological Indicators*, 9(1), 72-80.

Gleason, M. L., D. A. Elmer, N. C. Pien, and J. S. Fisher. 1979. Effects of stem density upon sediment retention by salt marsh cord grass, *Spartina alterniflora* Loisel, *Estuaries*, 2(4), 271–273, doi:10.2307/1351574.

Grasso et al. 2018, Programme Seine Aval 5 ; HYMOSED ; Modélisation du fonctionnement HYdro-MOrpho-SEDimentaire de l'estuaire de la Seine

Gray, J. S., & Elliott, M. 2009. Ecology of marine sediments: from science to management. Oxford University Press on Demand.

Guesnet V., Lassalle G., Chaalali A., Kearney K., Saint-Béat B., Karimi B., Grami B., Tecchio S., Lobry J. & Niquil N. 2015. Incorporating food-web parameter uncertainty into Ecopath-derived ecological network indicators. *Ecological modelling*, 313, 29-40.

H

Hazelden J, & Boorman LA. 2001. Soils and 'managed retreat' in South East England. *Soil Use and Management* 17(3): 150–154

Heymans, J. J., Coll, M., Libralato, S., & Christensen, V. 2011. Ecopath theory, modeling, and application to coastal ecosystems. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Chapter 9.06.

Heymans, J.J., Coll, M., Libralato, S., Morissette, L., Christensen, V., 2014. Global patterns in ecological indicators of marine food webs: a modelling approach. *PLOS ONE* 9, e95845

- Heymans, J.J., Guénette, S., Christensen, V.**, 2007. Evaluating network analysis indicators of ecosystem status in the Gulf of Alaska. *Ecosystems* 10, 488–502.
- Hirata, H., & Ulanowicz, R. E.** 1984. Information theoretical analysis of ecological networks. *International journal of systems science*, 15(3), 261-270.
- Hood, W. G.** 2002a. Application of landscape allometry to restoration of tidal channels. *Restoration Ecology*, 10(2), 213-222.
- Hood, W. G.** 2002b. Landscape allometry: from tidal channel hydraulic geometry to benthic ecology. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 59(8), 1418-1427.
- Hood, W. G.** 2007a. Landscape allometry and prediction in estuarine ecology: Linking landform scaling to ecological patterns and processes. *Estuaries and Coasts*, 30(5), 895-900.
- Hood, W. G.** 2007b. Scaling tidal channel geometry with marsh island area: A tool for habitat restoration, linked to channel formation process. *Water Resources Research*, 43(3).
- Hood, W. G.** 2014. Differences in tidal channel network geometry between reference marshes and marshes restored by historical dike breaching. *Ecological engineering*, 71, 563-573.
- Hood, W. G.** 2015. Predicting the number, orientation and spacing of dike breaches for tidal marsh restoration. *Ecological Engineering*, 83, 319-327.
- Hooper, D. U., Adair, E. C., Cardinale, B. J., Byrnes, J. E., Hungate, B. A., Matulich, K. L., Gonzalez A., Duffy J. E., Gamfeldt L. & O'Connor, M. I.** 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. *Nature*, 486 : 105-108.
- Hosack, G.R., Eldridge, P.M.** 2009. Do microbial processes regulate the stability of a coral atoll's enclosed pelagic ecosystem? *Ecol. Model.* 220, 2665–2682
- Howe AJ, Rodriguez JF, Spencer J, MacFarlane GR, & Saintilan N.** 2010. Response of estuarine wetlands to reinstatement of tidal flows. *Marine and Freshwater Research* 61(6): 702–713
- Howe E. & Simenstad C. A.** 2014. Using isotopic measures of connectivity and ecosystem capacity to compare restoring and natural marshes in the Skokomish River estuary, WA, USA. *Estuaries and Coasts*, 38(2), 639-658
- Howe, E. R., & Simenstad, C. A.** 2011. Isotopic determination of food web origins in restoring and ancient estuarine wetlands of the San Francisco Bay and Delta. *Estuaries and Coasts*, 34(3), 597-617.
- Howe, E., & Simenstad, C. A.** 2015. Using isotopic measures of connectivity and ecosystem capacity to compare restoring and natural marshes in the Skokomish River Estuary, WA, USA. *Estuaries and coasts*, 38(2), 639-658.
- Hughes, Z.J., Fitzgerald, D.M., Wilson, C.A., Pennings, S.C., Wieski, K., Mahadevan, A.**, 2009. Rapid headward erosion of marsh creeks in response to relative sea level rise. *Geophysical Research Letters* 36
- I**
- ICES**, 2013. Report of the Working Group on the Assessment of Demersal Stocks in the North Sea and Skagerrak (WGNSSK), 24e30 April 2013. ICES Headquarters, Copenhagen, p. 1435. ICES Document CM 2013/ACOM:13.
- Irving AD, Connell SD, & Russell BD.** 2011. Restoring coastal plants to improve global carbon storage: reaping what we sow. *PLoS ONE* 6(3):1–6
- Ishwaran, H., Kogalur, U.**, 2014. randomForestSRC: Random Forests for Survival, Regression and Classification (RF-SRC). R Package Version 1.

J

Jax, K. 2005. Function and “functioning” in ecology: what does it mean? *Oikos*, 111(3), 641-648.

Jørgensen, S. E. 2000. Thermodynamics and ecological modelling. CRC press.

Jørgensen, S. E., & Fath, B. D. 2004. Application of thermodynamic principles in ecology. *Ecological complexity*, 1(4), 267-280.

Jørgensen, S. E., Marques, J., & Nielsen, S. N. 2002. Structural changes in an estuary, described by models and using exergy as orientor. *Ecological modelling*, 158(3), 233-240.

K

Kaiser, M.J., Elliott, A.J., Galanidi, M., Rees, E.I.S., Caldow, R.W.G., Stillman, R.A., Sutherland, W.J. & Showler, D.A., 2005. Predicting the Displacement of Common Scoter *Melanitta nigra* from Benthic Feeding Areas due to Offshore Windfarms. University of Wales Bangor Report to COWRIE. p. 266.

Kaiser, M.J., Elliott, A.J., Galanidi, M., Rees, E.I.S., Caldow, R.W.G., Stillman, R.A., Sutherland W.J. & Showler, D.A., 2005. Predicting the Displacement of Common Scoter *Melanitta nigra* from Benthic Feeding Areas due to Offshore Windfarms. University of Wales Bangor Report to COWRIE. p. 266

Kassakian J., Jones A., Martinich J. & Hudgens D. 2017. Managing for No Net Loss of Ecological Services : An Approach for Quantifying Loss of Coastal Wetlands due to Sea Level Rise. 59: 736-751.

Khangaonkar, T., & Yang, Z. 2011. A High-Resolution Hydrodynamic Model of Puget Sound to Support Nearshore Restoration Feasibility Analysis and Design. *Ecological Restoration*, 29(1-2), 173-184.

Kim, T., Labiosa, R. G., Khangaonkar, T., Yang, Z., Chen, C., Qi, J., & Cerco, C. 2010. Development and evaluation of a coupled hydrodynamic (FVCOM) and water quality model (CE-QUAL-ICM). In *Estuarine and Coastal Modeling* (pp. 373-388).

Kirwan, M. L., & A. Murray. 2007. A coupled geomorphic and ecological model of tidal marsh evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104 (15), 6118–6122, doi:10.1073/pnas.0700958104.

Kirwan, M. L., & G. R. Guntenspergen, 2010. The influence of tidal range on the stability of coastal marshland, *J. Geophys. Res.*, 115, F02009, doi:10.1029/2009JF001400.

Kirwan, M. L., G. R. Guntenspergen, & J. T. Morris. 2009. Latitudinal trends in *Spartina alterniflora* productivity and the response of coastal marshes to global change, *Global Change Biol.*, 15(8), 1982–1989, doi:10.1111/j.1365-2486.2008.01834.x

Kirwan, M. L., Temmerman, S., Skeehan, E. E., Guntenspergen, G. R., & Fagherazzi, S. 2016. Overestimation of marsh vulnerability to sea level rise. *Nature Climate Change*, 6(3), 253.

Kiwango H., Njau K.N. & Wolanski E. 2018. The application of nutrient budget models to determine the ecosystem health of the Wami Estuary, Tanzania. *Ecohydrology and Hydrobiology*. 18(2), 107-119.

Knudby, A., Brenning, A., & LeDrew, E., 2010. New approaches to modelling fish–habitat relationships. *Ecol. Model.* 221, 503–511.

Kostecki C., Le Loc'h F., Roussel J. M., Desroy N., Huteau D., Riera P., Le Bris H. & Le Pape, O. 2010. Dynamics of an estuarine nursery ground: the spatio-temporal relationship between the river flow and the food web of the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) as revealed by stable isotopes analysis. *Journal of Sea Research*, 64(1-2), 54-60.

L

- Lajaunie-Salla, K.** 2016. Modélisation de la dynamique de l'oxygène dissous dans l'estuaire de la Gironde. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux.
- Langley, J. A., K. L. Mckee, D. R. Cahoon, J. A. Cherry, and J. P. Megonigal.** 2009. Elevated CO₂ stimulates marsh elevation gain, counterbalancing sea-level rise, *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.*, 106(15), 6182–6186.
- Large S.I., Fay G., Friedland K.D., & Link J.S.** 2015. Critical points in ecosystem responses to fishing and environmental pressures. *Marine Ecology Progress Series*. 521: 1-17.
- Largier J.**, 2004. The importance of retention zones in the dispersal of larvae. *Am. Fish. Soc. Symp.* 42, 105-122.
- Lawton, J. H., & Jones, C. G.** 1995. Linking species and ecosystems: organisms as ecosystem engineers. In *Linking species & ecosystems* (pp. 141-150). Springer, Boston, MA.
- 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.
- Lefort S, Gratton Y, Mucci A, Dadou I, Gilbert D** (2012) Hypoxia in the Lower St. Lawrence Estuary: how physics controls spatial patterns. *J Geophys Res* 117:1–14
- Le Hir P., Cayocca F., Waeles B.** 2011. Dynamics of sand and mud mixtures: A multiprocess-based modelling strategy. *Continental Shelf Research*, Vol. 31: pp S135-S149.
- Le Hir P., Ficht A., Jacinto R.S., Lesueur P., Dupont J.P., Lafite R., Brenon I., Thouvenin B., Cugier P.**, 2001. Fine sediment transport and accumulations at the mouth of the Seine estuary (France). *Estuaries*, Vol. 24(6B), pp 950-963. <http://dx.doi.org/10.2307/1353009>
- Le Hir, P., Monbet, Y., & Orvain, F.** 2007. Sediment erodability in sediment transport modelling: can we account for biota effects? *Continental Shelf Research*, 27(8), 1116-1142.
- Le Moal M., Gascuel-Oudou C., Ménesguen A., Souchon Y., Etrillard C., Levain A., Moatar F., Pannard A., Souchu P., Lefebvre A. & Pinay G.** 2019. Eutrophication: A new wine in an old bottle? *Science of the Total Environment*. 651 : 1-11.
- Le Pape O., Baulier L., Cloarec A., Martin J., Le Loc'h F. and Y. Désaunay**, 2007. Habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) in the Bay of Biscay (France): a quantitative description using indicators based on benthic fauna. *Journal of Sea Research* 57: 126-136.
- Le Pape, O., Chauvet, F., Mahévas, S., Lazure, L., Guérault, G., Désaunay, Y.**, 2003. Quantitative description of habitat suitability for the juvenile common sole (*Solea solea*, L.) and contribution of different habitats to the adult population in the Bay of Biscay (France). *J. Sea Res.* 50(2-3), 139–149.
- Le Pape, O., Delavenne, J., & Vaz, S.** (2014). Quantitative mapping of fish habitat: a useful tool to design spatialised management measures and marine protected area with fishery objectives. *Ocean & coastal management*, 87, 8-19.
- Le Pichon, C., Gorges, G., Boët, P., Baudry, J., Goreaud, F., & Faure, T.** 2006. A spatially explicit resource-based approach for managing stream fishes in riverscapes. *Environmental management*, 37(3), 322-335.
- Le Pichon C, Gorges G, Baudry J, Boussard H, Goreaud F, Faure T, Boët P.** 2007. Méthodes et outils d'analyse spatiale des habitats des poissons en contexte fluvial anthropisé. (Methods and tools for the spatial analysis of fish habitats in human impacted rivers) *Ingénieries - E A T* 50: 21-33.

Le Pichon C. & Alp M. 2018. ANACONDHA ; ANALyse spatiale de la CONnectivité Des HABitats fonctionnels pour les poissons à l'échelle de l'estuaire. Projet de recherche Seine-Aval 5, mené par C. Le Pichon et M. Alp, IRSTEA

Lefort S, Gratton Y, Mucci A, Dadou I, Gilbert D. 2012. Hypoxia in the Lower St. Lawrence Estuary: how physics controls spatial patterns. *Journal of Geophysical Research*. 117 : 1–14

Legendre, L., & Niquil, N., 2013. Large-scale regional comparisons of ecosystem processes: Methods and approaches. *Journal of Marine Systems*, 109, 4-21.

Leschen, A. S., Ford, K. H., & Evans, N. T. 2010. Successful eelgrass (*Zostera marina*) restoration in a formerly eutrophic estuary (Boston Harbor) supports the use of a multifaceted watershed approach to mitigating eelgrass loss. *Estuaries and coasts*, 33(6), 1340-1354.

Lett, C., Verley, P., Mullon, C., Parada, C., Brochier, T., Penven, P., & Blanke, B. 2008. A Lagrangian tool for modelling ichthyoplankton dynamics. *Environmental Modelling & Software*, 23(9), 1210-1214.

Levin P.S., Kelbe C.R., Shuford R.L., Ainsworth C., Dunsmore R., Fogarty M.J. & Holsman K. 2014. Guidance for implementation of integrated ecosystem assessments: a US perspective. *ICES Journal of Marine Science*. 71: 1198-1204.

Libralato, S. 2008. System omnivory index. In: Jørgensen, S.E., Fath, B.D. (Eds.), *Ecological Indicators*. Elsevier, Oxford, pp. 3472–3477.

Libralato, S., Christensen, V., Pauly, D. 2006a. A method for identifying keystone species in food web models. *Ecological Modelling* 195, 153–171.

Lillebø, A. I., Flindt, M. R., Cardoso, P., Leston, S., Dolbeth, M., Pereira, M. E., Duarte A.C. & Pardal M. A. 2011. Restoration of seagrass community to reverse eutrophication in estuaries. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Chapter 10.07.

Lindeman, R.L., 1942. The trophic-dynamic aspect of ecology. *Ecology* 23, 399e418.

Lobry, J., David, V., Pasquaud, S., Lepage, M., Sautour, B., & Rochard, E., 2008. Diversity and stability of an estuarine trophic network. *Marine Ecology Progress Series* 358, 13-25

Loreau, M., MOuquet, N., & Holt, R. D. 2003. Meta-ecosystems: a theoretical framework for a spatial ecosystem ecology. *Ecology Letters*, 6(8), 673-679.

Lotze, H. K., Lenihan, H. S., Bourque, B. J., Bradbury, R. H., Cooke, R. G., Kay, M. C., Kidwell, S. M., Kirby, M. X., Peterson, C. H., & Jackson, J. B. 2006. Depletion, degradation, and recovery potential of estuaries and coastal seas. *Science*, 312(5781), 1806-1809.

Lumborg, U., Andersen, T.J., Pejrup, M., 2006. Modelling the effect of macrozoobenthos and microphytobenthos on cohesive sediment transport on an intertidal mudflat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 68 (1–2), 208–220

M

Ma, H., Townsend, H., Zhang, X., Sigrist, M., & Christensen, V. 2010. Using a fisheries ecosystem model with a water quality model to explore trophic and habitat impacts on a fisheries stock: A case study of the blue crab population in the Chesapeake Bay. *Ecological Modelling*, 221(7), 997-1004.

Maire, A., Buisson, L., Canal, J., Rigault, B., Boucault, J., & Laffaille, P. 2015. Hindcasting modelling for restoration and conservation planning: application to stream fish assemblages. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 25(6), 839-854.

Mandelbrot B., 1983. *The fractal Geometry of Nature*. W. H. Freeman, New York, NY.

Mander, L., Marie-Orleach, L., Elliott, M., 2013. The value of wader foraging behaviour study to assess the success of restored intertidal areas. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 131, 1–5.

- Mann, K. H., & Lazier, J. R. N.** 1991. Fronts in coastal waters. *Dynamics of Marine Ecosystems*, Third Edition, 216-253.
- Marani, M., A. D'Alpaos, S. Lanzoni, L. Carniello, and A. Rinaldo.** 2007. Biologically controlled multiple equilibria of tidal land- forms and the fate of the Venice lagoon, *Geophys. Res. Lett.*, 34, L11402, doi:10.1029/2007GL030178.
- Marani, M., A. D'Alpaos, S. Lanzoni, L. Carniello, and A. Rinaldo.** 2010. The importance of being coupled: Stable states and cata- strophic shifts in tidal biomorphodynamics, *J. Geophys. Res.*, 115, F04004, doi:10.1029/2009JF001600.
- Marani, M., E. Belluco, S. Ferrari, S. Silvestri, A. D'Alpaos, S. Lanzoni, A. Feola, and A. Rinaldo.** 2006. Analysis, synthesis and modelling of high-resolution observations of salt marsh eco- geomorphological patterns in the Venice lagoon, *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 69(3–4), 414–426, doi:10.1016/j.ecss.2006. 05.021
- Mariotti, G., and S. Fagherazzi,** 2010, A numerical model for the coupled long-term evolution of salt marshes and tidal flats, *J. Geophys. Res.*, 115, F01004, doi:10.1029/2009JF001326
- Marques, J. C., & Jørgensen, S. E.** 2002. Three selected ecological observations interpreted in terms of a thermodynamic hypothesis. Contribution to a general theoretical framework. *Ecological Modelling*, 158(3), 213-221.
- McLeod, E., B. Poulter, J. Hinkel, E. Reyes, and R. Salm.** 2010. Sea-level rise impact models and environmental conservation: A review of models and their applications, *Ocean and Coastal Management*. 53, 507–517.
- McLusky, D. S., & Elliott, M.** 2004. *The estuarine ecosystem: ecology, threats and management.* Oxford University Press on Demand.
- Ménesguen, A., & Dussauze, M.** 2011. Calibration/validation du modèle ECO-MARS3D sur la façade française Manche-Atlantique. Rapport Ifremer RST DYNECO/EB, 91p (+ annexes).
- Ménesguen, A., & Dussauze, M.** 2014. Détermination des" bassins récepteurs" marins des principaux fleuves français de la façade Manche-Atlantique, et de leurs rôles respectifs dans l'eutrophisation des masses d'eau DCE et des sous-régions DCSMM.
- Ménesguen, A., and Lacroix, G.** 2018. Modelling the marine eutrophication: A review, *Science of Total Environment*. 636, 339-354, <https://dx.doi.org/10.1016/j.scitotenv.2018.04.183>
- Ménesguen, A., Dussauze, M., Dumas, F., Thouvenin, B., Garnier, V., Lecornu, F., and Répécaud, M.** 2019. Ecological model of the Bay of Biscay and English Channel shelf for environmental status assessment part 1: Nutrients, phytoplankton and oxygen, *Ocean Model*, 133, 56-78, <https://dx.doi.org/10.1016/j.ocemod.2018.11.002>
- Millenium Ecosystem Assessment (MEA).** 2005. *Ecosystems and Human Well-Being : Current State and Trends.*
- Minor E & Urban D.** 2007. Graph theory as a proxy for spatially explicit populaion models in conservation planning. *Ecological Applications*. 17 : 1771-1782.
- Mitsch, W.J., Gosselink, J.G.** 2007. *Wetlands.* 4th ed. John Wiley & Sons. New Jersey, USA
- MODHANOUR : Modélisation des Habitats de Nourriceries en estuaire de Seine. Programme de recherche Seine-Aval 5 (2015-2017). Coordination scientifique : Anik Brind'Amour.
- Morandi B., Piégay H., Lamouroux N. & Vaudor L.** 2014. How is success or failure in river restoration projects evaluated ? Feedback from French restoration projects. *Journal of Environmental Management*, 137, 178-188.
- Moreno-Mateos D., Power M. E., Comín F. A. & Yockteng R.** 2012. Structural and functional loss in restored wetland ecosystems. *PLoS Biol*,10(1), e1001247

Morris JT, Edwards J, Crooks S, & Reyes E. 2012. Assessment of carbon sequestration potential in coastal wetlands. In: Lal R, Lorenz K, Huttel R, Schneider BU, von Braun J, editors. *Recarbonization of the biosphere: ecosystems and the global carbon cycle*. New York: Springer. 517–531

Morris, J. T. 2006. Competition among marsh macrophytes by means of geomorphological displacement in the intertidal zone. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 69(3-4), 395-402.

Morris, J. T., & W. B. Bowden .1986. A mechanistic, numerical model of sedimentation, mineralization, and decomposition for marsh sediments, *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 50(1), 96–105

Morris, J. T., D. Porter, M. Neet, P. A. Noble, L. Schmidt, L. A. Lapine, & J. R. Jensen. 2005. Integrating LIDAR elevation data, multi-spectral imagery and neural network modelling for marsh characterization, *Int. J. Remote Sens.*, 26, 5221–5234, doi:10.1080/01431160500219018.

Morris, J. T., P. V. Sundareshwar, C. T. Nietch, B. Kjerfve, & D. R. Cahoon. 2002. Responses of coastal wetlands to rising sea level, *Ecology*, 83(10), 2869–2877, doi:10.1890/0012-9658 (2002)083[2869:ROCWTR]2.0.CO;2.

Mossman H. L., Davy A. J. & Grant A. 2012. Does managed coastal realignment create saltmarshes with equivalent biological characteristics' to natural reference sites? *Journal of Applied Ecology*, 49(6), 1446-1456

Mudd, S. M., S. Fagherazzi, J. T. Morris, and D. J. Furbish. 2004. Flow, sedimentation, and biomass production on a vegetated salt marsh in South Carolina: Toward a predictive model of marsh morphologic and ecologic evolution, in *The Ecogeomorphology of Tidal Marshes*, Coastal and Estuarine Stud., vol. 59, edited by S. Fagherazzi, A. Marani, and L. K. Blum, pp. 165–187, AGU, Washington, D. C.

Mudd, S. M., S. M. Howell, and J. T. Morris (2009). Impact of dynamic feedbacks between sedimentation, sea-level rise, and biomass production on near surface marsh stratigraphy and carbon accumulation, *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 82(3), 377–389, doi:10.1016/j.ecss.2009.01.028

N

Naeem, S., 2002. Disentangling the impacts of functional and taxonomic diversity on ecosystem functioning in synthetic-community experiments. *Ecology*. 83 : 2925-2935.

Naeem, S., Thompson, L.J., Lawler, S.P., Lawton, J.H., Woodfin, R.M., 1994. Declining biodiversity can alter the performance of ecosystems. *Nature* 368, 734–737.

Nielsen, S. N., & Ulanowicz, R. E. 2000. On the consistency between thermodynamical and network approaches to ecosystems. *Ecological Modelling*, 132(1-2), 23-31.

Niquil N., Soetaert K. E. R., Johnson G. A., Van Oevelen D., Bacher C., Saint-Béat B., Vézina A. F., Wolanski E & Mclusky, D. 2011. Inverse modelling in modern ecology and application to coastal ecosystems. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*.

Niquil, N., Baeta, A., Marques, J. C., Chaalali, A., Lobry, J., & Patrício, J. 2014. Reaction of an estuarine food web to disturbance: Lindeman's perspective. *Marine Ecology Progress Series*, 512, 141-154.

Niquil, N., Chaumillon, E., Johnson, G. A., Bertin, X., Grami, B., David, V., Bacher C., Asmus H., Baird D. & Asmus, R. 2012. The effect of physical drivers on ecosystem indices derived from ecological network analysis: Comparison across estuarine ecosystems. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 108, 132-143.

Nöges P., Argillier C., Borja Á., Garmendia J.M., Hanganu J., Kodeš V., Pletterbauer F., Sagouis A. & Birk S. 2016. Quantified biotic and abiotic responses to multiple stress in freshwater, marine and ground waters. *Science of the Total Environment*. 540 : 43-52.

Nordström, M. C., Demopoulos, A. W., Whitcraft, C. R., Rismondo, A., McMillan, P., Gonzalez, J. P., & Levin, L. A. (2015). Food web heterogeneity and succession in created saltmarshes. *Journal of applied ecology*, 52(5), 1343-1354.

Nyman, J. A., R. J. Walters, R. D. Delaune, and W. H. Patrick (2006), Marsh vertical accretion *via* vegetative growth, *Estuarine Coastal Shelf Sci.*, 69(3–4), 370–380, doi:10.1016/j.ecss.2006.05.041.

O

O’Callaghan J. et Stevens C. 2012. Chapter 2.09. Wind Stresses on Estuaries. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. Pp 151-169. Elsevier.

Ortiz, M., & Wolff, M. 2002. Trophic models of four benthic communities in Tongoy Bay (Chile): comparative analysis and preliminary assessment of management strategies. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 268(2), 205-235.

Orvain et al., 2017a. Programme de recherche Seine-Aval 5 : BARBES (Associations biologiques en relation avec le transport sédimentaire : développement d’un modèle de bioturbation par les ingénieurs d’écosystèmes en estuaire de Seine.

Orvain et al., 2017b. Projet du programme de recherche Seine-Aval 6. : Phare-See (Productivité microphytobenthique des Habitats intertidaux : implication pour des enjeux de modélisation et de REhabilitation des vasières de la Seine Estuarienne

Orvain, F., Sauriau, P.G., Prineau, M., 2006. The influence of sediment cohesiveness on bioturbation effects due to *Hydrobia ulvae* on the initial erosion of intertidal sediments: a study combining flume and model approaches. *Journal of Sea Research* 55 (1), 54–73.

Orvain, F., Sauriau, P.G., Sygut, A., Joassard, L., Le Hir, P., 2004. Interacting effects of *Hydrobia ulvae* bioturbation and microphytobenthos on the erodibility of mudflat sediment. *Marine Ecology Progress Series* 278, 205–223.

P

Palmer M.A, Ambrose R. F. & Poff N. L. 1997. Ecological Theory and Community Restoration Ecology. *Restoration Ecology*. 5: 291-300.

Paolisso, M., Trombley, J., Hood, R. R., & Sellner, K. G. 2015. Environmental models and public stakeholders in the Chesapeake Bay watershed. *Estuaries and coasts*, 38(1), 97-113.

Passy, P., Le Gendre, R., Garnier, J., Cugier, P., Callens, J., Paris, F., Billen, G., Riou, P. & Romero, E. 2016. Eutrophication modelling chain for improved management strategies to prevent algal blooms in the Bay of Seine. *Marine Ecology Progress Series*. 543 : 107-125.

Patrício, J., & Marques, J. C. 2006. Mass balanced models of the food web in three areas along a gradient of eutrophication symptoms in the south arm of the Mondego estuary (Portugal). *Ecological Modelling*, 197(1-2), 21-34.

Pauly D, Christensen V & Walters C. 2000. Ecopath, Ecosim, and Ecospace as tools for evaluating ecosystem impacts of fisheries. *ICES Journal of Marine Science* 57: 697–706.

Peña, M., Katsev, S., Oguz, T., Gilbert, D., 2010. Modeling dissolved oxygen dynamics and coastal hypoxia. *Biogeosciences* 6, 9195–9256.

Perring, M. P., Standish, R. J., Price, J. N., Craig, M. D., Erickson, T. E., Ruthrof, K. X., Whiteley A.A., Valentine L.E. & Hobbs, R. J. 2015. Advances in restoration ecology: rising to the challenges of the coming decades. *Ecosphere*, 6(8), 1-25.

Pestrong, R. (1965), The development of drainage patterns on tidal marshes, Stanford Publ. Geol. Sci. Tech. Rep. 10, 87 pp., Stanford Univ., Stanford, Calif

Peyronnin, N.; Green, M.; Richards, C.P.; Owens, A.; Reed, D.; Chamberlain, J.; Groves, D.G.; Rhinehart, W.K., and Belhadjali, K., 2013. Louisiana’s 2012 Coastal Master Plan:

Overview of a science-based and publicly informed decision-making process. In: Peyronnin, N. and Reed, D. (eds.), Louisiana's 2012 Coastal Master Plan Technical Analysis, Journal of Coastal Research, Special Issue No. 67, pp. 1–15.

Pezy J. P. 2017. Approche écosystémique d'un futur parc éolien en Manche orientale: exemple du site de Dieppe-Le Tréport (Thèse de doctorat, Université de Caen Normandie).

Phang, S. C., Stillman, R. A., Cucherousset, J., Britton, J. R., Roberts, D., Beaumont, W. R. C., & Gozlan, R. E. 2016. FishMORPH-An agent-based model to predict salmonid growth and distribution responses under natural and low flows. *Scientific reports*, 6, 29414.

Phillips, S., Anderson, R., Schapire, R., 2006. Maximum entropy modeling of species geographic distributions. *Ecological Modelling* 190, 231–259.

Phillips, S.J., Dudlik, M., 2008. Modeling of species distributions with Maxent: new extensions and a comprehensive evaluation. *Ecography* 31, 161–175

Pinay G., Gascuel C., Ménesguen A., Souchon Y., Le Moal M., Levain A., Moatar F., Pannard A. & Souchu P. 2017. L'eutrophisation: manifestations, causes, conséquences et prédictibilité. Synthèse de l'expertise scientifique collective CNRS 6 Ifremer – INRA – Irstea. 148p.

Planque, B., Bellier, E., Lazure, P., 2007. Modelling potential spawning habitat of sardine and anchovy in the Bay of Biscay. *Fish. Oceanogr.* 16, 16–30.

Planque, B., Bellier, E., Loots, C., 2011. Uncertainties in projecting spatial distributions of marine populations. *ICES Journal of Marine Science* 68, 1045e1050.

Plummer, M. L., Harvey, C. J., Anderson, L. E., Guerry, A. D., & Ruckelshaus, M. H. 2013. The role of eelgrass in marine community interactions and ecosystem services: results from ecosystem-scale food web models. *Ecosystems*, 16(2), 237-251.

Potter, I. C., Tweedley, J. R., Elliott, M., & Whitfield, A. K. 2015. The ways in which fish use estuaries: a refinement and expansion of the guild approach. *Fish and Fisheries*, 16(2), 230-239.

R

Rabalais, N. N, Levin, L. A., Turner, R. E., Gilbert, D., & Zhang, J. 2010. Dynamics and distribution of natural and human-caused coastal hypoxia. *Biogeosciences*. 7 : 585-619.

Radinger, J., Kail, J., & Wolter, C. 2014. FIDIMO—a free and open source GIS based dispersal model for riverine fish. *Ecological Informatics*, 24, 238-247.

Radinger, J., Wolter, C., & Kail, J. 2015. Spatial scaling of environmental variables improves species-habitat models of fishes in a small, sand-bed lowland river. *PloS one*, 10(11), e0142813.

Ray, G. C. 2005. Connectivities of estuarine fishes to the coastal realm. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 64(1), 18-32.

Rayfield, B., Fortin, M.-J., Fall, A., 2011. Connectivity for conservation: a framework to classify network measures. *Ecology* 92, 847–858.

Regnier P., Arndt S., Goossens N., Volta C., Laruelle G. G., Lauerwald R. & Hartmann J. 2013. Modelling Estuarine Biogeochemical Dynamics : From the Local to the Global Scale. *Aquatic Geochemistry*. 19: 591-626.

Regnier, P., Slomp, C., and Jourabchi, P. 2003. Reactive transport modeling as a technique for understanding coupled biogeochemical processes in surface and subsurface environments, *Neth. J. Geosci.*, 82, 5–18.

- Regnier, P., Wollast, R., and Steefel, C. I.** 1997. Long-term fluxes of reactive species in macrotidal estuaries: Estimates from a fully transient, multicomponent reaction-transport model, *Marine Chemistry*. 58 : 127–145.
- Reinert, T. R., & Peterson, J. T.** 2008. Modeling the effects of potential salinity shifts on the recovery of striped bass in the Savannah River Estuary, Georgia–South Carolina, United States. *Environmental management*, 41(5), 753-765.
- Reyes, E., White, J.L., Martin, J.F., Kemp, G.P., Day, J.W., Aravamuthan, W.,** 2000. Landscape modeling of coastal habit change in the Mississippi Delta. *Ecology* 818, 2331–2349. <http://dx.doi.org/10.2307/177118>.
- Reyjol, Y., Argillier, C., Bonne, W., Borja, A., Buijse, A.D., Cardoso, A.C., et al.,** 2014. Assessing the ecological status in the context of the European Water Framework Directive: where do we go now? *Sci. Total Environ.* 497–498, 332–344.
- Rinaldo, A., S. Fagherazzi, S. Lanzoni, M. Marani, and W. E. Dietrich.** 1999. Tidal networks: 3. Landscape-forming discharges and studies in empirical geomorphic relationships, *Water Resour. Res.*, 35(12), 3919–3929, doi:10.1029/1999WR900238.
- Rinaldo, A., S. Fagherazzi, S. Lanzoni, M. Marani, and W. E. Dietrich.** 1999a. Tidal networks: 2. Watershed delineation and comparative network morphology, *Water Resour. Res.*, 35(12), 3905–3917, doi:10.1029/1999WR900237.
- Rinaldo, A., S. Fagherazzi, S. Lanzoni, M. Marani, and W. E. Dietrich.** 1999b. Tidal networks: 3. Landscape-forming discharges and studies in empirical geomorphic relationships, *Water Resour. Res.*, 35(12), 3919–3929, doi:10.1029/1999WR900238.
- Riou, P., Le Pape, O., Rogers, S.,** 2001. Relative contributions of different sole and plaice nurseries to the adult population in the Eastern Channel: application of a combined method using Generalized Linear Models and a Geographic Information System. *Aquat. Living Resour.* 14, 125–135
- Rochard, E., Pellegrini, P., Marchal, J., Béguer, M., Ombredane, D., Lassalle, G., ... & Baglinière, J. L.** 2009. Identification of diadromous fish species on which to focus river restoration: an example using an eco-anthropological approach (the Seine basin, France). In *Challenges for diadromous fishes in a dynamic global environment*. American Fisheries Society, Symposium (Vol. 69, pp. 691-711).
- Rochette, S., Rivot, E., Morin, J., Mackinson, S., Riou, P., Le Pape, O.,** 2010. Effect of nursery habitat destruction on flatfish population renewal. Application to common sole (*Solea solea*, L.) in the Eastern Channel (Western Europe). *J. Sea Res.* 64, 34–44
- Rombouts, I., Beaugrand, G., Fizzala, X., Gaill, F., Greenstreet, S. P. R., Lamare, S., Le Loc'h F., McQuatters-Gollop A., Mialet B., Niquil N., Percelay J., Renaud F., Rossberg A. G. & Féral J. P.** 2013. Food web indicators under the Marine Strategy Framework Directive: from complexity to simplicity? *Ecological Indicators*, 29, 246-254.
- Rooney, N., K. McCann, G. Gellner, and J. C. Moore.** 2006. Structural asymmetry and the stability of diverse food webs. *Nature* 442:265–269
- Rose, K. A.** 2000. Why are quantitative relationships between environmental quality and fish populations so elusive?. *Ecological Applications*, 10(2), 367-385.
- Rose, K. A., Sable, S., DeAngelis, D. L., Yurek, S., Trexler, J. C., Graf, W., & Reed, D. J.** 2015. Proposed best modeling practices for assessing the effects of ecosystem restoration on fish. *Ecological modelling*, 300, 12-29.
- Roy, M. L., & Le Pichon, C.** 2017. Modelling functional fish habitat connectivity in rivers: A case study for prioritizing restoration actions targeting brown trout. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 27(5), 927-937.

Ruelland, D., Billen, G., Brunstein, D., & Garnier, J. 2007. SENEQUE: a multi-scaling GIS interface to the Riverstrahler model of the biogeochemical functioning of river systems. *Science of the Total Environment*, 375(1-3), 257-273.

Ryckaert. 2011 : <https://www.ifremer.fr/mars3d/Realisations/Geographiques/Atlantique/Contamination-microbiologique-dans-le-Pertuis-Breton>

S

Saint-Béat, B., Baird, D., Asmus, H., Asmus, R., Bacher, C., Pacella, S. R., Johnson G. A., David V., Vézina A. F. & Niquil, N. 2015. Trophic networks: How do theories link ecosystem structure and functioning to stability properties? A review. *Ecological indicators*, 52, 458-471.

Saura, S. & Torna, J., 2009. Conefor Sensinode 2.2: A software package for quantifying the importance of habitat patches for landscape connectivity. *Environ. Modell. Softw.* 24, 135–139.

Schile L. M., Callaway J. C., Morris J. T., Stralberg D., Parker V. T. & Kelly M., 2014. Modeling tidal marsh distribution with sea-level rise: Evaluating the role of vegetation, sediment, and upland habitat in marsh resiliency. *PloS one*, 9(2), e88760.

Schuerch, M., Dolch, T., Reise, K., & Vafeidis, A. T. 2014. Unravelling interactions between salt marsh evolution and sedimentary processes in the Wadden Sea (southeastern North Sea). *Progress in Physical Geography*, 38(6), 691-715.

Selleslagh, J., Blanchet, H., Bachelet, G., & Lobry, J. 2015. Feeding habitats, connectivity and origin of organic matter supporting fish populations in an estuary with a reduced intertidal area assessed by stable isotope analysis. *Estuaries and coasts*, 38(5), 1431-1447.

Selleslagh, J., Lobry, J., Amara, R., Brylinski, J. M., & Boët, P. 2012. Trophic functioning of coastal ecosystems along an anthropogenic pressure gradient: A French case study with emphasis on a small and low impacted estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 112, 73-85.

Shephard, S., Greenstreet, S. P., Piet, G. J., Rindorf, A., & Dickey-Collas, M. 2015. Surveillance indicators and their use in implementation of the Marine Strategy Framework Directive. *ICES Journal of Marine Science*, 72(8), 2269-2277.

Short, F.T., R.C. Davis, B.S. Kopp, C.A. Short, & D.M. Burdick. 2002. Site-selection model for optimal transplantation of eelgrass *Zostera marina* in the northeastern US. *Marine Ecology Progress Series* 227: 253–267

Silvestri S., Defina A., & Marani M. 2005. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, coastal and shelf science*, 62(1-2), 119-130.

Silvestri, S., Defina, A., & Marani M., 2005. Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62, 119-130.

Simenstad C. A. & Cordell J. R., 2000. Ecological assessment criteria for restoring anadromous salmonid habitat in Pacific Northwest estuaries. *Ecological Engineering*, 15(3), 283-302

Simenstad C. A., Reed D. & Ford M., 2006. When is restoration not? Incorporating landscape-scale processes to restore self-sustaining ecosystems in coastal wetland restoration. *Ecological Engineering*, 26(1), 27-39.

Simenstad C. A., Tanner C., Crandell C., White J. & Cordell J., 2005. Challenges of habitat restoration in a heavily urbanized estuary: evaluating the investment. *Journal of Coastal Research*, 40, 6-23.

Sklar, F.H., Costanza, R., & Day Jr., J.W. 1985. Dynamic spatial simulation modelling of coastal wetland habitat succession. *Ecological Modelling*. 29, 261–281. [http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800\(85\)90056-0](http://dx.doi.org/10.1016/0304-3800(85)90056-0).

- Smith, S.M., Roman, C.T., James-Pirri, M.J., Chapman, K., Portnoy, J., & Gwilliam, E.** 2009. Responses of plant communities to incremental hydrologic restoration of a tide-restricted salt marsh in southern New England (Massachusetts, USA). *Restoration Ecology* 17, 606-618.
Society for Ecological Restoration : <http://www.ser.org/>
- Soetaert, K., Van den Meersche, K., & van Oevelen, D.** 2009. limSolve: Solving linear inverse models. R package version, 1(1).
- Solidoro, C., Cossarini, G., & Canu, D. M.** 2006. Environmental management and numerical models: examples from long-term ecological research on a real case study. *The Sustainable City IV: Urban Regeneration and Sustainability*, 4, 399.
- Sottolichio, A., Hir, P. Le, Castaing, P.,** 2000. Modeling mechanisms for the stability of the turbidity maximum in the Gironde estuary, France. *Proc. Mar. Sci.* 3, 373–386
- Spencer K. L. et Harvey G. L.** 2012. Understanding system disturbance and ecosystem services in restored saltmarshes: integrating physical and biogeochemical processes. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 106, 23-32.
- Spencer, K. L., Carr, S. J., Diggens, L. M., Tempest, J. A., Morris, M. A., & Harvey, G. L.** 2017. The impact of pre-restoration land-use and disturbance on sediment structure, hydrology and the sediment geochemical environment in restored saltmarshes. *Science of the Total Environment*, 587, 47-58.
- Spencer, K. L., Cundy, A. B., Davies-Hearn, S., Hughes, R., Turner, S., & MacLeod, C. L.** 2008. Physicochemical changes in sediments at Orplands Farm, Essex, UK following 8 years of managed realignment. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 76(3), 608-619.
- Stagg C. L. & Mendelssohn I. A.,** 2010. Restoring ecological function to a submerged salt marsh. *Restoration Ecology*, 18(s1), 10-17.
- Stagg C. L. & Mendelssohn I. A.** 2011. Controls on resilience and stability in a sediment-subsidized salt marsh. *Ecological Applications*, 21(5), 1731-1744.
- Steenbeek, J., Coll, M., Gurney, L., Mélin, F., Hoepffner, N., Buszowski, J., & Christensen, V.** 2013. Bridging the gap between ecosystem modeling tools and geographic information systems: Driving a food web model with external spatial-temporal data. *Ecological Modelling*, 263, 139-151.
- Stewart-Koster, B., Boone, E., Kennard, M., Sheldon, F., Bunn, S., Olden, J.,** 2013. Incorporating ecological principles into statistical models for the prediction of species' distribution and abundance. *Ecography* 36(3), 342–353.
- Stillman, R. A.** 2008. MORPH—An individual-based model to predict the effect of environmental change on foraging animal populations. *Ecological Modelling*, 216(3-4), 265-276.
- Stillman, R. A., Wood, K. A., & Goss-Custard, J. D.** 2016. Deriving simple predictions from complex models to support environmental decision-making. *Ecological modelling*, 326, 134-141.
- Stillman, R.A., Caldow, R.W.G., Durell, S.E.A.I.V.d., West, A.D., McGroarty, S., Goss-Custard, J.D., Perez-Hurtado, A., Castro, M., Estrella, S.M., Masero, J.A., Rodríguez-Pascual, F.H., Triplet, P., Loquet, N., Desprez, M., Fritz, H., Clausen, P., Ebbinge, B.S., Norris, K., Mattison, E.,** 2005. *Coast Bird Diversity-Maintaining Migratory Coastal Bird Diversity: Management through Individual-based Predictive Population Modelling*, Centre for Ecology and Hydrology for the Commission of the European Communities
- Stralberg D., Brennan M., Callaway J. C., Wood J. K., Schile L. M., Jongsomjit D., Kelly M., Parker V. T. & Crooks S.,** 2011. Evaluating tidal marsh sustainability in the face of sea-level rise: a hybrid modeling approach applied to San Francisco Bay. *PloS one*, 6(11), e27388.

Struyf, E., Temmerman S. & Meire P., 2007. Dynamics of biogenic Si in freshwater tidal marshes: Si regeneration and retention in marsh sediments (Scheldt Estuary), *Biogeochemistry*, 82,41–53, doi:10.1007/s10533-006-9051-5.

Svenning, J. C., Pedersen, P. B., Donlan, C. J., Ejrnæs, R., Faurby, S., Galetti, M. & Vera, F. W. 2016. Science for a wilder Anthropocene: Synthesis and future directions for trophic rewilding research. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 113(4), 898-906.

Swaney D.P., Smith S.V., & Wulff F. 2011. The LOICZ biogeochemical modeling protocol and its application to estuarine ecosystems. *Treatise on Estuarine and Coastal Science*. 9: 136-159.

T

Taillefert, M., Neuhuber, S., & Bristow, G. 2007. The effect of tidal forcing on biogeochemical processes in intertidal salt marsh sediments. *Geochemical Transactions*, 8(1), 6.

Tam J. C., Link J. S., Rossberg A. G., Rogers S. I., Levin P. S., Rochet M. J., Bundy A., Belgrano A., Libralato S., Tomczak M., van de Wolfshaar K., Pranovi F., Gorokhova E., Large S. I., Niquil N., Greenstreet S.P.R., Druon J.N., Lesutiene J., Johansen M., Preciado I., Patricio J., Palialexis A., Tett P., Johansen G.O., Houle J. & Rindorf A. 2017. Towards ecosystem-based management: identifying operational food-web indicators for marine ecosystems. *ICES Journal of Marine Science*. 74 : 2040-2052.

Tango, P. J., & Batiuk, R. A. 2016. Chesapeake Bay recovery and factors affecting trends: Long-term monitoring, indicators, and insights. *Regional Studies in Marine Science*, 4, 12-20.

Tanner C., Hunter S., Reel J., Parham T., Naylor M., Karrh L., Busch K., Golden R. R., Lewandowski M., Rybicki N. & Schenk, E. 2010. Evaluating a Large-Scale Eelgrass Restoration Project in the Chesapeake Bay. *Restoration Ecology*, 18(4), 538-548.

Tanner S. E., Teles-Machado A., Martinho F., Peliz A. & Cabral H.N. 2017. Modelling larval dispersal dynamics of common sole (*Solea solea*) along the western Iberian coast. *Progress in Oceanography*. 156 : 78-90.

Tappin, A.D., Harris, J.R.W., Uncles, R.J. 2003. The fluxes and transformations of suspended particles, carbon and nitrogen in the Humber estuarine system (UK) from 1994 to 1996: results from an integrated observation and modelling study. *Science of the Total Environment* 314–316, 665–713.

Tecchio S., Chaalali A., Raoux A., Tous Rius A., Lequesne J., Girardin V., Lassale G., Cachera M., Riou P., Lobry J., Dauvin J. C. & Niquil N. 2016. Evaluating ecosystem-level anthropogenic impacts in a stressed transitional environment: The case of the Seine estuary. *Ecological indicators*, 61, 833-845.

Tecchio S., Tous Rius A., Dauvin J. C., Lobry J., Lassalle G., Morin J., Bacq N., Cachera M., Chaalali A., Ching Villanueva M. & Niquil, N. 2015. The mosaic of habitats of the Seine estuary: Insights from food-web modelling and network analysis. *Ecological modelling*, 312, 91-101.

Teichert, N., Borja, A., Chust, G., Uriarte, A., & Lepage, M. 2016. Restoring fish ecological quality in estuaries: implication of interactive and cumulative effects among anthropogenic stressors. *Science of the Total Environment*, 542, 383-393.

Temmerman S., Meire P., Bouma T. J., Herman P. M., Ysebaert T. et De Vriend H. J., 2013: Ecosystem-based coastal defence in the face of global change. *Nature*, 504(7478), 79-83.

Temmerman, S., G. Goers, S. Wartel, and P. Meire. 2003. Spatial and temporal factors controlling short-term sedimentation in a salt and freshwater tidal marsh, Scheldt Estuary, Belgium, SW Netherlands, *Earth Surf. Processes Landforms*, 28, 739–755, doi:10.1002/esp.495

- Temmerman, S., T. J. Bouma, G. Govers, and D. Lauwaet.** 2005a. Flow paths of water and sediment in a tidal marsh: Relations with marsh developmental stage and tidal inundation height, *Estuaries*, 28(3), 338–352, doi:10.1007/BF02693917.
- Temmerman, S., T. J. Bouma, G. Govers, Z. B. Wang, M. B. De Vries, and P. M. J. Herman.** 2005b. Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: Three-dimensional modeling for a tidal marsh, *J. Geophys. Res.*, 110, F04019, doi:10.1029/2005JF000301.
- Temmerman, S., T. J. Bouma, J. Van de Koppel, D. Van der Wal, M. B. De Vries, and P. M. J. Herman.** 2007. Vegetation causes channel erosion in a tidal landscape, *Geology*, 35(7), 631–634, doi:10.1130/G23502A.1.
- Tempest, J. A., Harvey, G. L., & Spencer, K. L.** 2015. Modified sediments and subsurface hydrology in natural and recreated salt marshes and implications for delivery of ecosystem services. *Hydrological processes*, 29(10), 2346-2357.
- Thouvenin, B., Le Hir, P., and Romana, L. A.** 1994. Dissolved oxygen model in the Loire Estuary, in: *Changes in Fluxes in Estuaries*:
- Tobias, C., & Neubauer, S. C.** 2009. Salt marsh biogeochemistry—an overview. *Coastal Wetlands: An integrated ecosystem approach*, 1, 445-492.
- Trimoreau, E., Archambault, B., Brind'Amour, A., Lepage, M., Guitton, J., & Le Pape, O.** 2013. A quantitative estimate of the function of soft-bottom sheltered coastal areas as essential flatfish nursery habitat. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 133, 193-205.

U

- Ulanowicz, R. E.** 1980. An hypothesis on the development of natural communities. *Journal of theoretical Biology*, 85(2), 223-245.
- Ulanowicz, R. E.** 1986. A phenomenological perspective of ecological development. In *Aquatic Toxicology and Environmental Fate: Ninth Volume*. ASTM International.
- Ulanowicz, R. E.** 1992. Ecosystem health and trophic flow networks. *Ecosystem health: New goals for environmental management*. Island Press, Washington, DC, 190-206.
- Ulanowicz, R. E.** 2001. Information theory in ecology. *Computers & chemistry*, 25(4), 393-399.
- Ulanowicz, R. E.** 2004. Quantitative methods for ecological network analysis. *Computational Biology and Chemistry*, 28(5-6), 321-339.
- Ulanowicz, R. E.** 2009. The dual nature of ecosystem dynamics. *Ecological modelling*, 220(16), 1886-1892.
- Ulanowicz, R. E., & Abarca-Arenas, L. G.** 1997. An informational synthesis of ecosystem structure and function. *Ecological Modelling*, 95(1), 1-10.
- Ulanowicz, R. E., & Hannon, B. M.** 1987. Life and the production of entropy. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 232(1267), 181-192.
- Ulanowicz, R.E., Goerner, S.J., Lietaer, B., Gomez, R.,** 2009. Quantifying sustainability: resilience, efficiency and the return of information theory. *Ecol. Complex.* 6, 27–36.
- Urban D. & Keitt T.** 2001. Landscape connectivity: a graph-theoretic perspective. *Ecology*. 82 : 1205-1218.
- Ursino N., Silvestri S., Marani M.** 2004. Subsurface flow and vegetation patterns in tidal environments. *Water Resources Research*. 40: W05115.

V

- Valiela I., M. Geist, J. McLelland, & G. Tomasky.** 2000. Nitrogen loading from watersheds to estuaries: Verification of the Waquoit Bay nitrogen loading model. *Biogeochemistry* 49: 277–293.
- Valle M., Garmendia J. M., Chust G., Franco J., & Borja Á.** 2015. Increasing the chance of a successful restoration of *Zostera noltii* meadows. *Aquatic Botany*. 127: 12-19.
- Van Damme S.** 2010. Water quality and the estuarine environment: Spatio temporal patterns and opportunities for restoration with emphasis on nitrogen removal. Doctoral dissertation. Universiteit Antwerpen
- Vanderborght JP, Folmer I, Aguilera DR, Uhrenholdt T, Regnier P.** 2007. Reactive-transport modelling of a river-estuarine-coastal zone system: application to the Scheldt estuary. *Mar Chem* 106:92–110
- Van de Wolfshaar K., HilleRisLambers R., Gardmark A.** 2011. Effect of habitat productivity and exploitation on populations with complex life cycles. *Marine Ecology Progress Series*. 438: 175–184.
- Van Katwijk M. M., Hermus D. C. R., De Jong D. J., Asmus R. M., & De Jonge V. N.** 2000. Habitat suitability of the Wadden Sea for restoration of *Zostera marina* beds. *Helgoland Marine Research*, 54: 117-128.
- Van Proosdij D., Lundholm J., Neatt N., Bowron T. & Graham J.** 2010. Ecological re-engineering of a freshwater impoundment for salt marsh restoration in a hypertidal system. *Ecological Engineering*. 36 : 1314-1332.
- Van Proosdij D., Davidson-Arnott R. G. D. & Ollerhead J.** 2006. Controls on spatial patterns of sediment deposition across a macro-tidal salt marsh surface over single tidal cycles, *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 69: 64–86.
- ## W
- Vandenbruwaene W., Maris T., Cox T. J. S., Cahoon D. R., Meire P. & Temmerman S.,** 2011. Sedimentation and response to sea-level rise of a restored marsh with reduced tidal exchange: Comparison with a natural tidal marsh. *Geomorphology*. 130 : 115-126.
- Vandenbruwaene W., Meire P. & Temmerman S.,** 2012. Formation and evolution of a tidal channel network within a constructed tidal marsh. *Geomorphology*. 151 : 114-125.
- Vander Zanden M. J., Olden J. D., Gratton C., & Tunney T. D.** 2016. Food web theory and ecological restoration. In *Foundations of Restoration Ecology* (pp. 301-329). Island Press, Washington, DC.
- Vanderborght, J. P., Folmer, I., Aguilera, D. R., Uhrenholdt, T., & Regnier, P.** 2007. Reactive-transport modelling of C, N, and O₂ in a river-estuarine- coastal zone system: application to the Scheldt estuary, *Marine Chemistry*. 106 : 92–110.
- Vanderborght J. P., Wollast R., Loijens M., & Regnier P.** 2002. Application of a transport-reactive model to the estimation of bio- gas fluxes in the Scheldt estuary, *Biogeochemistry*. 59: 207–237.
- Vaquer-Sunyer R. & Duarte C.M.** 2008. Thresholds of hypoxia for marine biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences of America*. 105 : 15452–15457
- Vasconcelos R. P., Le Pape O., Costa M. J. & Cabral H. N.** 2013. Predicting estuarine use patterns of juvenile fish with Generalized Linear Models. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*. 120: 64-74.
- Vasconcelos R. P., Reis-Santos P., Costa M. J. & Cabral H. N.** 2011. Connectivity between estuaries and marine environment: Integrating metrics to assess estuarine nursery function. *Ecological Indicators*. 11: 1123-1133.

- Vasconcelos R. P., Reis-Santos P., Maia A., Fonseca V., França S., Wouters N., Costa M.J. & Cabral, H. N.** (2010). Nursery use patterns of commercially important marine fish species in estuarine systems along the Portuguese coast. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 86(4), 613-624.
- Vasslides J. M., de Mutsert K., Christensen V. & Townsend H.** 2017. Using the Ecopath with Ecosim modeling approach to understand the effects of watershed-based management actions in coastal ecosystems. *Coastal Management*. 45 : 44-55.
- Vinagre, C., Fonseca, V., Cabral, H., & Costa, M. J.** 2006. Habitat suitability index models for the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*, in the Tagus estuary: defining variables for or species management. *Fisheries research*. 82 : 140-149.
- Vinagre, C., Salgado, J., Cabral, H. N., & Costa, M. J.** (2011). Food web structure and habitat connectivity in fish estuarine nurseries—impact of river flow. *Estuaries and Coasts*. 34 : 663-674.
- Volta, C., Arndt, S., Savenije, H. H., Laruelle, G. G., & Regnier, P.** 2014. C-GEM (v 1.0): a new, cost-efficient biogeochemical model for estuaries and its application to a funnel-shaped system. *Geoscientific Model Development*. 7: 1271-1295.
- Waltham, N. J., Barry, M., McAlister, T., Weber, T., & Groth, D.** 2014. Protecting the green behind the gold: Catchment-wide restoration efforts necessary to achieve nutrient and sediment load reduction targets in Gold Coast City, Australia. *Environmental management*. 54: 840-851.
- Weinstein M. P., Baird R. C., Conover D. O., Gross M., Keulartz J., Loomis D. K., Naveh Z., Peterson S. B., Reed D. J., Roe E., Swanson R. L., Swart J. A. A., Teal J. M., Turner R. E. et ven der Windt H.,** 2007. Managing coastal resources in the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 5: 43-48.
- West, A. D., Stillman, R. A., Drewitt, A., Frost, N. J., Mander, M., Miles, C., Langston R., Sanderson W. G. & Willis, J.** 2011. WaderMORPH—a user-friendly individual-based model to advise shorebird policy and management. *Methods in Ecology and Evolution*. 2: 95-98.
- Widdows, J., & Brinsley, M.** 2002. Impact of biotic and abiotic processes on sediment dynamics and the consequences to the structure and functioning of the intertidal zone. *Journal of sea Research*. 48 :143-156.
- Widdows J., Brinsley M. D., Salkeld P. N., & Elliott M.** 1998. Use of annular flumes to determine the influence of current velocity and bivalves on material flux at the sediment-water interface. *Estuaries*. 21: 552-559.
- Williams P. B. & Orr M. K.,** 2002. Physical evolution of restored breached levee salt marshes in the San Francisco Bay estuary. *Restoration Ecology*.10: 527-542.
- Williams P. B., Orr M. K. et Garrity N. J.,** 2002. Hydraulic geometry: a geomorphic design tool for tidal marsh channel evolution in wetland restoration projects. *Restoration Ecology*, 10(3), 577-590.
- Wolanski, E., & Elliott, M.** 2016. *Estuarine ecohydrology: an introduction*. Second Edition. Elsevier.
- Wolanski, E., & Hamner, W. M.** 1988. Topographically controlled fronts in the ocean and their biological influence. *Science*, 241(4862), 177-181.
- Wolanski, E., Chicharo, L., Chicharo, M. A., & Morais, P.** 2006. An ecohydrology model of the Guadiana estuary (South Portugal). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 70 (1-2), 132-143.
- Wolf, K. L., Ahn, C., & Noe, G. B.** 2011. Development of soil properties and nitrogen cycling in created wetlands. *Wetlands*. 31: 699-712.

Wozniak AS, Roman CT, Wainright SC, McKinney RA, James- Pirri MJ. 2006. Monitoring food web changes in tide- restored salt marshes: a carbon stable isotope approach. *Estuaries and Coasts*. 29 :568–578

X

Xu, H., Wolanski, E., & Chen, Z. 2013. Suspended particulate matter affects the nutrient budget of turbid estuaries: Modification of the LOICZ model and application to the Yangtze Estuary. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 127, 59-62.

Y

Yang, Z., Khangaonkar, T., Calvi, M., & Nelson, K. 2010. Simulation of cumulative effects of nearshore restoration projects on estuarine hydrodynamics. *Ecological Modelling*. 221 : 969-977.

Yapp, R. H., D. Johns, and O. T. Jones. 1916. The salt marshes of the Dovey Estuary: Part I. Introductory, *J. Ecol.*, 4,27–42, doi:10.2307/2255448.

Yapp, R. H., D. Johns, and O. T. Jones. 1917. The salt marshes of the Dovey Estuary: Part II. The salt marshes, *J. Ecol.*, 5,65–103.

Z

Zhang H, Li S. 2010. Effects of physical and biochemical processes on the dissolved oxygen budget for the Pearl River Estuary during summer. *J Mar Syst* 79:65-88

Zhang H. & Gorelick S. 2014. Coupled impacts of sea-level rise and tidal marsh restoration on endangered California clapper rail. *Biological Conservation*. 172 : 89-100.

Zheng T. & You X. Y. 2014. Key food web technique and evaluation of nearshore marine ecological restoration of Bohai Bay. *Ocean and Coastal Management*. 95 : 1-10.

Zucchetta M., Franco A., Torricelli P. & Franzoi P. 2010. Habitat distribution model for European flounder juveniles in the Venice lagoon. *Journal of Sea Research*. 64 : 133-144.

11. Glossaire

Abondance : nombre total d'individus appartenant à une espèce ou un nombre d'individus par unité d'espace de cette espèce.

Controlled Reduced Tide : système de contrôle des inondations *via* des écluses spécifiques permettant à la fois le tamponnage de l'onde de marée lors des événements climatiques et le développement adéquat de la végétation **typique des marais intertidaux**.

Adsorption : fixation physique et/ou chimique d'un atome ou d'une molécule par la surface d'un solide (vs. Désorption).

Approche hybride : approche pour modéliser qui combine les approche mécanistique et empirique pour un modèle mélangé basé sur le savoir et sur les données

Anadrome : espèces de poissons qui croissent en mer et remontent en eau douce pour se reproduire (ex : saumon, esturgeon, alose).

Advection – diffusion : l'advection est le transport d'une quantité additive (la chaleur, l'énergie interne, un élément chimique, des charges électriques) par le mouvement du milieu, quelle que soit l'origine de ce mouvement (instabilité gravitaire ou entrainement forcé). La diffusion (ou conduction) est le transport relatif par rapport au milieu environnant en mouvement.

Bathymétrie : topographie des fonds marins.

Benthos : ensemble des organismes vivant en relation étroite avec les fonds sub-aquatiques. On distingue le benthos végétal ou phytobenthos (algues et phanérogames), du benthos animal ou zoobenthos (vers, mollusques, crustacés, poissons, etc.). Par ailleurs, la faune située en surface (ou épifaune) qui peut être fixée ou libre, se différencie de celle qui vit à l'intérieur du sédiment (endofaune).

Biomasse : il s'agit de la masse d'un ensemble d'organismes vivants (appartenant par exemple à des espèces différentes).

Bootstrap : méthode d'inférence statistique basés sur des simulations, comme les méthodes de Monte-Carlo, les méthodes numériques bayésiennes. Le bootstrap ne nécessite pas d'autre information que celle disponible dans l'échantillon. Il ne crée de nouveaux échantillons que par tirage dans l'ancien, avec remise à partir de l'échantillon initial (ré-échantillonnage).

Bouchon vaseux : zone de turbidité maximale particulière aux estuaires comprise entre des eaux douces peu chargées en matières en suspension à l'amont et les eaux salées marines. Sa situation n'est pas stable car il évolue au gré des conditions hydrologiques (débits, cycles de marée).

Catadrome : espèces qui croissent et vivent en eau douce et se reproduisent en mer (exemple, anguille).

Chenaux de marée : axe hydrographique s'évasant rapidement de l'amont vers l'aval drainant l'eau des marées et des bassins versants au jusant ou au contraire la répartissant lors du flot. Les chenaux s'organisent en réseaux de divers types. Les chenaux de marée se rencontrent sur les marais et les vasières (où ils ont parfois une appellation locale telle que criche, filandres.). La terminologie anglaise correspond généralement à « channels », « creeks ».

Coefficient de marée : nombre sans dimension calculé d'après le marnage qui caractérise la grandeur de la marée sur une échelle de 20 à 120.

Communauté : ensemble de populations animales et végétales qui vivent dans une aire donnée, à un moment donné et qui interagissent selon un gradient d'interaction.

Courant tidal : courant généré par la marée.

Désorption : retour en solution d'un atome ou d'une molécule qui était fixé à la surface d'un solide (vs. Adsorption).

Diagénèse : la diagenèse, ou diagénèse, désigne l'ensemble des processus physico-chimiques et biochimiques par lesquels les sédiments sont transformés en roches sédimentaires.

Diversité spécifique : on entend par diversité spécifique un indice qui prend en compte la contribution de chaque espèce à la biomasse, au flux d'énergie, au recouvrement ou à tout autre aspect quantifiable de son importance dans le peuplement considéré

Efficacité écotrophique : l'efficacité écotrophique d'un groupe *i*, est définie comme la proportion de la production du groupe *i* qui n'alimente pas la boîte détritique, mais qui est utilisée (consommée dans la chaîne trophique, exportée, accumulée ou pêchée). Fraction utilisée dans la chaîne trophique ou exportée.

Entropie : fonction exprimant le principe de dégradation de l'énergie. Augmentation du désordre du système.

EQR : Ratio de qualité écologique.

Espèce clé de voûte : une espèce qui exerce un effet disproportionné sur son environnement compte tenu de son abondance (ou biomasse, ou productivité).

Etat de référence : la valeur ou l'étendue de valeurs d'un état auquel les impacts de pressions anthropiques sont absents. Les valeurs utilisées pour définir l'état de référence sont directement liées au critère de "bon état écologique" utilisé pour l'évaluation.

Exergie : grandeur permettant de mesurer la qualité d'une énergie.

Fetch : le fetch est la distance en mer ou sur un plan d'eau au-dessus de laquelle souffle un vent donné sans rencontrer d'obstacle (une côte) depuis l'endroit où il est créé ou depuis une côte s'il vient de la terre = distance que laquelle un vent a généré des vagues).

Fitness : la fitness des organismes (ou valeur sélective) est une notion d'écologie évolutive complexe. Elle peut se traduire principalement par la capacité des individus à contribuer à la génération suivante. Elle dépend principalement de leur survie entre le stade embryonnaire et le stade adulte, mais aussi de leur fécondité (production de descendants viables et capables de se reproduire à leur tour).

Flot : moment de la marée montante, avec des courants dirigés vers l'amont (vs. Jusant).

Flood control levee : Digue de submersion

Fonction : la fonction et le fonctionnement se réfèrent au taux des processus impliquant un changement dans les composantes structurelles au cours du temps. (Dynamique populationnelle, productivité, turnover des espèces, assimilation des nutriments, diversité fonctionnelle, fécondité, survie, mortalité, bioturbation, interactions proie-prédateur, flux d'énergie etc.)

Foraging : terme employé pour désigner le comportement relatif à la recherche de nourriture.

Forçage : ensemble des conditions environnementales qui contraignent le fonctionnement des estuaires.

Fractal : une figure fractale est un objet mathématique, telle une courbe ou une surface, dont la structure est invariante par changement d'échelle

Hystérésis : phénomène se produisant au sein d'un écosystème qui tend alors à demeurer dans un certain état quand la cause extérieure qui a produit le changement a cessé.

Maillage : discrétisation d'un domaine physique en sous-unités plus petites (mailles), (synonyme : grille).

Habitat : milieu terrestre ou aquatique qui se distingue par ses caractéristiques géographiques, abiotiques et biotiques, qu'il soit entièrement naturel ou semi-naturel. L'habitat est un ensemble indissociable associant les caractéristiques stationnelles (climatiques, physico-chimiques, édaphiques), correspondant au biotope, aux organismes vivant au sein de cet habitat, correspondant à la biocénose, et qui, par leur caractère intégrateur définissent l'habitat (Directive Habitat Faune Flore DHFF 92/43/EEC).

Hindcasting : simulation rétrospective.

Hypsométrie : hauteur, altitude d'un lieu par rapport au niveau de la mer. Les courbes hypsométriques permettent de visualiser les différentes zones d'altitude d'un espace donné.

Impact : les conséquences d'une pression sur un habitat exprimées sous forme d'une modification de ses caractéristiques biotiques et/ou abiotiques (= effet).

Intertidal : qualifie la zone comprise entre la plus haute mer et la plus basse mer de vive-eau (zone de balancement des marées).

Jusant : moment de la marée descendante, avec des courants dirigés vers l'aval (vs. Flot).

Lagrangien : le lagrangien d'un système dynamique est une fonction des variables dynamiques qui décrit les équations du mouvement de ce système.

Jackknife : méthode de ré-échantillonnage qui permet plusieurs possibilités (réduire le biais d'un petit échantillon, construction d'intervalles de confiances, test statistique). Remplacée peu à peu par la méthode de bootstrap.

Machine learning : algorithme capable d'acquisition autonome et d'intégration du savoir. Capacité à apprendre de l'expérience, de l'observation analytique et d'autres moyens résulte en un algorithme qui peut améliorer sa propre performance (efficacité).

Marais : terme employé dans ce rapport pour désigner l'ensemble des zones humides intertidales situées en zones salée, saumâtre ou d'eau douce. La distinction « slikke »/ « schorre » est généralement absente dans la littérature scientifique publiée et l'ensemble de ces zones sont désignées en anglais sous le terme générique de « salt marshes », « brackish marshes », « freshwater marshes ». Lorsque les précisions sur la zone de salinité sont absentes, le terme « marais intertidal » est employé

Marnage : différence entre le niveau de pleine mer et de basse mer en un point donné. En estuaire, il est fonction du coefficient de marée, du débit du cours d'eau et de facteurs climatiques.

MAGEST : le réseau d'observation automatisé de la Gironde, MAGEST (Mareil Gironde Estuaire) permet de suivre en continu la qualité physico-chimique des eaux de l'estuaire de la Gironde. <http://www.magest.u-bordeaux1.fr/>

Mésohalin : de salinité comprise entre 5 et 18.

Métrique : un paramètre individuel quantifiable associé à un indice scientifique. Par exemple, la biomasse et l'abondance des espèces sont deux métriques dans le contexte d'un indice qui les utilise pour indiquer une caractéristique de l'environnement (autre exemple avec la température de l'eau).

Modèle : ensemble d'équations permettant de reproduire analytiquement le fonctionnement d'un système.

Modèle empirique : modèle basé sur une relation statistique ajustée aux données comme un moyen d'identifier statistiquement les relations entre les stressseurs et les variables réponses.

Morte eau : se dit d'une marée de faible amplitude, avec un coefficient inférieur à 50 (premier et dernier quartier de lune) (vs. Vive eau).

Nekton : désigne les animaux aquatiques pouvant se déplacer librement malgré les courants (vs. Plancton)

Nutriment : ensemble des éléments nécessaires à la croissance des végétaux (principalement l'azote, le phosphore, le potassium et la silice).

Oligohalin : de salinité comprise entre 0,5 et 5.

Persistance : temps pendant lequel une variable reste dans le même état avant de changer pour un autre. La persistance correspond à la mesure de la capacité du système à se maintenir lui-même au cours du temps (Loreau et al. 2002).

Plancton : désigne les organismes vivant en eaux douces, saumâtres ou salées et flottant passivement dans la colonne d'eau. Il peut être végétal (phytoplancton) ou animal (zooplancton) (vs. Nekton).

Polyhalin : de salinité comprise entre 18 et 30.

Population : ensemble d'individus de la même espèce organisés dans l'espace et dans le temps.

Pression anthropique : une pression anthropique est définie comme le mécanisme à travers lequel une activité humaine peut avoir un effet sur un habitat. Les pressions peuvent être d'ordre physique, chimique ou biologique. Une activité peut engendrer différentes pressions et une même pression peut être causée par plusieurs activités.

Prisme tidal : ou prisme de marée (correspond au produit de l'amplitude de la marée par la surface moyenne de l'estuaire).

Processus : les processus peuvent être vus comme l'ensemble des mécanismes biologiques, physiques et chimiques qui se déroulent au sein des habitats (ou à l'échelle de l'écosystème) et qui lient les organismes à leur environnement, comme la photosynthèse, la consommation, l'assimilation, l'excrétion, la bioturbation, la minéralisation (qui permettent de supporter les fonctions de transferts de matière et d'énergie au sein du réseau trophique et de transformation de la matière organique etc.), ou leurs mouvements (dispersion larvaire, migration etc.).

Production primaire : quantité de matière organique produite à partir de la matière inorganique grâce à une source d'énergie extérieure (lumière pour la production végétale).

Production secondaire : accroissement de la biomasse des consommateurs secondaires (zooplancton filtreur et chasseur).

Propagule : organe de dissémination (propagation) et de reproduction (asexuée) d'un organisme animal, végétal, bactérien ou encore fongique. Il peut prendre la forme de spores, kystes, thalles, rhizomes, etc.

Réseau trophique : ensemble de liens entre les différents compartiments biologiques (organisés en niveaux) d'un écosystème par lesquels circulent l'énergie et la biomasse.

Restauration : la Society for Ecological Restoration (SER) définit la restauration comme la transformation intentionnelle d'un milieu pour y rétablir l'écosystème considéré comme indigène et historique. Le but de cette intervention est de rétablir une ou plusieurs structure(s) et donc un fonctionnement écologique. Le degré d'ambition de la restauration diffère selon les objectifs associés au fonctionnement écologique (visant une ou l'intégralité des fonctions écologiques). On distinguera par conséquent au sein de la restauration au sens large, la réhabilitation, la réaffectation et la récréation.

Recrutement : processus par lequel la fraction la plus jeune de la population s'intègre pour la première fois à l'ensemble des poissons accessibles à l'exploitation. Toutefois, le terme est généralement utilisé chez les halieutes pour désigner la fraction elle-même et non le processus : effectif de juvéniles qui vient chaque année reconstituer le stock constamment réduit par les morts naturelles et les captures.

Résilience : vitesse avec laquelle un système retourne à un état d'équilibre après une perturbation. Un long retour correspond à une faible résilience. La résilience d'une communauté dépend des espèces les moins résilientes (les plus lentes à revenir à l'équilibre).

Résistance : la capacité d'un système à tolérer une pression sans modification notable de ses caractéristiques biotiques et abiotiques. Capacité d'un écosystème à maintenir son état originel dans le contexte d'une perturbation externe (Harrison 1979). Une forte résistance correspond à seulement de petits changements (en nombre et intensité) au sein d'un écosystème.

Richesse spécifique : le nombre d'espèces d'un ou de plusieurs taxons présentes dans une aire donnée. La comparaison des richesses se fait par comparaison (rapport) des nombres d'espèces.

Robustesse : se réfère à la durabilité de l'intégrité de l'écosystème qui est responsable de sa stabilité. La robustesse correspond à la mesure de la quantité de perturbation qu'un écosystème peut encaisser avant de changer d'état (Loreau et al. 2002). Plus la robustesse est forte, plus stable est le réseau trophique.

Séquence ERC (Eviter-Réduire-Compenser) : la séquence Eviter-Réduire-Compenser s'applique, de manière proportionnée aux enjeux, à tous types de plans, programmes et projets dans le cadre des procédures administratives d'autorisation. Elle a pour but de déployer les moyens permettant d'éviter dans un premier lieu les impacts sur l'environnements, de réduction ensuite et en dernier lieu de compenser les impacts résiduels du projet, du plan ou programme sur les deux étapes précédentes n'ont pas permis de les supprimer.

Services écosystémiques : bénéfiques que retirent les êtres humains du fonctionnement des écosystèmes.

Structure : la structure du milieu, d'un habitat, se réfère aux caractéristiques du système à un temps t en termes de nombre d'espèces, et en termes de caractéristiques physiques et chimiques.

SYNAPSES : le réseau SYNAPSES (système de surveillance automatisé de la physico-chimie de l'estuaire de la Seine) est un réseau de mesures en continu sur l'ensemble de l'estuaire de la Seine, coordonné par le GIP Seine-Aval en collaboration avec le Grand Port Maritime de Rouen. Il permet un suivi haute fréquence des principaux paramètres physico-chimiques de l'eau. <http://www.seine-aval.fr/reseau-synapses/>

SYVEL : le réseau SYVEL (système de veille dans l'estuaire de la Loire) permet de suivre les principaux paramètres physico-chimiques de l'eau (température, salinité, concentration en oxygène dissous, matières en suspension). <http://www.loire-estuaire.org/accueil/nos-outils/reseau-de-mesures-en-continu-syvel-2>

Vasières : espaces côtiers ou sous-marins couverts de vase.

Zone humide : milieu situé entre le milieu terrestre et le milieu aquatique, englobant des termes tels que marais, marécage, tourbière, vasière. Dans ces milieux, la nappe se trouve, au moins une partie de l'année, proche de la surface.



Centre scientifique et technique
Direction des risques et prévention
3, avenue Claude-Guillemin
BP 36009 – 45060 Orléans Cedex 2 – France – Tél. : 02 38 64 34 34
www.brgm.fr

